



Katunina I.V., Shishkina A.S., Pudova E.A. (2026). Transcriptomic signatures of docetaxel adaptation in the PC3 prostate cancer cell line: NF-κB/IL6/JAK/STAT3-signaling and cholesterol metabolism as guides for the search for fungal secondary metabolites. *Ecobiotech.* 9(2): 209-219

Pathway	DTX-selected PC3	GSE233647	GSE140440
TNFα/NF-κB	***	**	**
Нуклеика	***	***	**
Inflammatory response	***	**	*
Complement	**	*	**
EMT	**	***	**

Якимова О.В., Егорова Н.А. (2026) Оптимизация состава питательной среды для индукции морфогенеза из каллюсов *Origanum vulgare* L. *Экобиотех.* 9(2): 174-187

Чепкасов К.В., Егорова Д.О. (2026). Влияние обработки почвы гербицидами группы 2,4-D на отдельные эколого-трофические группы микробиоценоза. *Экобиотех.* 9(2): 148-158

Chlorella vulgaris IMBR-19

continuous cultivation → L1 +28°C, L2 +10°C

24 well plate

conditions: L1 +28°C (Fe), L1 +20°C, L2 +10°C (Mn)

6500 lux 12:12h

Жигунова С.Н., Мартыненко В.Б., Широких П.С., Ахметова М.Р., Башеева Э.З. (2026) Памяти Николая Ивановича Федорова. *Экобиотех.* 9(2): 277-302

Sharavin D.Y., Belyaeva P.G. (2026). Influence of wide range of iron and manganese concentrations on the number of cells and pigment content of *Chlorella vulgaris*. *Ecobiotech.* 9(2): 243-259

duration of experiment	cell number	pigment content	
		+28°C or +20°C	+10°C
1h	V	-	x
1 day +28°C	3h	V	x
	9h	V	x
	24h	V	x
	2d	V	-
1 week	5d	V	-
	7d	V	-
	9d	-	V
2 week	14d	V	V

Исходный конгенер ПХБ

Егорова Д.О., Горбунова Т.И. (2026). Особенности деградации три- и пентахлорбифенилов и их гидроксипроизводных штаммом *Rhodococcus oratus* КТ-112-7. *Экобиотех.* 9 (2): 188-200

ПХБ 29

ПХБ 101

94.8 (3)

Мусаев Ф.Б., Прияткин Н.С., Иванова М.И., Бухаров А.Ф. (2026) Морфометрический и цветовой анализ семян рода *Allium* L. *Экобиотех.* 9(1): 233-242

Уфимский Институт биологии
Уфимского Федерального Исследовательского Центра
Российской академии наук

ЭКОБИОТЕХ

Электронный рецензируемый журнал

2026

Уфимский Институт
биологии Уфимского
Федерального
Исследовательского
Центра Российской
академии наук

ЭКОБИОТЕХ

ISSN: 2618-964X
DOI:10.31163/2618-964X

Научный рецензируемый
электронный журнал

Основан в 2018 г.
Издается 4 раза в год

Редакция

Иванов И.И.
технический директор выпуска

Галин И.Р.,
Мильман П.Ю.
редакторы выпуска

Галин И.Р.,
технический редактор выпуска

Адрес издателя и
редакции:

450054, г. Уфа,
пр. Октября, д. 69

Учредитель:
Федеральное
государственное
бюджетное научное
учреждение Уфимский
федеральный
исследовательский
центр Российской
академии наук

© УФИЦ РАН, 2026

© Редколлегия
Экобиотех, 2026

© Авторы, 2026

E-mail:
ecobiotech@ufaras.ru

Зайцев Г.А.

Комиссаров М.А.
зам. гл. редактора
Мильман П.Ю. зам. гл.
редактора
Иванов И.И.

отв. секретарь
Бикбаев И.Г.
Галин И.Р.

Демченко К.Н.

Емельянов В.В.

Кульбаева Л.А.

Лысенко Е.А.

Мартыненко Е.В.
Сулейманов А.Р.
Феоктистова А.В.

Абакумов Е.В.

Беловежец Л.А.

Веселкин Д.В.

Веселов Д.С.
Коршунова Т.Ю.
Кудоярова Г.Р.
Кузнецов В.В.
Кулагин А.Ю.
Лобанок А.Г.

Маркова Ю.А.

Мартыненко В.Б.
Медведев С.С.
Мелентьев А.И.

Муратова А.Ю.

Онипченко В.Г.

Плотникова Е.Г.

Позднякова Н.Н.

Пшибытко Н.Л.

Тимофеева О.А.

Турковская О.В.

Коноплев А.В.

Петрович М. Д.

Кевэй Чжан
Шабала С.Н.

Гаурав Мишра

ГЛАВНЫЙ РЕДАКТОР

д.б.н., Уфимский Институт биологии, УФИЦ РАН, Уфа, Россия

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

д.б.н., Уфимский Институт биологии, УФИЦ РАН, Уфа, Россия

к.б.н., Уфимский Институт биологии, УФИЦ РАН Уфа, Россия

д.б.н., Уфимский Институт биологии, УФИЦ РАН, Уфа, Россия

Уфимский Институт биологии, УФИЦ РАН, Уфа, Россия
к.б.н., Уфимский Институт биологии, УФИЦ РАН, Уфа, Россия
к.б.н., Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН,
Санкт-Петербург, Россия

к.б.н., Санкт-Петербургский государственный университет,
Санкт-Петербург, Россия

Уфимский Институт биологии, УФИЦ РАН, Уфа, Россия
к.б.н., Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН,
Москва, Россия

к.б.н., Уфимский Институт биологии, УФИЦ РАН, Уфа, Россия

к.б.н., Уфимский Институт биологии, УФИЦ РАН, Уфа, Россия

к.б.н., Уфимский Институт биологии, УФИЦ РАН, Уфа, Россия

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

д.б.н., Санкт-Петербургский государственный университет,
Санкт-Петербург, Россия

д.б.н. Иркутский ин-т химии им. А.Е.Фаворского СО РАН, Иркутск, Россия
д.б.н., Институт экологии растений и животных УрО РАН,
Екатеринбург, Россия

д.б.н., Уфимский Институт биологии, УФИЦ РАН, Уфа, Россия

д.б.н., Уфимский Институт биологии, УФИЦ РАН, Уфа, Россия

д.б.н., Уфимский Институт биологии, УФИЦ РАН, Уфа, Россия

чл.-корр. РАН, Ин-т Физиологии растений РАН, Москва, Россия

д.б.н., Уфимский Институт биологии, УФИЦ РАН, Уфа, Россия

акад. НАНБ, Ин-т микробиологии НАНБ, Минск, Беларусь
д.б.н., Сибирский ин-т физиологии и биохимии растений СО РАН,
Иркутск, Россия

чл.-корр. АН РБ, Уфимский Институт биологии, УФИЦ РАН, Уфа, Россия
д.б.н., СПбГУ, Санкт-Петербург, Россия

д.б.н., Уфимский Институт биологии, УФИЦ РАН, Уфа, Россия

д.б.н., Ин-т биохим. и физиол. растений и микроорганизмов РАН,
Саратов, Россия

д.б.н., Московский государственный университет, Москва, Россия
д.б.н., Ин-т экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН,
Пермь, Россия

д.б.н., Ин-т биохим. и физиол. растений и микроорганизмов РАН,
Саратов, Россия

к.б.н. Белорусский государственный университет, Минск, Беларусь
д.б.н., КФУ, Институт фундаментальной медицины и биологии,
Казань, Россия

д.б.н., Ин-т биохим. и физиол. растений и микроорганизмов РАН,
Саратов, Россия

д.б.н., Ун-т Фукусимы, Институт радиоактивности окружающей среды,
Фукусима, Япония

PhD, Географический институт "Йован Цвиич" Сербской академии наук и
искусств (SASA), Белград, Сербия

PhD., проф., Чжэцзянский пед. университет, Цзиньхуа, КНР

PhD., проф., Университет Западной Австралии, Перт, Австралия

PhD., Центр передового опыта в области устойчивого управления
земельными ресурсами, Индийский совет по исследованиям и
образованию в области лесного хозяйства, Дехрадун, Индия

ISSN: 2618-964X
DOI:10.31163/2618-964X/

Scientific Peer-
Reviewed Electronic
Journal

Founded in 2018
Published quarterly

Editorial Board

Ivanov I.I.
Technical Director of the issue

Galin I.R.,
Milman P.Yu.
Editors of the issue

Galin I.R.,
Technical Editor of the issue

Publisher and Editorial
Office Address:
450054, Ufa city,
October Ave., 69
Founder: Ufa Federal
Research Centre, Russian
Academy of Science

© UIB RAS, 2026

© Editorial Board
Ecobiotech, 2026

© Authors, 2026

E-mail:
ecobiotech@ufaras.ru

Zaitsev G.A.

Komissarov M.A.
deputy editor-in-chief
Milman P.Yu.
deputy editor-in-chief
Ivanov I.I.
executive secretary
Bikbaev I.G.
Demchenko K.N.
Galin I.R.
Lysenko E.A.
Martynenko E.V.
Kulbaeva L.A.
Suleymanov A.R.
Feoktistova A.V.
Yemelyanov V.V.

Abakumov E.V.
Belovezhets L.A.
Veselkin D.V.

Veselov D.S.
Korshunova T.Yu.
Kudoyarova G.R.
Kuznetsov V.V.

Kulagin A.Yu.
Lobanok A.G.

Markova Y.A.
Martynenko V.B.

Medvedev S.S.
Melentiev A.I.
Muratova A.Y.

Onipchenko V.G.
Plotnikova E.G.

Pozdnyakova N.N.

Pshibytko N.L.
Timofeeva O.A.

Turkovskaya O.V.

Konoplev A.V.

Petrović M.D.

Kewei Zhang

Shabala S.N.

Gaurav Mishra

EDITOR-IN-CHIEF

Dr, Ufa Inst. Biol., UFRC RAS, Ufa, Russia

EDITORIAL BOARD

Dr, Ufa Inst Biol., UFRC RAS, Ufa, Russia

PhD, Ufa Inst. Biol., UFRC RAS, Ufa, Russia

Dr, Ufa Inst. Biol., UFRC RAS, Ufa, Russia

Ufa Inst. Biol., UFRC RAS, Ufa, Russia

PhD, Komarov Botanical Institute, St. Petersburg, Russia

PhD, Ufa Inst. Biol., UFRC RAS, Ufa, Russia

PhD, K.A.Timiryazev Inst. of Plant Physiology RAS, Moscow, Russia

PhD, Ufa Inst. Biol., UFRC RAS, Ufa, Russia

Ufa Inst. Biol., UFRC RAS, Ufa, Russia

PhD, Ufa Inst. Biol., UFRC RAS, Ufa, Russia

PhD, Ufa Inst. Biol., UFRC RAS, Ufa, Russia

PhD, St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia

EXECUTIVE EDITORS

Dr, St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia

Dr, A.E. Favorsky Irkutsk Inst. of Chemistry, SB RAS, Irkutsk, Russia

Dr, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the RAS, Ekaterinburg,
Russia

Dr, Ufa Inst. Biol., UFRC RAS, Ufa, Russia

Dr, Ufa Inst. Biol., UFRC RAS, Ufa, Russia

Dr, Ufa Inst. Biol., UFRC RAS, Ufa, Russia

Cor. member of the RAS, K.A.Timiryazev Inst. of Plant Physiology RAS,
Moscow, Russia

Dr, Ufa Inst. Biol., UFRC RAS, Ufa, Russia

acad. of the Nat. Acad.Sciences of Belarus, Instit. of Microbiology,
NASB, Minsk, Belarus

Dr, Siberian Insti. of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS, Irkutsk, Russia

Cor. member of Acad. of Sciences of the Rep. of Bashkortostan, Ufa Inst. Biol.,
UFRC RAS, Ufa, Russia

Dr, St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia

Dr, Ufa Inst. Biol., UFRC RAS, Ufa, Russia

Dr, Inst. of Biochem. and Physiol. of Plants and Microorganisms RAS, Saratov,
Russia

Dr, Moscow State University, Moscow, Russia

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

Dr, Inst. of Biochem. and Physiol. of Plants and Microorganisms RAS, Saratov,
Russia

PhD, Belarusian State University, Minsk, Belarus

Dr, Kazan Federal University, Institute of Fundamental Medicine and Biology,
Kazan, Russia

Dr, Inst. of Biochem. and Physiol. of Plants and Microorganisms RAS, Saratov,
Russia

Dr, Institute of Environmental Radioactivity, Fukushima University,
Fukushima, Japan

PhD, Geographical Institute Jovan Cvijić (SASA), Belgrade, Serbia

PhD, Prof of Plant Biology, College of Life Sciences, Zhejiang Normal
University, Jinhua, China

PhD, Prof of Plant Biology, University of Western Australia, Perth, Australia

PhD Soil Science, Centre of Excellence on Sustainable, Land Management,
Indian Council of Forestry Research and Education, Dehradun, India

СОДЕРЖАНИЕ

1. *Чепкасов К.В., Егорова Д.О.*
Влияние обработки почвы гербицидами группы 2,4-D на отдельные эколого-трофические группы микробиоценоза 148-158
 2. *Бухаров А.Ф.*
Качество пыльцы цветковых растений. Интерпретация терминов, методов и результатов исследований 159-173
 3. *Якимова О.В., Егорова Н.А.*
Оптимизация состава питательной среды для индукции морфогенеза из каллусов *Origanum vulgare* L. 174-187
 4. *Егорова Д.О., Горбунова Т.И.*
Особенности деструкции три- и пентахлорбифенилов и их гидроксипроизводных штаммом *Rhodococcus opacus* KT112-7 188-200
 5. *Шарипова Г., Нужная Т., Архипова Т., Кузьмина Л., Чжу Э., Чжао Ц., Чжан К., Мансуров Т., Кудоярова Г.*
Транспорт бактериальных цитокининов в побег и их влияние на рост растений ячменя (*in English*) 201-208
 6. *Катунина И.В., Шишкина А.С., Пудова Е.А.*
Транскриптомные сигнатуры адаптации к доцетакселу в клеточной линии рака предстательной железы РС3: NF- κB/IL6/JAK/STAT3-сигналинг и метаболизм холестерина как ориентиры для поиска вторичных метаболитов грибов (*in English*) 209-219
 7. *Кузина Е.В., Мухаматдьярова С.Р., Искужина М.Г., Рафикова Г.Ф., Кульбаева Л.А., Шарипова Ю.Ю., Коршунова Т.Ю.*
Перспективы применения галотолерантного штамма биопленкообразующих бактерий для повышения устойчивости растений к засолению почвы 220-232
 8. *Мусаев Ф.Б., Прияткин Н.С., Иванова М.И., Бухаров А.Ф.*
Морфометрический и цветовой анализ семян рода *Allium* L. 233-241
 9. *Шаравин Д.Ю., Беляева П.Г.*
Влияние широкого диапазона концентраций железа и марганца на число клеток и содержание пигментов *Chlorella vulgaris* (*in English*) 242-258
 10. *Мисюрева И.Э., Гарипова С.Р.*
Разработка контрольного листа экологического аудита соответствия хозяйственной деятельности предприятия нефтегазовой отрасли ESG-принципам 259-275
- События и люди*
11. *Жигунова С.Н., Мартыненко В.Б., Широких П.С., Ахметова М.Р., Баишева Э.З.*
Памяти Николая Ивановича Федорова 276-301

CONTENT

1. *Chepkasov K.V., Egorova D.O.*
Impact of soil treatment with 2,4-D herbicides on individual ecological-trophic groups of the microocenosis 148-158
 2. *Bukharov A.F.*
Quality of pollen from flower plants. Interpretation of terms, methods, and research results 159-173
 3. *Yakimova O.V., Yegorova N.A.*
Optimization of nutrient medium composition for inducing morphogenesis from callus cultures of *Origanum vulgare* L. 174-187
 4. *Egorova D.O., Gorbunova T.I.*
Features of destruction of tri- and pentachlorobiphenyls and their hydroxy derivatives by the *Rhodococcus opacus* strain KT112-7 188-200
 5. *Sharipova G., Nuzhnaya T., Arkhipova T., Kuzmina L., Zhu E., Zhao J., Zhang K., Mansurov T., Kudoyarova G.*
Transport of bacterial cytokinins to shoot and their influence on growth of barley plants (in English) 201-208
 6. *Katunina I.V., Shishkina A.S., Pudova E.A.*
Transcriptomic signatures of docetaxel adaptation in the PC3 prostate cancer cell line: NF- κ B/IL6/JAK/STAT3-signaling and cholesterol metabolism as guides for the search for fungal secondary metabolites (in English) 209-219
 7. *Kuzina E.V., Mukhamatdyarova S.R., Iskuzhina M.G., Rafikova G.F., Kulbaeva L.A., Sharipova Yu.Yu., Korshunova T.Yu.*
Prospects for using a halotolerant strain of biofilm-forming bacteria to increase plant resistance to soil salinity 220-232
 8. *Musaev F.B., Priyatkin N.S., Ivanova M.I., Buharov A.F.*
Morphometric and color analysis of *Allium* L. seeds 233-241
 9. *Sharavin D.Y., Belyaeva P.G.*
Influence of wide range of iron and manganese concentrations on the number of cells and pigment content of *Chlorella vulgaris* (in English) 242-258
 10. *Misiureva I.E., Garipova S.R.*
Development of an environmental audit checklist for compliance with ESG principles in the oil and gas industry 259-275
- EVENTS AND PERSONALITIES*
11. *Zhigunova S.N., Martynenko V.B., Shirokikh P.S., Akhmetova M.R., Baisheva E.Z.*
In memory of Nikolay Ivanovich Fedorov 276-301



ВЛИЯНИЕ ОБРАБОТКИ ПОЧВЫ ГЕРБИЦИДАМИ ГРУППЫ 2,4-D НА ОТДЕЛЬНЫЕ ЭКОЛОГО-ТРОФИЧЕСКИЕ ГРУППЫ МИКРОБИОЦЕНОЗА

Чепкасов К.В.^{1*}, Егорова Д.О.²

¹ Пермский государственный национальный
исследовательский университет, Пермь, Россия

² Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН,
Пермь, Россия

*E-mail: chepkasovkirill8@gmail.com

Аннотация

2,4-дихлорфеноксиуксусная кислота и соединения, разработанные на ее основе, активно используются в сельском хозяйстве в качестве гербицидов. Учитывая токсические свойства данных соединений, актуальными являются исследования состояния микробиоценоза почв, подвергнутых обработке гербицидами группы 2,4-D. В настоящем исследовании изучено состояние эколого-трофических групп микробиоценоза сельскохозяйственных полей Куединского района Пермского края (Россия). Обработка полей гербицидами группы 2,4-D проходила в период 2006–2023 гг. Установлено, что численность сапротрофной группы микроорганизмов составляет $1.5\text{--}7.2 \times 10^7$ КОЕ/г почвы, а ее изменения коррелируют с периодом, прошедшим после обработки полей гербицидами. Количество олиготрофов находится на низком уровне, что свидетельствует о достаточной доступности углерода в исследуемых почвах. Группа деструкторов 2,4-D составляет 0.03–0.24% от сапротрофов, а численность находится в обратной линейной зависимости от временного интервала между последней обработкой полей гербицидами и отбором образцов почв. В исследуемых почвах не выявлено наличие 2,4-D, что свидетельствует об эффективном разрушении данного гербицида в условиях возделываемых полей.

Ключевые слова:

2,4-дихлорфеноксиуксусная кислота, 2,4-D, почвенные микроорганизмы, гербициды, деструкторы, сапротрофы

Поступила в редакцию: 14.04.2026

Принято в печать: 06.05.2026

IMPACT OF SOIL TREATMENT WITH 2,4-D HERBICIDES ON INDIVIDUAL ECOLOGICAL-TROPHIC GROUPS OF MICROBIOCENOSIS

Chepkasov K.V.^{1*}, Egorova D.O.²

¹ Perm State University, Perm, Russia

² Institute of ecology and genetics of microorganisms
of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
Perm, Russia

*E-mail: chepkasovkirill8@gmail.com

Abstract

2,4-Dichlorophenoxyacetic acid and its derived compounds are widely used as agricultural herbicides. Given the toxic properties of these compounds, studies on soil microbiocenosis after treatment with 2,4-D herbicides are of current interest. This study examined the state of ecotrophic groups in the microbiocenosis of agricultural fields in the Kuedinsky District of Perm Krai (Russia). Fields were treated with 2,4-D herbicides from 2006 to 2023. Saprotrophic microbial populations ranged from 1.5 to 7.2×10^7 CFU/g of soil, and changes in these populations were correlated with herbicide treatment duration. The oligotrophic populations were low, indicating sufficient carbon availability in the soils under study. The 2,4-D degrader group accounts for 0.03%–0.24% of saprotrophs, and its abundance is inversely and linearly related to the time interval between the last herbicide application and soil sampling. No 2,4-D was detected in the studied soils, indicating the effective destruction of this herbicide in cultivated fields.

Keywords:

2,4-dichlorophenoxyacetic acid, 2,4-D, soil microorganisms, herbicides, degraders, saprotrophs

Received: 14.04.2026

Accepted: 06.05.2026

Цитировать | Cite as

DOI: <http://doi.org/10.31163/2618-964X/2026-2-12> EDN: <https://www.elibrary.ru/ywdlkk>

ВВЕДЕНИЕ

Группа 2,4-D – гербициды класса феноксикарбоксилатов на основе 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислоты (2,4-D) [Jote 2019]. Дихлорфеноксиуксусная кислота обладает

ауксиновой и ингибиторной активностью. Реализация ауксиновой функции не нашла широкого применения в сельском хозяйстве, в то время как высокая ингибиторная активность 2,4-D в отношении двудольных широколистных сорных растений сделала ее одним из самых востребованных гербицидов на рынке [Lewis *et al.* 2016; Peterson *et al.* 2016]. Например, в Китае для борьбы с сорняками при выращивании пшеницы, сои, кукурузы и других культур ежегодно используется 5000–8000 тонн бутилового эфира 2,4-D [Islam *et al.* 2018]. В виде кислоты гербицид применяется в сельском хозяйстве довольно редко, в основном в так называемых баковых смесях (в комплексе с другими активными веществами). На сегодня диметиламиновая соль и этилгексилловый эфир 2,4-D составляют примерно 90–95% от общего мирового потребления [Хмелевская *и др.* 2016].

Изучение эффектов от применения гербицидов группы 2,4-D показало, что помимо подавления роста сорных растений, данные соединения оказывают негативное воздействие на другие растения и некоторых животных, влияют на структуру почвенного биоценоза [Park *et al.* 2010; Zhang *et al.* 2010; Bhat *et al.* 2015; Marouani *et al.* 2017; Jote 2019; Oliveira *et al.* 2026]. Однако данные о воздействии на микробиоценозы сельскохозяйственных почв, обработанных 2,4-D, носят противоречивый характер и требуют дальнейшего исследования.

Естественная деградация остаточных количеств 2,4-дихлорфеноксисукусной кислоты в почве может происходить как путем самораспада химических соединений под влиянием условий внешней среды, так и с участием почвенных микроорганизмов, обладающих соответствующими ферментативными системами [Nguyen *et al.* 2022]. Активную роль в разложении 2,4-D играют представители родов *Pseudomonas*, *Arthrobacter*, *Corynebacterium*, *Achromobacter*, *Cupriavidus*, *Flavobacterium*, *Streptomyces* [Bukowska 2006; Zabaloy *et al.* 2010; Papade *et al.* 2025]. Активные штаммы-деструкторы, осуществляющие разложение 2,4-D и его производных путем последовательного окисления молекулы с расщеплением ароматического кольца, выделены из почв Индии, Японии, Бразилии и ряда других стран [Peckle *et al.* 2022; Silva *et al.* 2022; Muhammad *et al.* 2024; Sakai 2024; Papade *et al.* 2025].

Цель исследования – оценка воздействия гербицидов группы 2,4-D на значимые эколого-трофические группы микробиоценоза сельскохозяйственных почв, подвергавшихся обработке коммерческими препаратами, содержащими соединения группы 2,4-D.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Отбор почвенных образцов проводили на полях в Куединском муниципальном округе Пермского края, вблизи населённых пунктов Большие Кусты, Кашка, Верхний Тымбай и Нижний Тымбай в июне 2025 г (рис. 1). Данная территория является крупным сельскохозяйственным центром с большой площадью пахотных земель (97.297 тыс. га по данным на 2024 г. [Министерство природных ресурсов 2024]). Точки отбора расположены на плоском приводораздельном участке рельефа. Для всех площадок характерна дерново-среднеподзолистая тяжелосуглинистая почва, слабокислая реакция среды и низкое содержание гумуса (табл. 1). Территории пробоотбора представляют собой сельхозугодья с регулярной многолетней химической обработкой. Все поля находятся под регулярной вспашкой, зарастания за период с 2006 г. по настоящее время не отмечено.

Рисунок 1. Расположение площадок для отбора почвенных образцов в Куединском районе Пермского края

Figure 1. Location of soil sampling sites in the Kuedinsky District of Perm Krai

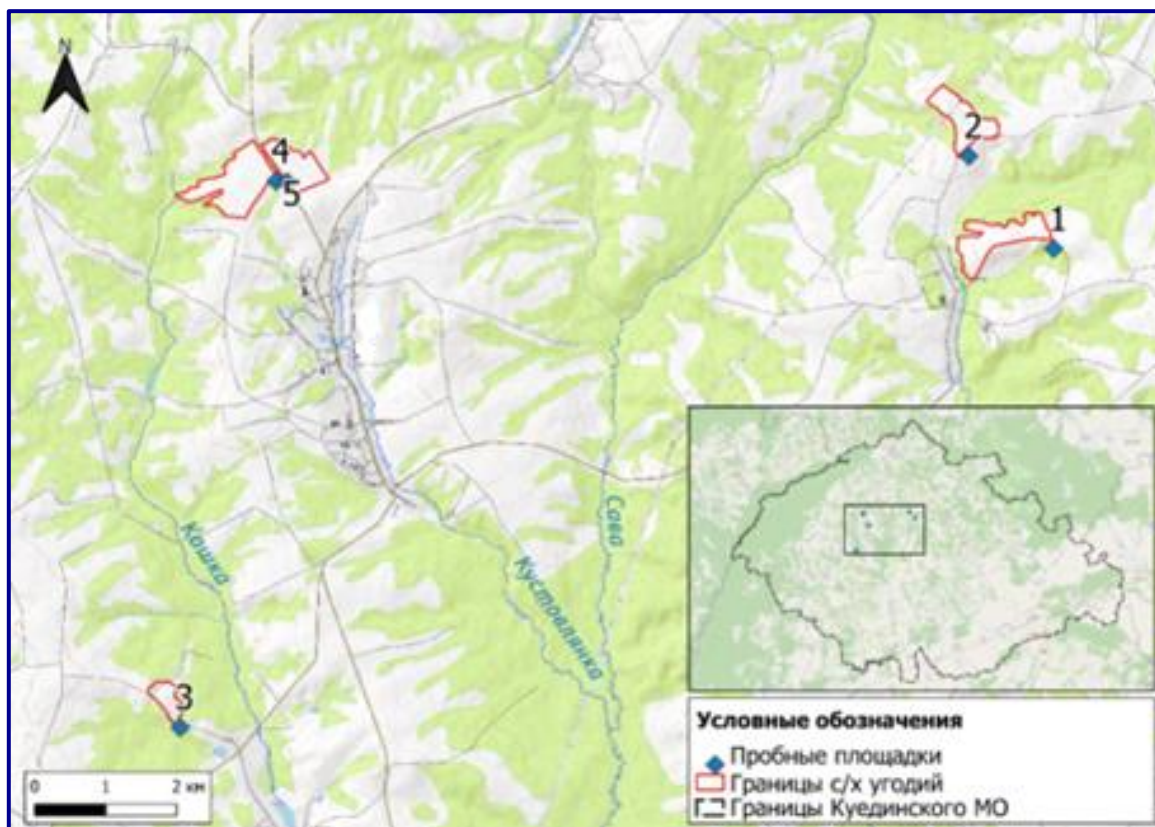


Таблица 1. Характеристика почвенных образцов и периода их обработки гербицидом

Table 1. Characteristics of soil samples and the period of their herbicide treatment

№ Пробы	Гумус, %	pH	Культура на момент пробоотбора	Дата последней обработки 2,4-D, год	Количество внесенного 2,4-D в год обработки, л/га
1	2.3	4.6-5.5	Луговая растительность	2007	0.7
2	2.1-2.3	4.1-4.5	Клевер луговой (<i>Trifolium pratense</i>)	2010	0.8
3	2.1-2.3	4.1-4.5	Овёс обыкновенный (<i>Avena sativa</i>)	2006	0.7
4	2.2-2.3	4.1-5.0	Овёс обыкновенный (<i>Avena sativa</i>)	2023	0.6
5	2.2-2.3	4.1-5.0	Пашня. ранее Кукуруза сахарная (<i>Zea mays</i>)	2007	0.7

Отб почвенных проб проводили в соответствии с [ГОСТ 17.4.4.02-2017](#) «Охрана природы. Почвы. Методы отбора и подготовки проб для химического, бактериологического, гельминтологического анализа» и [ГОСТ 17.4.3.01-83](#) «Охрана природы. Почвы. Общие требования к отбору проб» методом конверта, размер пробной площадки составил 10×10 м. Перед

пробоотбором участок был очищен от дёрна, растительности, веток и т. д., непосредственно отбор почвенного образца производили на глубину 0.2 м. Масса каждой объединённой пробы составила 1 кг.

Наличие в почве остаточных концентраций 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислоты определяли методом газовой хроматографии с масс-спектрометрическим детектированием. Почвенный материал объёмом 5 г смешивали с 3 г Na_2SO_4 , переносили в колбу на 50 мл с притёртой крышкой, куда добавляли 10 мл гексана. Перемешивание производили на орбитальном шейкере в течение двух часов, после чего осуществляли фильтрование жидкой фазы через фильтр «Синяя лента». Анализ полученного экстракта проводили на газовом хроматографе с масс-спектрометрическим детектором Agilent GC 7890A MSD 5975C inert XL EI/CI (Agilent Technology, США) и кварцевой капиллярной колонкой HP-5MS (30 м × 0.25 мм) (Agilent Technology, США). В качестве газа-носителя использовали гелий, температура испарителя составляла 230°C, а объем пробы – 1.0 мкл. Нижний предел обнаружения 2,4-D равен 1.0 нг/кг. Используемая методика определения 2,4-D сопоставима с методикой предложенной [James et al. 2023]. Анализ полученных масс-спектров проводили на основе сравнения с масс-спектрами контрольных образцов: чистого раствора 2,4-D и вытяжки из почвы с известной концентрацией внесённого 2,4-D, а также на основании базы данных NIST.

Учёт эколого-трофических групп микроорганизмов проводился по стандартной методике учёта колоний на агаризованной среде [Селивановская, Ахметзянова 2021]. Для выделения эколого-трофических групп использовали среды:

- 1) Питательная среда LB (Luria-Bertani Broth) для выделения сапротрофов (г/л): триптон – 1.0, дрожжевой экстракт – 0.5, хлорид натрия 1.0;
- 2) Минеральная среда K1 для выделения олиготрофов и деструкторов (г/л): $\text{K}_2\text{HPO}_4 \times 3\text{H}_2\text{O}$ – 3.2, $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \times 2\text{H}_2\text{O}$ – 0.4, $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ – 0.5, $\text{MgSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$ – 0.15, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ – 0.01.

Для получения плотных сред вносили агар-агар до конечной концентрации 1.5%. 2,4-D вносили в виде раствора в минеральную среду K1 до конечной концентрации 0.2 г/л.

10 г почвенного образца помещали в колбу Эрленмейера, вносили 100 мл 0.8%-ного раствора хлорида натрия и выдерживали 2 часа в термошейкере (Environmental Shaker-Incubator ES 20/60, BioSan, Латвия) при +28°C, частоте вращения 100 об/мин. Полученную суспензию высевали на соответствующую среду с использованием метода десятикратных разведений. Культивирование осуществляли в термостате ТС-1/80 СПУ (Санкт-Петербург, Россия) при +28°C. Учет колоний производили на 7 и 14 сут.

Индекс олиготрофности рассчитывали по формуле: отношение количества олиготрофных бактерий к количеству сапротрофных бактерий и умноженное на коэффициент 100 [Рогожина, Захарихина 2022].

Статистический анализ полученных результатов проводили с использованием непарного t-критерия Стьюдента. Данные представляли в виде среднего значения и стандартной ошибки ($M \pm SE$). Достоверность полученного результата оценивали при значения $p < 0.05$. Проводили расчёт коэффициента корреляции Пирсона, а также однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для оценки влияния гербицида 2,4-D на микробные сообщества почвы был выбран участок в Куединском районе Пермского края, характеризующийся однородными показателями верхнего

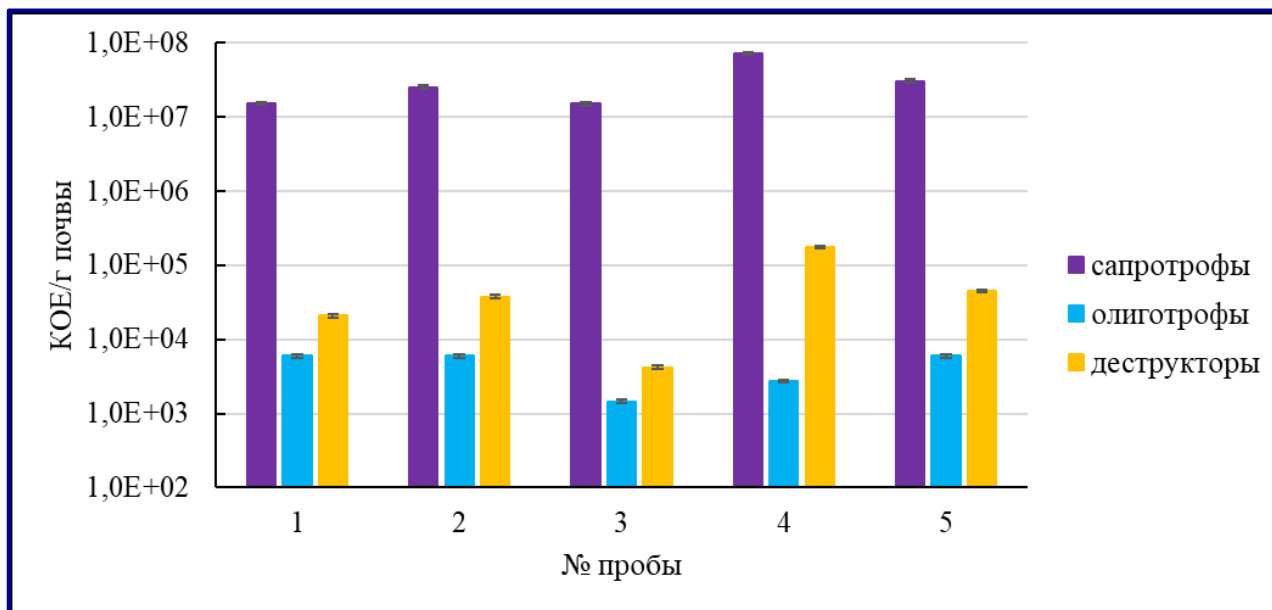
горизонта почвенного покрова, что обеспечивает возможность сравнения полученных в ходе исследования данных между собой. На выбранных территориях ведет свою деятельность СПК «Верный путь», согласно архивных данных которого было установлено, что для обработки полей гербицидами на основе 2,4-D были использованы препараты «Элант Премиум», «Всполох» и ряд других производства «Dow AgroSciences», «Doktor Farmer», ООО «Агрусхим», ООО «СибАгрохим», ООО «Листер». Количество внесенных препаратов отличалось незначительно (0.6–0.8 л/га) (табл. 1), период от последней обработки составил от 2 до 19 лет.

Проведенный газохроматографический анализ почвенных образцов не выявил присутствие 2,4-D и других соединений, входящих в состав гербицидов на основе 2,4-D. Отсутствие значимых концентраций 2,4-D на исследуемой территории согласуется с данными о периоде полураспада соединений группы 2,4-D в природных средах. В работе [Jote 2019] указано, что период полураспада 2,4-D в почве действующей пашни составляет 59.5 сут. Учитывая высокую чувствительность использованного для анализа метода, можно заключить, что в настоящее время микробные сообщества исследуемых почв не находятся под давлением данной группы соединений.

В результате проведенного микробиологического исследования установлена численность ряда эколого-трофических групп аэробных бактерий, присутствующих в микробиоценозе исследуемых почв (рис. 2).

Рисунок 2. Численность эколого-трофических групп аэробных культивируемых бактерий в исследованных почвах

Figure 2. Abundance of ecotrophic groups of aerobic cultivable bacteria in the studied soils



Численность сапротрофной группы варьировала от 1.5×10^7 КОЕ/г почвы до 7.2×10^7 КОЕ/г почвы. Средняя численность данной группы аэробных бактерий в исследованных почвенных образцах составила 2.9×10^7 КОЕ/г почвы. Данный показатель несколько выше, чем численность отдельных эколого-трофических групп микроорганизмов окультуренных дерново-подзолистых почв, описанных в работе [Богатырева и др. 2024]. Сопоставление с данными для слабо окультуренных и хорошо окультуренных дерново-подзолистых почв показало, что выявленная численность находится в пределах нижней границы численности микроорганизмов хорошо окультуренных дерново-подзолистых почв [Миненко 2009]. Относительно невысокая численность

сапротрофных бактерий может быть обусловлена различными факторами, одним из которых выступает применение гербицидов группы 2,4-D. Так, в работе [Bankole *et al.* 2020] показано, что внесение 2,4-D приводит к снижению общей численности бактерий в почве на два порядка (с 9.5×10^7 КОЕ/г почвы до 4.3×10^5 КОЕ/г почвы). Напротив, в модельных экспериментах с внесением 2,4-D в почвы (рН 6.6, общий углерод 20.1 г/кг), отобранные на территориях ранее обрабатывавшихся гербицидами группы 2,4-D (последняя обработка за два года до отбора почв), не выявлено изменений в количественном содержании сапротрофной группы аэробных бактерий [Zabaloy *et al.* 2010]. В настоящем исследовании, проведенный корреляционный анализ выявил сильную обратную линейную корреляцию ($r = -0.947$) между временным интервалом, прошедшим от последней обработки территории гербицидом группы 2,4-D, и численностью сапротрофов в микробиоценозе. Количество сапротрофов достоверно выше в образцах с меньшим временным интервалом, прошедшим после обработки территории гербицидом исследуемой группы (ANOVA, $F_{4,9}=10.2$, $p=0.009$). Сопоставление полученных данных о численности сапротрофной группы микроорганизмов с аналогичными данными для почв заповедников Вьетнама, характеризующихся сходными физико-химическими показателями (рН 4.0–5.1, гумус 2.2–2.8%) позволило установить, что в настоящем исследовании численность сапротрофов выше на порядок [Князева *и др.* 2023].

Олиготрофная эколого-трофическая группа бактерий является неотъемлемым компонентом почвенных микробиоценозов. Установлено, что в исследуемых сельскохозяйственных почвах численность олиготрофов варьировала в пределах $1.4–6.0 \times 10^3$ КОЕ/г почвы (рис. 2). Коэффициент олиготрофности характеризовался низкими значениями и составил 0.004–0.04. Такое значение свидетельствует об активном развитии сапротрофной эколого-трофической группы микроорганизмов, что вероятно обусловлено высоким содержанием доступного углерода в почвах. Интересно отметить, что индекс олиготрофности в почвах дендрария г. Сочи, характеризующихся сходными показателями рН (верхняя зона рН 5.2, средняя зона рН 5.1, нижняя зона рН 5.9) и гумуса (верхняя зона 4.7%, средняя зона 2.8%, нижняя зона 4.1%) с исследуемыми сельскохозяйственными почвами, выше на 4 порядка [Рогожина, Захарихина 2022]. Так же отмечено, что чем выше индекс олиготрофности, тем ниже степень окультуренности почв [Рогожина, Захарихина 2022]. В работе И.В. Русаковой [Русакова 2018] отмечено, что индекс олиготрофности дерново-подзолистых почв при длительном применении соломы и минеральных удобрений составлял 0.98–1.23, при этом индекс повышается при недостаточном поступлении свежего органического вещества. Для вермикомпостов коэффициент олиготрофности составил 1.1–6.19, при этом повышение коэффициента происходило при нарушении соотношения C : N [Сенкевич *и др.* 2019]. Обработка полей гербицидами группы 2,4-D может рассматриваться как поступление дополнительного органического субстрата для олиготрофной группы микроорганизмов. Однако, в настоящем исследовании не выявлено достоверных корреляционных зависимостей между численностью группы олиготрофных культивируемых микроорганизмов и давностью обработки полей гербицидами. По всей видимости внесение 2,4-D не оказывало влияния на численность группы олиготрофных микроорганизмов.

Важным компонентом микробиоценозов сельскохозяйственных почв являются бактерии-деструкторы, способные нейтрализовать поступающие в почву химически синтезированные гербициды и пестициды. Установлено, что во всех исследованных образцах присутствуют культивируемые штаммы, способные разлагать 2,4-D. Их численность варьировала в пределах $0.04–1.7 \times 10^5$ КОЕ/г почвы (рис. 2), что составило 0.03–0.24% от общего числа сапротрофных бактерий микробиоценоза. Корреляционный анализ показал, что численность группы деструкторов

находится в сильной обратной линейной зависимости (коэффициент корреляции составил 0.966) от давности периода обработки полей гербицидами. Количество деструкторов достоверно выше в образце №4, где последняя обработка проводилась в 2023 г, чем в образцах почв с полей, где обработка гербицидами группы 2,4-D проводилась в 2006–2010 гг (ANOVA, $F_{5,3}=20.8$, $p=0.002$). Также стоит отметить, что доля деструкторов также была достоверно выше в микробиоценозе образца №4 (ANOVA, $F_{5,3}=17.3$, $p=0.003$), а коэффициент корреляции составил -0.798. Выявленное количество деструкторов выше, чем показано в работе [Zabaloy *et al.* 2010] на 4 сутки после внесения 2,4-D, но ниже, чем на 33 сутки. По всей видимости, проведенные ранее обработки почвы гербицидами группы 2,4-D, способствовали развитию группы специфичных бактерий-деструкторов в микробиоценозе почв, а дальнейшее поддержание их численности происходит за счет присутствия в почвах соединений, по химической структуре схожих с 2,4-D. Таким образом, степень трансформации микробиоценоза под действием гербицидов группы 2,4-D можно рассматривать как низкую, а эффект от долгосрочного применения данных гербицидов – допустимым. Кроме того, деградационный потенциал сформировавшегося пула микроорганизмов-деструкторов оказалось достаточно для естественной очистки почвы от вносимых концентраций гербицида.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе исследования была проведена комплексная оценка воздействия гербицидов группы 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислоты (2,4-D) на микробиоценоз сельскохозяйственных почв Куединского муниципального округа Пермского края. Анализ почвенных образцов показал, что в настоящий момент концентрация 2,4-D находится ниже предела обнаружения. В результате анализа эколого-трофических групп микробиоценозов установлено, что сапротрофы представлены в значительном количестве, при этом их численность находится в обратной линейной зависимости от периода, прошедшего с даты последней обработки почвы гербицидами группы 2,4-D. Индекс олиготрофности свидетельствует о достаточном количестве доступного углерода в исследуемых почвах. Группа микроорганизмов-деструкторов 2,4-D представлена во всех исследованных микробиоценозах, при этом ее численность зависит от временного интервала, прошедшего после последней обработки полей гербицидами группы 2,4-D. Не смотря на длительный период без внесения 2,4-D пул деструкторов поддерживается на относительно стабильном уровне, что обеспечивает устойчивость микробиоценоза в случае внесения гербицидов группы 2,4-D.

ФИНАНСОВАЯ ПОДДЕРЖКА

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства образования и науки РФ №124020500028-4 «Биоразнообразие микроорганизмов антропогенно загрязненных экосистем и функционально-генетические механизмы их адаптации к стрессовым условиям окружающей среды».

Конфликт интересов | Conflicts of Interest

Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией настоящей статьи. The authors declare no actual or potential conflicts of interest related to the publication of this article.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Богатырева Е.Н., Серая Т.М., Бирюкова О.М., Кирдун Т.М. (2024) Влияние приемов обработки дерново-подзолистой суглинистой почвы и удобрений на численность микроорганизмов.

- В: *Актуальные проблемы почвоведения, экологии и земледелия. Сборник докладов XIX Международной научно-практической конференции Курского отделения МОО «Общество почвоведов имени В.В. Докучаева» 24–26 апреля 2024.* Курск: 32–37. EDN: [SIPXLU](#)
- ГОСТ 17.4.4.02-2017 (2018) Охрана природы. Почвы. Методы отбора и подготовки проб для химического, бактериологического, гельминтологического анализа. Стандартинформ. Москва: 16.
- ГОСТ 17.4.4.02-84 (2008) Охрана природы. Почвы. Методы отбора и подготовки проб для химического, бактериологического, гельминтологического анализа. Стандартинформ. Москва: 8.
- Князева А.В., Лысак Л.В., Лапыгина Е.В., Александрова А.В. (2023) Обилие и разнообразие микроорганизмов в почвах и сопряженных субстратах (опаде и “подвешенной почве”) некоторых заповедников Вьетнама. *Почвоведение.* (6): 730–744. <https://doi.org/10.31857/S0032180X22601323> EDN: [FPMROX](#)
- Миненко А.К. (2009) Изменение биологической активности дерново-подзолистых почв при их окультуривании. *Агроэкоинфо.* (2): 1. EDN: [SIPQMF](#)
- Министерство природных ресурсов лесного хозяйства и экологии Пермского края (2024) Доклад «О состоянии и об охране окружающей среды Пермского края в 2024 году». Пермь: 236. [https://prioda.permkrai.ru/download.php?id=360883](https://priroda.permkrai.ru/download.php?id=360883)
- Рогожина Е.В., Захарихина Л.В. (2022) Олиготрофность микробного сообщества и динамика эмиссии CO₂ желтоземов в условиях антропогенеза (на примере г. Сочи). *Субтропическое и декоративное садоводство.* (81): 161–171. <https://doi.org/10.31360/2225-3068-2022-81-161-171> EDN: [SZUMKZ](#)
- Русакова И.В. (2018) Изучение экологического состояния микробного сообщества дерново-подзолистой почвы при длительном применении соломы и минеральных удобрений. *Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований.* (6):120–124 <https://doi.org/10.17513/mjpf.12303>
- Сенкевич О.В., Ульянова О.А., Хижняк С.В. (2019) Оценка влияния новых видов вермикомпоста на плодородие агросерой почвы. *Агрохимия.* (8):24–33 <https://doi.org/10.1134/S000218811908009X>
- Селивановская С.Ю., Ахметзянова Л.Г. (2021) Экология микроорганизмов: учебно-методическое пособие. Издательство Казанского федерального университета. Казань: 43.
- Хмелевская М.С., Ахрамович Т.И., Игнатовец О.С., Леонтьев В.Н., Феськова Е.В. (2016) Естественные пути деградации пестицидов на основе 2,4-дихлорфеноксиуксусных кислот. *Труды Белорусского государственного технологического университета. Серия 2. Химические технологии, биотехнология, геоэкология.* (4): 175–181. EDN: [WHMPPX](#)
- Jote C.A. (2019) A Review of 2,4-D Environmental Fate, Persistence and Toxicity Effects on Living Organisms. *Organic & Medicinal Chemistry International Journal.* 9(1): 555755. <https://doi.org/10.19080/OMCIJ.2019.09.555755>
- Bankole S.O., Oyediji M.B., Alagbe O.A., Chukwudebe E.P., Olatunji A.O., Oyewunmi R. V., Ariwoola O.S. (2020) Effect of 2,4-Dichlorophenoxyacetic Acid (2,4-D) and Dichlorvos (2,2-Dichlorovinyl Dimethyl Phosphate DDVP) on Soil Microorganisms. *Journal of Advances in Microbiology.* 20(8): 49–53. <https://doi.org/10.9734/jamb/2020/v20i830275>
- Bhat S.V., Booth S.C., Vantomme E.A.N., Afroj S., Yost C.K., Dahms T.E.S. (2015) Oxidative stress and metabolic perturbations in *Escherichia coli* exposed to sublethal levels of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid. *Chemosphere.* 135: 453–461. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2014.12.035> EDN: [USVCBH](#)
- Bukowska B. (2006) Toxicity of 2,4-Dichlorophenoxyacetic Acid -Molecular Mechanisms. *Polish Journal of Environmental Studies.* 15(3): 365–374. <https://www.pjoes.com/pdf-87880-21739?filename=Toxicity-of-2-4-Dichlorop.pdf> EDN: [KXDFLW](#)
- Islam F., Wang J., Farooq M.A., Khan M.S.S., Xu L., Zhu J., Zhao M., Muños S., Li Q.X., Zhou W. (2018) Potential impact of the herbicide 2,4-dichlorophenoxyacetic acid on human and ecosystems. *Environment International.* 111: 332–351. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2017.10.020> EDN: [WVGEDG](#)
- James S., Ele Yaya E., Singh Chandravanshi B., Zewge F. (2023) Determination of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid in water, sediment and soil using high performance liquid chromatography. *Bulletin of the Chemical Society of Ethiopia.* 37(2): 251–263. <https://doi.org/10.4314/bcse.v37i2.1> EDN: [DEJRTT](#)
- Lewis K.A., Tzilivakis J., Warner D.J., Green A. (2016) An international database for pesticide risk assessments and management. *Human and Ecological Risk Assessment: An International Journal.* 22(4): 1050–1064. <https://doi.org/10.1080/10807039.2015.1133242>

- Marouani N., Tebourbi O., Cherif D., Hallegue D., Yacoubi M.T., Sakly M., Benkhalifa M., Ben Rhouma K. (2017) Effects of oral administration of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid (2,4-D) on reproductive parameters in male Wistar rats. *Environmental Science and Pollution Research*. **24**(1): 519–526. <https://doi.org/10.1007/s11356-016-7656-3> EDN: WNZUAI
- Muhammad J.B., Jagaba A.H., Yusuf F., Usman S., Yakubu N.S., Birniwa A.H., Yakasai H.M., Shehu D. (2024) *Achromobacter xylosoxidans* bacteria isolated from contaminated agricultural environment for a sustainable 2,4-dichlorophenoxyacetic acid herbicide degradation: An experimental study. *Case Studies in Chemical and Environmental Engineering*. **9**: 100604. <https://doi.org/10.1016/j.cscee.2023.100604> EDN: ORDYCK
- Nguyen T.L.A., Dao A.T.N., Dang H.T.C., Koekkoek J., Brouwer A., de Boer T.E., van Spanning R.J.M. (2022) Degradation of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid (2,4-D) and 2,4,5-trichlorophenoxyacetic acid (2,4,5-T) by fungi originating from Vietnam. *Biodegradation*. **33**(3): 301–316. <https://doi.org/10.1007/s10532-022-09982-1> EDN: FZXRFE
- Oliveira B.R.F., Pereira A.G., Kremer R., Zurchimitten G.D.R., Moreira D.H., Pinheiro L.C., Simioni C., Ouriques L.C., Izídio G.S. (2026) Commercial formulation containing 2,4-Dichlorophenoxyacetic Acid (2,4-D) induces cellular damage, tissue injury, and antioxidant disruption in zebrafish *Danio rerio*. *Aquatic Toxicology*. **290**: 107647. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2025.107647> EDN: JFUZKH
- Papade S.E., Suhail M., Bagwe O.K., Phale P.S. (2025) Degradation of 2,4-D by plant growth-promoting *Cupriavidus* sp. DSPFs: role in mitigating herbicide toxicity in soil and enhancing crop production. *Microbiology Spectrum*. **13**(11) <https://doi.org/10.1128/spectrum.00560-25> EDN: YHIOGE
- Park K., Park J., Kim J., Kwak I.-S. (2010) Biological and molecular responses of *Chironomus riparius* (Diptera, Chironomidae) to herbicide 2,4-D (2,4-dichlorophenoxyacetic acid). *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology*. **151**(4): 439–446. <https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2010.01.009>
- Peckle B.A., Silva S. da, Ribeiro J.R. de A., Oliveira S.S. de, Vianez-Júnior J.L.S.G., Direito I.C.N., Macrae A. (2022) The Genome of *Enterobacter hormaechei* Strain MG02, a 2,4-Dichlorophenoxyacetic Acid-Degrading Bacterium Isolated from Brazilian Soil. *Microbiology Resource Announcements*. **11**(3) <https://doi.org/10.1128/mra.01104-21> EDN: JKNFWM
- Peterson M.A., McMaster S.A., Riechers D.E., Skelton J., Stahlman P.W. (2016) 2,4-D Past, Present, and Future: A Review. *Weed Technology*. **30**(2): 303–345. <https://doi.org/10.1614/WT-D-15-00131.1>
- Sakai Y. (2024) Genomic analysis of the degradation gene clusters and the parABS system in *Afiopia* sp. strain DD3 capable of utilizing 2,4-dichlorophenoxyacetic acid. *The Microbe*. **4**: 100149. <https://doi.org/10.1016/j.microb.2024.100149> EDN: XYCLKO
- Silva S. da, Peckle B.A., Ribeiro J.R. de A., Oliveira S.S. de, Bianco K., Clementino M.M., Direito I.C.N., Macrae A. (2022) The Genome Sequence of *Brucella intermedia* DF13, a 2,4-Dichlorophenoxyacetic Acid-Degrading Soil Bacterium Isolated in Brazil. *Microbiology Resource Announcements*. **11**(4) <https://doi.org/10.1128/mra.01105-21> EDN: VCLLUO
- Zabaloy M.C., Garland J.L., Gomez M.A. (2010) Assessment of the impact of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid (2,4-D) on indigenous herbicide-degrading bacteria and microbial community function in an agricultural soil. *Applied Soil Ecology*. **46**(2): 240–246. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2010.08.006>
- Zhang C., Liu X., Dong F., Xu J., Zheng Y., Li J. (2010) Soil microbial communities response to herbicide 2,4-dichlorophenoxyacetic acid butyl ester. *European Journal of Soil Biology*. **46**(2): 175–180. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2009.12.005>

REFERENCES

- Bogatyryova E.N., Grey T.M., Biryukova O.M. (2024) Influence of processing techniques of sod-podzolic loamy soil and fertilizers on the number of microorganisms. In: *Topical problems of soil science, ecology and agriculture. Proceedings of the XIX International Scientific and Practical Conference of Kursk branch IPO «V.V. Dokuchaev Society of Soil Scientists», April 24-26, 2024*. Kursk: 32–37. EDN: SIPXLU (in Russian)
- GOST 17.4.4.02-2017 (2018) Nature protection. Soils. Methods for sampling and preparation of soil for chemical, bacteriological, helminthological analysis. Standartinform Publishing. Moscow: 16. (in Russian)
- GOST 17.4.4.02-84 (2008) Soils. Methods for sampling and preparation of soil for chemical, bacteriological, helminthological analysis. Standartinform Publishing. Moscow: 8. (in Russian)
- Kniazeva A.V., Lysak L.V., Lapygina E.V., Aleksandrova A.V. (2023) Abundance and diversity of microorganisms in soils and associated substrates (leaf litter and “suspended soil”) in some

- nature reserves of Vietnam. *Eurasian Soil Science.* (6): 730–744. <https://doi.org/10.31857/S0032180X22601323> EDN: FPMROX (in Russian)
- Minenko, A.K. (2009) Changes in the biological activity of sod-podzolic soils during their cultivation. *Agroecoinfo.* (2): 1. EDN: SIPQMF (in Russian)
- Ministry of Natural Resources, Forestry and Ecology of Perm Krai (2024) Report "On the state and protection of the environment of Perm Krai in 2024" [Doklad «O sostoyanii i ob okhrane okruzhayushchey sredy Permskogo kraja v 2024 godu»]. Perm: 236 (in Russian) <https://priroda.permkrai.ru/download.php?id=360883>
- Rogozhina Ye.V., Zakharikhina L.V. (2022) Oligotrophy of microbial community and CO₂ emission dynamic in yellow soils under conditions of anthropogenesis (on the example of Sochi). *Subtropical and ornamental horticulture.* (81): 161–171. <https://doi.org/10.31360/2225-3068-2022-81-161-171> EDN: SZUMKZ (in Russian)
- Rusakova I.V. (2018) Study of the ecological state of the microbial community of sod-podzolic soil with long-term use of straw and mineral fertilizers. *International Journal of Applied and Fundamental Research.* (6):120–124 <https://doi.org/10.17513/mjpf.12303> (in Russian)
- Senkevich O.V., Ulyanova O.A., Khizhnyak S.V. (2019) Assessing the effect of new types of vermicompost on the fertility of agro-gray soil. *Agrochemistry.* (8):24–33 <https://doi.org/10.1134/S000218811908009X> (in Russian)
- Selivanovskaya S.Yu., Akhmetzyanova L.G. (2021) Ecology of microorganisms: teaching manual [Ekologiya mikroorganizmov: uchebno-metodicheskoe posobie]. Kazan Federal University Publishing. Kazan: 43. (in Russian)
- Hmelevskaya M.S., Akhramovich T.I., Ignatovets O.S., Leontiev V.N., Feskova A. (2016) The natural ways of degradation of pesticides based on 2,4-dichlorophenoxyacetic acid. *Proceedings of BSTU. Series 2. Chemical engineering, biotechnology, geoecology.* (4): 175–181. EDN: WHMPPX (in Russian)
- Jote C.A. (2019) A Review of 2,4-D Environmental Fate, Persistence and Toxicity Effects on Living Organisms. *Organic & Medicinal Chemistry International Journal.* 9(1): 555755. <https://doi.org/10.19080/OMCIJ.2019.09.555755>
- Bankole S.O., Oyedeji M.B., Alagbe O.A., Chukwudebe E.P., Olatunji A.O., Oyewunmi R. V., Ariwoola O.S. (2020) Effect of 2,4-Dichlorophenoxyacetic Acid (2,4-D) and Dichlorvos (2,2-Dichlorovinyl Dimethyl Phosphate DDVP) on Soil Microorganisms. *Journal of Advances in Microbiology.* 20(8): 49–53. <https://doi.org/10.9734/jamb/2020/v20i830275>
- Bhat S. V., Booth S.C., Vantomme E.A.N., Afroj S., Yost C.K., Dahms T.E.S. (2015) Oxidative stress and metabolic perturbations in *Escherichia coli* exposed to sublethal levels of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid. *Chemosphere.* 135: 453–461. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2014.12.035> EDN: USVCBH
- Bukowska B. (2006) Toxicity of 2,4-Dichlorophenoxyacetic Acid -Molecular Mechanisms. *Polish Journal of Environmental Studies.* 15(3): 365–374. EDN: KXDFLW
- Islam F., Wang J., Farooq M.A., Khan M.S.S., Xu L., Zhu J., Zhao M., Muños S., Li Q.X., Zhou W. (2018) Potential impact of the herbicide 2,4-dichlorophenoxyacetic acid on human and ecosystems. *Environment International.* 111: 332–351. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2017.10.020> EDN: WVGEDG
- James S., Ele Yaya E., Singh Chandravanshi B., Zewge F. (2023) Determination of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid in water, sediment and soil using high performance liquid chromatography. *Bulletin of the Chemical Society of Ethiopia.* 37(2): 251–263. <https://doi.org/10.4314/bcse.v37i2.1> EDN: DEJRTT
- Lewis K.A., Tzilivakis J., Warner D.J., Green A. (2016) An international database for pesticide risk assessments and management. *Human and Ecological Risk Assessment: An International Journal.* 22(4): 1050–1064. <https://doi.org/10.1080/10807039.2015.1133242>
- Marouani N., Tebourbi O., Cherif D., Hallegue D., Yacoubi M.T., Sakly M., Benkhalifa M., Ben Rhouma K. (2017) Effects of oral administration of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid (2,4-D) on reproductive parameters in male Wistar rats. *Environmental Science and Pollution Research.* 24(1): 519–526. <https://doi.org/10.1007/s11356-016-7656-3> EDN: WNZUAI
- Muhammad J.B., Jagaba A.H., Yusuf F., Usman S., Yakubu N.S., Birniwa A.H., Yakasai H.M., Shehu D. (2024) *Achromobacter xylosoxidans* bacteria isolated from contaminated agricultural environment for a sustainable 2,4-dichlorophenoxyacetic acid herbicide degradation: An experimental study. *Case Studies in Chemical and Environmental Engineering.* 9: 100604. <https://doi.org/10.1016/j.csee.2023.100604> EDN: QRDYCK
- Nguyen T.L.A., Dao A.T.N., Dang H.T.C., Koekkoek J., Brouwer A., de Boer T.E., van Spanning R.J.M. (2022) Degradation of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid (2,4-D) and 2,4,5-trichlorophenoxyacetic acid

- (2,4,5-T) by fungi originating from Vietnam. *Biodegradation*. **33**(3): 301–316. <https://doi.org/10.1007/s10532-022-09982-1> EDN: FZXRFE
- Oliveira B.R.F., Pereira A.G., Kremer R., Zurchimitten G.D.R., Moreira D.H., Pinheiro L.C., Simioni C., Ouriques L.C., Izídio G.S. (2026) Commercial formulation containing 2,4-Dichlorophenoxyacetic Acid (2,4-D) induces cellular damage, tissue injury, and antioxidant disruption in zebrafish *Danio rerio*. *Aquatic Toxicology*. **290**: 107647. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2025.107647> EDN: JFUZKH
- Papade S.E., Suhail M., Bagwe O.K., Phale P.S. (2025) Degradation of 2,4-D by plant growth-promoting *Cupriavidus* sp. DSPFs: role in mitigating herbicide toxicity in soil and enhancing crop production. *Microbiology Spectrum*. **13**(11) <https://doi.org/10.1128/spectrum.00560-25> EDN: YHIOQE
- Park K., Park J., Kim J., Kwak I.-S. (2010) Biological and molecular responses of *Chironomus riparius* (Diptera, Chironomidae) to herbicide 2,4-D (2,4-dichlorophenoxyacetic acid). *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology*. **151**(4): 439–446. <https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2010.01.009>
- Peckle B.A., Silva S. da, Ribeiro J.R. de A., Oliveira S.S. de, Vianez-Júnior J.L.S.G., Direito I.C.N., Macrae A. (2022) The Genome of *Enterobacter hormaechei* Strain MG02, a 2,4-Dichlorophenoxyacetic Acid-Degrading Bacterium Isolated from Brazilian Soil. *Microbiology Resource Announcements*. **11**(3) <https://doi.org/10.1128/mra.01104-21> EDN: JKNFWM
- Peterson M.A., McMaster S.A., Riechers D.E., Skelton J., Stahlman P.W. (2016) 2,4-D Past, Present, and Future: A Review. *Weed Technology*. **30**(2): 303–345. <https://doi.org/10.1614/WT-D-15-00131.1>
- Sakai Y. (2024) Genomic analysis of the degradation gene clusters and the parABS system in *Afipia* sp. strain DD3 capable of utilizing 2,4-dichlorophenoxyacetic acid. *The Microbe*. **4**: 100149. <https://doi.org/10.1016/j.microb.2024.100149> EDN: XYCLKO
- Silva S. da, Peckle B.A., Ribeiro J.R. de A., Oliveira S.S. de, Bianco K., Clementino M.M., Direito I.C.N., Macrae A. (2022) The Genome Sequence of *Brucella intermedia* DF13, a 2,4-Dichlorophenoxyacetic Acid-Degrading Soil Bacterium Isolated in Brazil. *Microbiology Resource Announcements*. **11**(4) <https://doi.org/10.1128/mra.01105-21> EDN: VCLLUO
- Zabaloy M.C., Garland J.L., Gomez M.A. (2010) Assessment of the impact of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid (2,4-D) on indigenous herbicide-degrading bacteria and microbial community function in an agricultural soil. *Applied Soil Ecology*. **46**(2): 240–246. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2010.08.006>
- Zhang C., Liu X., Dong F., Xu J., Zheng Y., Li J. (2010) Soil microbial communities response to herbicide 2,4-dichlorophenoxyacetic acid butyl ester. *European Journal of Soil Biology*. **46**(2): 175–180. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2009.12.005>

Цитировать как

Чепкасов К.В., Егорова Д.О. (2026). Влияние обработки почвы гербицидами группы 2,4-D на отдельные эколого-трофические группы микробиоценоза. *Экобиотех.* **9**(2): 148-158. <http://doi.org/10.31163/2618-964X/2026-2> <https://www.elibrary.ru/btmnvs>

Cited as

Chepkasov K.V., Egorova D.O. (2026). Impact of soil treatment with 2,4-D herbicides on individual ecological-trophic groups of microbiocenosis. *Ecobiotech.* **9**(2): 148-158. <http://doi.org/10.31163/2618-964X/2026-2> <https://www.elibrary.ru/btmnvs>

Сведения об авторах

Кирилл Викторович Чепкасов, студент бакалавриата, Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия. E-mail: chepkasovkirill8@gmail.com, ORCID: 0009-0007-9522-438X.

Дарья Олеговна Егорова, д.б.н., доцент, Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, Пермь, Россия. E-mail: daryao@rambler.ru, SPIN-код: 9450-7883, WoS Researcher ID AAF-5550-2019, ORCID: 0000-0001-8018-4687.

Information About the Authors

Kirill V. Chepkasov, undergraduate student, Perm State University, Perm, Russia. E-mail: chepkasovkirill8@gmail.com, ORCID: 0009-0007-9522-438X.

Darya O. Egorova, Doctor of Biological Sciences, Associate Professor, Institute of ecology and genetics of microorganisms UB RAS, Perm, Russia. E-mail: daryao@rambler.ru, SPIN-код: 9450-7883, WoS Researcher ID AAF-5550-2019, ORCID: 0000-0001-8018-4687.



ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

http://ecobiotech-journal.ru



УДК 581.33



ОБЗОРНАЯ СТАТЬЯ | REVIEW ARTICLE

КАЧЕСТВО ПЫЛЬЦЫ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ. ИНТЕРПРЕТАЦИЯ ТЕРМИНОВ, МЕТОДОВ И РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЙ

Бухаров А.Ф.

Всероссийский научно-исследовательский институт овощеводства – филиал Федерального научного центра овощеводства, д. Веряя, Московская область, Россия

E-mail: afb56@mail.ru

POLLEN QUALITY IN FLOWERING PLANTS. INTERPRETATION OF THE TERMS, METHODS, AND RESEARCH RESULTS

Bukharov A.F.

All-Russian Scientific Research Institute of Vegetable Growing – branch of the Federal Scientific Center for Vegetable Growing, Vereya village, Moscow region, Russia

E-mail: afb56@mail.ru

Аннотация

Предметом настоящей работы является обобщение системы методов, взглядов, терминов, существующих в рамках понятия «качество пыльцы» как единого комплекса знаний, интерпретация и проецирование их на решение практических задач селекции, семеноводства и семеноведения. Представление о качестве пыльцы – комплексном показателе, который в значительной степени определяет репродуктивную способность, дает сочетание двух основополагающих свойств: оплодотворяющая способность и жизнеспособность. Критический анализ эффективности методов, определения качества пыльцы и интерпретации параметров, её характеризующих, является целью настоящей работы. Рассмотрены причины возникновения пониженной жизнеспособности и стерильности пыльцы, а также приемы преодоления этих негативных явлений в процессе интродукции, селекции и семеноводства. Описаны изменения, происходящие в пыльце под влиянием экстремальных внешних факторов и применения экспериментальных приемов селекции (цитоплазматическая мужская стерильность, межвидовая гибридизация, полиплоидия, мутагенез). Рассмотрены термины: аномалия, деформация, дегенерация, дефекты, тераты, патологии. Показаны основные принципы исследования качества пыльцы: изучение морфологических признаков, исследование физиологии проникновения красителей в цитоплазму пыльцевого зерна, определение способности пыльцы прорасти на искусственных питательных средах и на рыльце пестика, биохимические тесты, активность ферментов, люминесцентный анализ. Наибольший интерес представляют показатели, которые количественно характеризуют свойства пыльцы, в том числе проточная цитометрия, цифровая микроскопия. Подчеркивается, что следует максимально точно определять наблюдаемые при пыльцевом анализе явления и процессы. Интерпретации и обобщения данных о жизнеспособности, фертильности и оплодотворяющей способности пыльцы по косвенным показателям необходимо делать очень корректно, поскольку одни и те же показатели могут одновременно свидетельствовать о разных свойствах пыльцы.

Ключевые слова:

пыльца, оплодотворяющая способность, фертильность, жизнеспособность, морфофизиология, гистохимия, цитометрия

Поступила в редакцию: 15.04.2026

Принято в печать: 13.05.2026

Abstract

The subject of this work is the generalization of the system of methods, views, and terms that exist within the concept of pollen quality as a single complex of knowledge, as well as the interpretation and projection of these concepts into solving practical problems in breeding, seed production, and seed science. The concept of pollen quality, a complex indicator that significantly determines reproductive capacity, is based on the combination of two fundamental properties: fertilizing capacity and viability. This study aims to examine the effectiveness of pollen quality-determination methods and interpret its parameters. The article discusses the causes of reduced pollen viability and sterility, as well as methods for overcoming these negative phenomena in the process of introduction, breeding, and seed production processes. It also describes the changes that occur in pollen under the influence of extreme external factors and the use of experimental breeding techniques (CMC, interspecific hybridization, polyploidy, and mutagenesis). The following terms were considered: anomaly, deformation, degeneration, destruction, defects, terata, and pathologies. The main principles of pollen quality research are as follows: morphological features, studying the physiology of dye penetration into the cytoplasm of the pollen grain, determining the ability of pollen to germinate on artificial nutrient media and on the stigma of the pistil, biochemical tests, enzyme activity, and luminescent analysis. The most interesting indicators are those that quantitatively characterize the properties of pollen, including flow cytometry, digital microscopy, and holographic microscopy. An accurate description of the observed phenomena and processes during pollen analysis is required. Interpretations and generalizations about viability, fertility, and fertilization capacity based on indirect indicators should be carefully made. The same research methods and indicators can simultaneously provide evidence of different pollen properties.

Keywords:

pollen, fertilizing capacity, fertility, viability, morphophysiology, histochemistry, cytometry

Received: 15.04.2026

Accepted: 13.05.2026

Цитировать | Cite as

DOI: <http://doi.org/10.31163/2618-964X/2026-13> EDN: <https://www.elibrary.ru/ghofxn>

ВВЕДЕНИЕ

Пыльца, или пыльцевое зерно – это сильно редуцированный мужской гаметофит. Основное назначение пыльцы – оплодотворение яйцеклетки и центральной клетки зародышевого мешка с последующим формированием зародыша и эндосперма семени [Поддубная-Арнольди 1964; Банникова, Хведынич 1982]. Отсюда вытекает основное свойство, необходимое пыльце, – способность оплодотворять, или **оплодотворяющая способность**. Оплодотворению предшествует прорастание пыльцы на рыльце пестика, рост пыльцевой трубки в столбике и проникновение в семяпочку. В этом заключается второе важное свойство пыльцевых зерен – быть способными осуществлять ростовые процессы, то есть обладать **жизнеспособностью**. Сочетание этих двух основополагающих свойств дает представление о **качестве пыльцы** – комплексном показателе, который в значительной степени определяет репродуктивную способность.

В процессе формирования пыльцевые зерна испытывают негативное влияние внешней среды (экстремальные температуры, засухи, засоление, промышленные выбросы, химизация сельскохозяйственного производства, радиация, высокочастотные излучения), вызывающее снижение качества пыльцы [Тупицын и др. 2012; Василевская, Морозова 2016; Жуйкова и др. 2019; Цаценко, Керимов 2023]. Качество пыльцы – это яркий тест, характеризующий эффективность интродукции растений в новые условия [Лапшин, Кузнецова 2009; Василевская, Морозова 2016]. Резкое снижение качества пыльцы у растений, традиционных для региона (сосна, липа, береза), может свидетельствовать о негативной экологической ситуации, высокой антропогенной нагрузке или изменении климата [Лапшин, Кузнецова 2009; Мирненко 2020; Цаценко, Керимов 2023]. Использование мутагенеза, отдаленной гибридизации, полиплоидии, биотехнологических и других методов селекции также оказывают существенное влияние на качество пыльцы новых сортов [Цицин 1981; Еремин 1985; Курсаков 1986; Маракеева, Казыдуб 2016]. Частично повысить фертильность и плодовитость мутантных и полиплоидных форм, межвидовых гибридов можно с помощью физиологически активных веществ, о чем свидетельствуют многочисленные исследования [Курсаков 1986; Бухарова, Бухаров 2008; Маракеева, Казыдуб 2016]. Использование стимулирующих факторов целесообразно для повышения эффективности семеноводства, особенно в неблагоприятных условиях. Особенно важно повышение оплодотворяющей способности пыльцы при гетерозисной селекции и гибридном семеноводстве [Бухаров, Бухарова 2011].

Для оценки эффективности таких приемов применяются различные методы и параметры определения качества пыльцы [Орел 1972; Литвак 1978; Чувашина 1980; Цаценко, Димитренко 2026]. Цель данной работы – критический анализ эффективности методов определения качества пыльцы и интерпретации характеризующих её параметров.

ОБСУЖДЕНИЕ ПРОБЛЕМЫ

Для того, чтобы охарактеризовать качество пыльцы, используют различные термины. Оплодотворяющую способность характеризуют показателем **фертильность**. Пыльцу, у которой **оплодотворяющая способность** отсутствует, называют стерильной [Рыбин 1962; Ригер, Михаэлис 1967; Дудка 1984]. Однако использование этих двух терминов имеет свою специфику. Гарантированно определить **оплодотворяющую способность** пыльцы можно только путем проведения искусственного опыления с предварительной кастрацией бутонов (удалением тычинок с нераскрывшимися пыльниками) и их изоляцией после нанесения пыльцы на рыльце. В то же время образование при этом плодов и семян еще не свидетельствует о фертильности пыльцы. Опыление стерильной, но жизнеспособной пыльцой может привести к стимулятивной партенокарпии и апомиксису. О степени проявления **оплодотворяющей способности пыльцы** следует судить только по завязываемости семян в процентах от числа семяпочек. Однако и отсутствие образования плодов и семян не всегда свидетельствует об отсутствии у пыльцы оплодотворяющей способности. В некоторых случаях нормально сформированная фертильная пыльца не способна оплодотворить яйцеклетку и даже прорасти на рыльце пестика вследствие несовместимости [Мюнтцинг 1967].

Термин **фертильный** происходит от латинского *fertilis* и означает плодородный, плодоносный, плодовитый, способный производить потомство или обладающий репродуктивной

способностью. Стерильность означает противоположное свойство – бесплодность, обесплоенность, лишенное способности к оплодотворению [Пчелкина 1987]. Р. Ригер и А. Михаэлис характеризуют стерильность особи как неспособность производить жизнеспособные и функционирующие гаметы, а стерильность пыльцы (мужскую стерильность) – как ее неспособность к нормальному функционированию [Ригер, Михаэлис 1967]. Соответственно, значение отечественного термина **фертильный** равноценно английскому слову *fertile* – способный производить жизнеспособное потомство [Гиляров 1989]. Аналогичную, но более краткую формулировку приводит А. Мюнтцинг. Фертильность – плодovitость, а стерильность – уменьшение или угнетение способности производить потомство половым путем [Мюнтцинг 1967]. Ш. Ауэрбах также определяет стерильность, как уменьшение или угнетение способности половым путем производить потомство [Ауэрбах 1968]. Следовательно, **фертильность** или **стерильность** пыльцы можно надежно определить только прямым методом по способности или неспособности оплодотворять яйцеклетку и давать потомство. Показатель оплодотворяющей способности, полученный путем прямой оценки, иногда интерпретируют как **истинную фертильность** [Рубанова 2021]. Другие методы, например, проращивание и окрашивание пыльцы, следует рассматривать как косвенные, дающие только дополнительные (частичные) знания о функционировании пыльцы, но не обеспечивающие полную и надежную информацию о репродуктивной способности к воспроизводству [Рыбин 1962; Круглова 2020; Цаценко, Димитренко 2026]. Следовательно, речь может идти о «**потенциальной**» репродуктивной способности пыльцы [Воронова, Гаврилова 2019]. Однако определение **оплодотворяющей способности пыльцы** путем искусственного скрещивания – процесс трудоемкий и длительный. Тем более, что фертильность пыльцы и определяют с целью ее последующего использования в гибридизации, а для этого необходимы экспресс-методы [Бунин 2003, 2004; Пухальский и др. 2007].

Одной из первых гипотез о возникновении бесплодия и стерильности у межвидовых гибридов было предположение о влиянии числа хромосом и нарушениях их расхождения в процессе мейоза [Синнот, Денн 1934]. В цитологических и эмбриологических исследованиях стерильность, как правило, связывают с нарушением деления ядра. В.А. Рыбин функциональное совершенство или несовершенство пыльцы связывает с течением мейоза, нарушение которого приводит к формированию неоднородных (по форме и размеру) пыльцевых зерен [Рыбин 1962]. В.П. Банникова и О.А. Хведынич, как и многие другие эмбриологи, считают, что в основе аномального мейоза лежит рассогласованность процесса развития, обусловленная генетическими причинами, в том числе при отдаленной гибридизации [Банникова, Хведынич 1982]. Общепринято, что повысить фертильность растений с пониженной плодovitостью можно создавая им благоприятные условия выращивания [Банникова, Хведынич 1982; Бухарова, Бухаров 2008; Бухаров, Бухарова 2011]. В.А. Поддубная-Арнольди подчеркивала, что стерильность и нарушения мейоза в ряде случаев могут быть не причиной, а следствием физиологических и биохимических процессов [Поддубная-Арнольди 1964].

Метод, называемый в широкой практике ацетокарминовым, по сути, является исследованием морфологии пыльцевых зерен или морфометрии, если сопровождается измерением [Абрамова, Карлинский 1968; Паушева 1980; Барыкина и др. 2004; Самигуллина, Кирина 2007]. Отчасти при этом мы наблюдаем и физиологический процесс, поскольку отмечаем степень проникновения красителя через оболочки, пыльцевых зерен. Поэтому целесообразно называть этот метод морфофизиологическим тестом. По морфологическим параметрам можно достаточно полно судить о фертильности и потенциальной оплодотворяющей способности пыльцы [Орел 1972; Паушева 1980; Пухальский и др. 2007; Самигуллина, Кирина 2007]. В световой микроскоп можно выделить **нормальные** (свойственные для большинства представителей данного вида или сорта) и **аномальные** (отличающиеся по размеру, форме, скульптуре, внутреннему строению, другим признакам) пыльцевые зерна. Отклонения **аномальных** пыльцевых зерен от нормального размера может быть следствием их полиплоидного или гаплоидного (крупные или мелкие, соответственно) состояния [Барыкина и др. 2004; Цаценко, Логвинов 2021]. Это может приводить к снижению их оплодотворяющей способности, но не означает их полной стерильности. Пыльцевые зерна, имеющие явные **дефекты** (деформированные, сморщенные, без цитоплазмы), как правило,

полностью стерильны. Дефектные пыльцевые зерна возникают, как правило, под влиянием воздействий, прежде всего, внешних экстремальных факторов, в том числе в процессе интродукции [Тупицын *и др.* 2012; Василевская, Морозова 2016]. **Дегенерация, деградация** подразумевает достаточно продолжительный процесс остановки развития пыльцевых зерен, а основными факторами являются преимущественно внутренние наследственные причины (цитоплазматическая мужская стерильность, межвидовая несовместимость, полиплоидия, мутагенез) [Рыбин 1962; Орел 1972; Чувашина 1980]. Решающим показателем стерильности пыльцы служит отсутствие (разрушение или деградация) ядер (вегетативного и генеративного). Поэтому, чтобы контрастно выявить дефектное строение пыльцевых зерен, часто применяют окрашивание цитоплазмы и ядерных структур [Юрцев, Пухальский 1968; Барыкина *и др.* 2004; Пухальский *и др.* 2007].

Термины, характеризующие **нормальность** и **аномальность** пыльцевых зерен со ссылками на многочисленные публикации, подробно разбирает в своей работе Н.Н. Круглова. Автором предложена классификация, в пределах которой выделяются: клеточные, ядерные, цитоплазматические и структурно-архитектонические аномалии. Подробно обсуждается употребление терминов **деформация, дегенерация, деструкция** для описания нарушений в морфологии пыльцевых зерен, приводящих к стерильности. Отдельно рассмотрено понятие **дефектности** и граница между нормальной и дефектной пыльцой [Круглова 2020].

Однако терминология, применяемая в палинологических исследованиях, гораздо шире. Понятия **типичные** и **атипичные** пыльцевые зерна, по-видимому, можно вполне соотнести с терминами нормальные и аномальные. Всё многообразие форм (изменчивость) пыльцевых зерен в пробе рассматривают как **полиморфизм** [Тупицын *и др.* 2012] или **гетерогенность** [Литвак 1978]. В экологических исследованиях морфологическую изменчивость пыльцы (как и других клеток, тканей, органов) до определенного предела (10-11%) рассматривают как норму (**естественный полиморфизм**) [Тупицын *и др.* 2012; Василевская, Морозова 2016]. Морфологические нарушения строения пыльцы под влиянием экстремальных условий окружающей среды часто рассматривают как **тераты, или уродства**, что очень близко к понятию **аномалия**. Выделяют от 7 до 14 типов тератоморф пыльцевых зерен, которые различаются по форме, скульптуре, количеству апертур и борозд, симметричности, цвету и другим особенностям [Дзюба 2007; Тупицын *и др.* 2012; Василевская, Морозова 2016]. Заслуживают внимания термины **абортивность** и **патология** пыльцевых зерен [Чигуряева 1970]. Если первый почти сопоставим с термином стерильность, то второй несет более широкую смысловую нагрузку. Ю.С. Ченцов рассматривает патологии клетки как структурно-функциональные изменения (поражения) внутренних структур. Они могут проявляться как временные (обратимые) или стойкие (необратимые, заканчивающиеся гибелью) нарушения жизненных процессов [Ченцов 1984]. Эту формулировку в полной мере можно отнести к пыльце. Действительно, гибель пыльцевых зерен, имеющих патологические изменения, исключает их из оплодотворения и является основой прогрессивного процесса, предотвращающего возникновение аномалии развития зародыша и взрослого организма.

Ацетокарминовый метод традиционно применяют для определения фертильности пыльцы [Латыпов, Тарануха 1969; Паушева 1980]. Термины стерильность, дефектность, аномальность очень тесно взаимосвязаны общими признаками, а для выявления отражаемых ими показателей эффективно применение окрашивания пыльцы, способствующее выявлению всех морфологических отклонений, что является причиной стерильности. Однако, З.В. Абрамова и О.А. Карлинский не без основания считают, что этим методом определяют жизнеспособность пыльцы, поскольку он базируется на способности кармина проникать в живую пыльцу и окрашивать цитоплазму [Абрамова, Карлинский 1968]. Этому же мнению придерживался В.И. Остапенко [Остапенко 1956, 1972]. О.Н. Воронова и В.А. Гаврилова отмечают, что методы окрашивания скорее позволяют говорить о жизнеспособности пыльцевых зерен и потенциальной возможности опыления ими [Воронова, Гаврилова 2019]. Именно поэтому ацетокарминовый метод зачастую рекомендуют для определения то фертильности, то жизнеспособности [Абрамова, Карлинский 1968; Барыкина *и др.* 2004]. Так, изучая прорастание пыльцы фасоли и земляники на искусственной питательной среде, авторы случайно или намеренно отождествляют термины фертильность и жизнеспособность [Батурин, Кузнецова 2011; Тимин *и др.* 2013]. В процессе селекционной работы с подсолнечником

отмечено, что при сравнении разных методов определения фертильности (проращивание и окрашивание) удобнее пользоваться ацетокарминовым методом [Воронова, Гаврилова 2019].

Казалось бы, меньше всего должен вызывать сомнение термин **жизнеспособность** пыльцы, а также способы выявления и измерения этого свойства. Общепризнано, что **жизнеспособность пыльцы** – это способность пыльцевых зёрен прорасти в пыльцевые трубки нормальной длины. Измеряется процентом проросших пыльцевых зёрен от общего их числа в пробе [Голубинский 1974; Паушева 1980; Барыкина *и др.* 2004; Пухальский *и др.* 2007]. Важным показателем является **продолжительность сохранения жизнеспособности** пыльцы. Этот очень лабильный показатель, который зависит как от наследственности (видовой принадлежности), так и влияния экстремальных факторов (в том числе во время хранения) очень важен для практической селекции [Устинова 1965; Лапшин, Кузнецова 2009; Зинатуллина 2016].

Широкое применение в выявлении жизнеспособных пыльцевых зёрен нашли многочисленные методы их проращивания на питательных средах [Голубинский 1974; Паушева 1980; Чувашина 1980; Самигуллина, Кирина 2007]. Менее известны методы изучения прорастания пыльцы на рыльце [Татаринцев 1939] и роста в столбике [Татаринцев 1948], в том числе с применением люминесцентной микроскопии [Литвак 1978; Чувашина 1980]. Жизнеспособными считают пыльцевые зерна, у которых длина пыльцевой трубки не меньше диаметра пыльцевых зёрен [Абрамова, Карлинский 1968; Латыпов, Тарануха 1969; Пухальский *и др.* 2007; Самигуллина, Кирина 2007]. Разработан оптимизированный метод оценки жизнеспособности пыльцы, который учитывает пыльцевые трубки длиной не короче расстояния от рыльца пестика до яйцеклетки, моделирующий природные условия опыления и оплодотворения и позволяющий корректировать показатель в сравнении с методом Д.А. Транковского [Зинатуллина 2016]. Не менее важным является изучение динамики прорастания пыльцы, что позволяет определить синхронность и дружность в дополнение к показателю жизнеспособности [Лапшин, Кузнецова 2009]. Однако для более точного определения жизнеспособности пыльцевых зёрен разных культур требуется подбор питательных сред, зачастую тщательная оптимизация их состава, а также условий и времени экспозиции [Impe *et al.* 2020; Freire *et al.* 2022].

Процесс оплодотворения начинается с прорастания пыльцы на рыльце и формирования пыльцевой трубки, которая, продвигаясь в столбике, проникает в зародышевый мешок. Пыльца, которая не может прорасти (нежизнеспособная), заведомо, не будет обладать и оплодотворяющей способностью. Как правило, эти два показателя жизнеспособность и оплодотворяющая способность не только корреляционно связаны, но и обусловлены общими причинами – нарушениями строения пыльцевых зёрен [Жуйкова *и др.* 2019; Мирненко 2020]. Поэтому целесообразно использовать комплексный (обобщенный) показатель **абсолютной жизнеспособности** пыльцы [Цаценко, Логвинов 2021].

Показатели, по которым отличают живое (жизнеспособное) от не живого, хорошо известны. Это обмен веществ, рост, размножение [Дудка 1984; Гиляров 1989]. Неотъемлемым свойством жизнеспособной особи является способность жить, давать потомство, передавать наследственную информацию [Ригер, Михаэлис 1967; Либберт 1982]. Поэтому термин жизнеспособность пыльцы все чаще используется в качестве обобщающего термина [Dafni, Firmage 2000].

Для предварительной оценки жизнеспособной пыльцы иногда целесообразно использовать метод её идентификации по морфологическим (наличие аномалий и отклонение в размерах) признакам. При отсутствии повреждений ядра речь может идти о снижении, а не о потере жизнеспособности. Отсутствие у пыльцы дефектов и аномалий не означает, что пыльца способна осуществлять жизненные функции – проявлять жизнеспособность. Пыльца может стать нежизнеспособной вследствие влияния неблагоприятных погодных и других внешних факторов, неправильного или несвоевременного сбора, длительного хранения, воздействия солнечных лучей, сухости воздуха, радиации и многих других факторов. Н.Н. Круглова сформулировала тезис о том, что понятие жизнеспособности пыльцевого зерна уже понятия его фертильности [Круглова 2020]. Однако в некоторых случаях пыльца, хорошо прорастающая на искусственной питательной среде, неспособна к оплодотворению. Так, пыльца, получившая высокую дозу рентгеновского облучения, теряет оплодотворяющую способность, но сохраняет способность прорасти, а использование ее

для опыления стимулирует развитие семязачки без оплодотворения и формирование апомиктических семян [Бухарова, Бухаров 2008; Бухаров, Бухарова 2011].

На избирательной способности многих красителей (кармин, орсеин, фуксин, эритрозин, метиленовый синий, малахитовый зеленый, лакмоид) проникать в цитоплазму живых и нежизнеспособных клеток пыльцы; основаны различные вариации этого метода [Юрцев, Пухальский 1968]. Эффективным методом выявления жизнеспособных и нежизнеспособных пыльцевых зерен является дифференциальная окраска с помощью комплекса красителей [Alexander 1969, 1987]

Для выявления живых пыльцевых зерен также активно применяются биохимические (гистохимические) методы окрашивания: раствор йода в йодистом калии – для выявления крахмала, наличие которого характерно для жизнеспособной пыльцы; гваякол или бензидин – для выявления пероксидазы; 2,3,5-трифенилтетразол хлорида – для выявления дегидрогеназы; изатин – для выявления пролина. Методы, основанные на выявлении в цитоплазме активно работающих ферментов, логично называть **биохимическими тестами** или давно устоявшимся термином **гистохимические исследования** [Руденко 1978; Банникова, Хведынич 1982; Барыкина и др. 2004; Пухальский и др. 2007; Самигуллина, Кирина 2007]. Значительным недостатком гистохимических тестов является то, что они позволяют давать только субъективную глазомерную оценку. Показатели качества пыльцы, полученные на основе гистохимических исследований, оказываются, как правило, завышенными, что является другим существенным их недостатком [Atlagić et al. 2012; Silva et al. 2018]. Так, использование биохимических тестов для оценки жизнеспособности недостаточно обосновано, поскольку после хранения и нежизнеспособная пыльца с неповрежденной цитоплазмой окрашивается и ошибочно оценивается как жизнеспособная [Marcellán, Camadro 1996; Burke et al. 2007; Heidmann et al. 2016]. Дифференциальное окрашивание становится эффективно, когда растения производят большое количество abortивной пыльцы [Alexander 1969, 1987; Atlagić et al. 2012]. Поэтому целесообразно в процессе исследования и при описании результатов наблюдений четко и детально различать признаки, характеризующие морфологию, прорастание, окрашивание пыльцевых зерен, а более широкие обобщения о жизнеспособности, фертильности и оплодотворяющей способности делать с осторожностью [Impe et al. 2020].

Несколько особняком стоит люминесцентный метод исследования пыльцы. Однако по сути – это модернизированный, но тот же гистохимический метод, основанный на связывании красителей (акридиновый оранжевый, титановый желтый, примулин и мн. др.) с различными химическими веществами в клетке, после чего они приобретают способность люминесцировать под действием УФ лучей. В практике пыльцевого анализа наиболее широко известен метод окрашивания пыльцевых зерен и пыльцевых трубок красителями хлопковый голубой или анилиновый синий [Литвак 1978]. Эти красители, связываясь с каллозой, обеспечивают яркое свечение стенок пыльцы и пыльцевых трубок под влиянием УФ света, в том числе на рыльце и в тканях столбика на давленных препаратах. Наличие значительного количества каллозы считается физиологическим признаком активной жизнедеятельности прорастающей пыльцы [Литвак 1978; Руденко 1978].

Детальный обзор традиционных и современных методик исследования фертильности пыльцевых зерен, систематизация использованных для этого новых подходов, а также сравнительный анализ применения их для селекционных целей представлен в работах [Althiab-Almasaud et al. 2024; Цаценко, Димитренко 2026]. Разработка метода проточной цитометрии позволила количественно и в автоматическом режиме оценивать размер пыльцевых зерен [Kelly et al. 2002; De Storme et al. 2013]. Измерить и оценить качество пыльцы (в том числе по плоидности) позволяет метод определения содержания ядерной ДНК в зрелых пыльцевых зернах по интенсивности окраски с помощью комбинации флуоресцеина (FDA) и йодида пропидия (PI) [Heidmann et al. 2016; Luria et al. 2019]. Метод проточной цитометрии с помощью окрашивания дихлордигидрофлуоресцеин диацетатом (H₂ DCFDA) обеспечивает дифференциацию пыльцевых зерен на популяции с низким и высоким уровнем активных форм кислорода (АФК). Пыльца с высоким уровнем АФК способна прорасти с частотой в десятки раз больше, чем пыльца с низким

уровнем АФК [Luria *et al.* 2019; Rutley, Miller 2020]. Импедансная цитометрия потока (IFC) выступает в качестве полезной альтернативы вышеупомянутым методам анализа, позволяя косвенно судить о размерах, форме, содержимом цитоплазмы пыльцы [Heidmann *et al.* 2016; Heidmann, Di Bernardino 2017; Ascari *et al.* 2020b; Canonge *et al.* 2020; Impe *et al.* 2020].

При всех плюсах существенным недостатком проточной цитометрии является то, что этот метод не обеспечивает визуализацию, поскольку используемые приборы не обеспечивают получение изображения клетки. Для количественного анализа качества пыльцы используют автоматизированные счетчики изображения пыльцевых зерен с использованием окрашивания по методу [Alexander 1969; Mudd, Arathi 2012; Tello *et al.* 2018; Ascari *et al.* 2020a]. Развитие цифровой микроскопии позволило сделать палинологические исследования менее трудоемкими и более надежными, исключив ручной подсчет пыльцевых зерен после процесса окрашивания, чтобы визуально отличить жизнеспособную пыльцу от нежизнеспособной [Mishra, Srivastava 2015]. Количественная оценка пыльцы с помощью цифровой голографической микроскопии (DHM) позволяет выявить в режиме яркого поля легко идентифицируемые пыльцевые зерна жизнеспособные (окрашенные в темный красный цвет) и нежизнеспособные (неокрашенные, морщинистые или деформированные, с низким содержанием хроматина) [Kumar *et al.* 2023].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, качество пыльцы характеризуют два основных её свойства. Для успешного осуществления процесса репродукции пыльца должна одновременно быть живой (жизнеспособной) и обладать оплодотворяющей способностью. Для этого пыльцевые зерна должны быть морфологически нормально развиты. Необходимо, чтобы в пыльцевых зернах и пыльцевых трубках активно осуществлялись биохимические и физиологические процессы. Динамика прорастания пыльцевых зерен и рост пыльцевых трубок должны происходить интенсивно и без существенных нарушений.

Для того, чтобы определить качество пыльцевых зерен, оценивают основные показатели (параметры) пыльцы, перечисленные выше. Для определения (измерения) параметров пыльцы существует большой арсенал методов, которые основываются на основных принципах: 1) изучение морфологических признаков; 2) исследование физиологии проникновения красителей в цитоплазму пыльцевых зерен; 3) определение способности пыльцы прорасти на искусственных питательных средах и на рыльце пестика; 4) биохимические тесты, активность ферментов, люминесцентный анализ. Наибольший интерес представляет использование показателей, которые не только качественно, но и количественно характеризуют эти свойства, в том числе выявленные с помощью различных вариантов метода проточной цитометрии, цифровой и голографической микроскопии.

Важно подчеркнуть, что следует точно называть наблюдаемые при пыльцевом анализе явления и процессы. Интерпретации и обобщения данных о жизнеспособности, фертильности и оплодотворяющей способности пыльцы, полученные по косвенным показателям необходимо делать очень корректно, с учетом возможных корреляционных связей между параметрами. При этом «ломать» устоявшуюся терминологию нет необходимости, но понимать ее несовершенство и делать каждый раз логичные пояснения к результатам пыльцевого анализа всегда полезно. Так, анализируя результаты определения жизнеспособности пыльцы (по методу Транковского), следует всегда подчеркивать, что это **тест на способность пыльцевых зерен к прорастанию** и росту пыльцевых трубок в искусственных условиях или на рыльце (в тканях) пестика. Следуя логике, именно так и должен называться этот показатель и метод анализа качества пыльцы. Кроме того, методы, основанные на определении активности ферментов и рекомендуемые для определения жизнеспособности, далеко не всегда эффективно и точно характеризуют это свойство пыльцы. Поэтому их целесообразно называть **биохимическими или гистохимическими тестами**, что точно отражает их предназначение. Окрашивание пыльцевых зерен и пыльцевых трубок следует рассматривать как физиологический процесс проникновения различных красителей через клеточные оболочки и их накопления в цитоплазме и органеллах.

Следует признать, что метод пыльцевого анализа, сочетающий исследование интенсивности окрашивания и морфологии пыльцы (ацетокарминовый, ацетоорсеиновый и др.), является наиболее информативным (хотя и косвенным), характеризующим и жизнеспособность, и оплодотворяющую способность пыльцевых зерен. Важно понимать, что одни и те же методы исследования и показатели могут одновременно свидетельствовать о разных свойствах (жизнеспособности и оплодотворяющей способности) пыльцы, что проявляется в существовании тесных и прямых корреляционных связей между ними. Однако понятия жизнеспособности и оплодотворяющей способности, проявляя сходство, далеко не тождественны и могут быть даже противоположны. Так, пыльца с высокой оплодотворяющей способностью может совершенно не прорасти на рыльце пестика вследствие самонесовместимости или межвидовой несовместимости, а пыльца, хорошо прорастающая в искусственной питательной среде и даже на рыльце, может не обладать оплодотворяющей способностью (после воздействия радиации или рентгеновского излучения), вызывая партенокарпию и апомиксис.

Конфликт интересов | Conflicts of Interest

Автор декларирует отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией настоящей статьи. The author declares no actual or potential conflicts of interest related to the publication of this article.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамова З.В., Карлинский О.А. (1968) Руководство к практическим занятиям по генетике. Колос. Ленинград: 192.
- Ауэрбах Ш. (1968) Генетика. Атомиздат. Москва: 280.
- Банникова В.П., Хведынич О.А. (1982) Основы эмбриологии растений. Наукова Думка. Киев: 164.
- Барыкина И.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г. (2004) Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. Учебное пособие. Издательство МГУ: 312 EDN: [RBBHDP](#)
- Батурин С.О., Кузнецова Л.Л. (2011) Репродуктивные особенности и перспективы использования розовоцветкового декоративного гибрида *Fragaria* × *Potentilla* (сорт Frel) в селекции крупноплодной земляники. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. **15**(4): 800–807. EDN: [OOZBUZ](#)
- Бунин М.С. (ред.) (2003) Методы репродуктивной биологии в селекции овощных культур рода *Brassica* L. Министерство сельского хозяйства РФ. Москва: 53.
- Бунин М.С. (ред.) (2004) Методические рекомендации по определению жизнеспособности пыльцы рода *Capsicum annuum* L. Росинформагротех. Москва: 32. EDN: [OKOLAN](#)
- Бухаров А.Ф., Бухарова А.Р. (2011) Интрогрессия, гетерозис и адаптогенез в селекции перца. Российский государственный аграрный заочный университет. Москва: 292. EDN: [YUUOGV](#)
- Бухарова А.Р., Бухаров А.Ф. (2008) Отдаленная гибридизация овощных пасленовых культур. Мичуринский государственный аграрный университет. Мичуринск: 274. EDN: [VRKTDJ](#)
- Василевская Н.В., Морозова Д.А. (2016) Тератоморфизм пыльцы *Syringa josikaea* Jacq. при интродукции на урбанизированных территориях Российской Арктики. *Ученые записки Петрозаводского государственного университета*. (8 (161)): 7–13. EDN: [YWKIHH](#)
- Воронова О.Н., Гаврилова В.А. (2019) Количественный и качественный анализ пыльцы подсолнечника (*Helianthus* L.) и его использование в селекционной работе. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. **180**(1): 95–104. <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-1-95-104> EDN: [LIUOSX](#)
- Гиляров М.С. (ред.) (1989) Биологический энциклопедический словарь (2 изд.). Советская энциклопедия. Москва: 863.
- Голубинский И.Н. (1974) Биология прорастания пыльцы. Наукова думка. Киев: 368.
- Дзюба О.Ф. (2007) Тератоморфные пыльцевые зерна в современных и палеопалинологических спектрах и некоторые проблемы палиностратиграфии. *Нефтегазовая геология. Теория и практика*. **2**: 6. EDN: [IPKJED](#)
- Дудка И.А. (ред.) (1984) Словарь ботанических терминов. Наукова думка. Киев: 308.

- Еремин Г.В. (1985) Отдаленная гибридизация косточковых плодовых растений. Агропромиздат. Москва: 280. EDN: [DWJEDX](#)
- Жуйкова Т.В., Безель В.С., Бергман И.Е., Мелинг Э.В., Кривошеева А.В. (2019) Фертильность и жизнеспособность пыльцевых зерен *Taraxacum officinale* Wigg. sl (Asteraceae, Magnoliopsida) в градиенте антропогенно трансформированной среды. *Поволжский экологический журнал*. (3): 275–290. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2019-3-275-290> EDN: [PUKULX](#)
- Зинатуллина А.Е. (2016) Оптимизация способа оценки жизнеспособности пыльцы. *Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований*. (2–1): 130. EDN: [VLIQAR](#)
- Круглова Н.Н. (2020) Оценка качества пыльцевых зерен цветковых растений (обзор). *Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада*. (135): 50–56. <https://doi.org/10.36305/0513-1634-2020-135-50-56> EDN: [EKCCIC](#)
- Курсаков Г.А. (1986) Отдаленная гибридизация плодовых растений. Агропромиздат. Москва: 112
- Лапшин Д.А., Кузнецова Т.Н. (2009) Динамика прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок *in vitro* у гибридов облепихи крушиновидной разного эколого-географического происхождения. *Сельскохозяйственная биология*. 44(1): 54–59. EDN: [JZFOGD](#)
- Латыпов А.З., Тарануха Г.И. (1969) Основы цитологии и цитологические методы: пособие к лабораторно-практическим занятиям по цитологии. Белорусская сельскохозяйственная академия. Горки: 142.
- Либберт Э. (ред.) (1982) Основы общей биологии. Мир. Москва: 440.
- Литвак А.И. (1978) Люминесцентная макро- и микроскопия в исследованиях плодовых культур и винограда. Штиинца. Кишинев: 111.
- Маракаева Т.В., Казыдуб Н.Г. (2016) Определение жизнеспособности пыльцы фасоли обыкновенной (*Phaseolus vulgaris*) в разное время суток в условиях южной лесостепи Западной Сибири. *Успехи современного естествознания*. (6): 96–99. EDN: [WBCOCL](#)
- Мирненко Н.С. (2020) Фертильность и жизнеспособность пыльцы *Salix alba* L. в условиях г. Донецка. *Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона*. (1–2): 6–11. EDN: [MOCEOP](#)
- Мюнтцинг А. (1967) Генетика: общая и прикладная. Мир. Москва: 610.
- Орел Л.И. (1972) Цитология мужской цитоплазматической стерильности кукурузы и других культурных растений. Наука. Ленинград: 84.
- Остапенко В.И. (1956) К вопросу об оценке различных способов определения жизнеспособности пыльцы. В: *Бюллетень ЦГЛ им. И.В. Мичурина. Выпуск 2*. Центральная генетическая лаборатория им. И.В. Мичурина. Мичуринск: 38–41.
- Остапенко В.И. (1972) Определение жизнеспособности пыльцы отдаленных гибридов. В: *Программа и методика отдаленной гибридизации плодовых и ягодных культур*. Центральная генетическая лаборатория им. И.В. Мичурина. Мичуринск: 129–133.
- Паушева З.П. (1980) Практикум по цитологии растений. Колос. Москва: 304.
- Поддубная-Арнольди В.А. (1964) Общая эмбриология покрытосеменных растений. Наука. Москва: 482.
- Пухальский В.А., Соловьёв А.А., Бадаева Е.Д., Юрцев В.Н. (2007) Практикум по цитологии и цитогенетике растений. Колос.: 198. EDN: [YKYPBV](#)
- Пчелкина В.В. (ред.) (1987) Словарь иностранных слов (14 изд.). Русский язык. Москва: 608.
- Ригер Р., Михаэлис А. (1967) Генетический и цитогенетический словарь. Колос. Москва: 607.
- Рубанова О.А. (2021) Селекционно-генетическая характеристика репродуктивных признаков у гибридов и линий подсолнечника. Федеральный научный центр риса. Краснодар: 140. [Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук] EDN: [OKWDUV](#)
- Руденко И.С. (1978) Отдаленная гибридизация и полиплоидия у плодовых растений. Штиинца. Кишинев: 196.
- Рыбин В.А. (1962) Применение цитологического метода при селекционной работе с плодовыми. Штиинца. Кишинев: 167.
- Самигуллина Н.С., Кирина И.Б. (2007) Практикум по генетике: учебное пособие. МичГАУ. Мичуринск: 211.
- Синнот Э., Денн Л. (1934) Курс генетики: теория и задачи (3 изд.). Биомедгиз. Ленинград: 431.
- Татаринцев А.С. (1939) Прорастание пыльцы на рыльце при некоторых межродовых и внутривидовых опылениях. В: *Труды Плодоовощного института им. И.В. Мичурина. Том 2*. Плодоовощной институт им. ИВ Мичурина. Мичуринск: 16–46.

- Татаринцев А.С. (1948) Рост пыльцевых трубок в столбике при некоторых межродовых скрещиваниях. В: *Труды Плодоовощного института им. ИВ Мичурина. Том 5. Плодоовощной институт им. ИВ Мичурина.* Мичуринск: 27–35.
- Тимин Н.И., Пышная О.Н., Агафонов А.Ф., Мамедов М.И., Титова И.В., Кан Л.Ю., Логунова В.В., Романов В.С., Шмыкова Н.А., Тимина Л.Т., и др. (2013) Межвидовая гибридизация овощных растений (*Allium* L. – лук, *Daucus* L. – морковь, *Capsicum* L. – перец). ВНИИССОК. Москва: 188. EDN: [VROHYT](#)
- Тупицын С.С., Рябогина Н.Е., Тупицына Л.С. (2012) Уровень тератогенеза как показатель состояния биообъекта в разных экологических условиях. *Известия Самарского научного центра Российской академии наук.* **14**(1(3)): 822–828. EDN: [OLIQOT](#)
- Устинова Е.И. (1965) Эмбриология покрытосемянных растений с основами цитологии. Издательство МГУ. Москва: 192.
- Цаценко Л.В., Димитренко О.В. (2026) Оценка жизнеспособности пыльцы: методологический обзор и селекционные перспективы. *Научный журнал КубГАУ.* (216): 391–413. EDN: [JJOLYM](#)
- Цаценко Л.В., Керимов Р.В. (2023) Пыльца растений и ее характеристики в условиях меняющегося климата. *Научный журнал КубГАУ.* (186): 226–241. EDN: [HYRYFP](#)
- Цаценко Л.В., Логвинов А.В. (2021) Пыльцевой анализ растений в селекционной практике. Просвещение-юг. Краснодар: 101. EDN: [FEVZVC](#)
- Цицин Н.В. (1981) Теория и практика отдаленной гибридизации. Наука. Москва: 160.
- Ченцов Ю.С. (1984) Общая цитология (2 изд.). Издательство МГУ. Москва: 352.
- Чигуряева А.А. (1970) Палинология и апомиксис. В: *Хохлов С.С. (ред.) Апомиксис и селекция.* Наука. Москва: 80–86.
- Чувашина Н.П. (1980) Цитогенетика и селекция отдаленных гибридов и полиплоидов смородины. Наука. Ленинград: 120.
- Юрцев В.Н., Пухальский В.А. (1968) Методическое руководство к лабораторно-практическим занятиям по цитологической и эмбриологической микротехнике. Московская сельскохозяйственная академия им. К.А. Тимирязева. Москва: 113.
- Alexander M.P. (1969) Differential staining of aborted and nonaborted pollen. *Stain Technology.* **44**(3): 117–122. <https://doi.org/10.3109/10520296909063335>
- Alexander M.P. (1987) A method for staining pollen tubes in pistil. *Stain Technology.* **62**(2): 107–112. <https://doi.org/10.3109/10520298709107976>
- Althiab-Almasaud R., Teysier E., Chervin C., Johnson M.A., Mollet J.-C. (2024) Pollen viability, longevity, and function in angiosperms: key drivers and prospects for improvement. *Plant Reproduction.* **37**(3): 273–293. <https://doi.org/10.1007/s00497-023-00484-5> EDN: [VWUWYA](#)
- Ascarì L., Cristofori V., Macrì F., Botta R., Silvestri C., De Gregorio T., Huerta E.S., Di Berardino M., Kaufmann S., Siniscalco C. (2020a) Hazelnut pollen phenotyping using label-free impedance flow cytometry. *Frontiers in Plant Science.* **11** <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.615922> EDN: [YGNRMG](#)
- Ascarì L., Novara C., Dusio V., Oddi L., Siniscalco C. (2020b) Quantitative methods in microscopy to assess pollen viability in different plant taxa. *Plant Reproduction.* **33**(3–4): 205–219. <https://doi.org/10.1007/s00497-020-00398-6> EDN: [MIMELA](#)
- Atlagić J., Terzić S., Marjanović-Jeromela A. (2012) Staining and fluorescent microscopy methods for pollen viability determination in sunflower and other plant species. *Industrial Crops and Products.* **35**(1): 88–91. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2011.06.012>
- Burke I.C., Wilcut J.W., Allen N.S. (2007) Viability and *in vitro* germination of Johnsongrass (*Sorghum halepense*) pollen. *Weed Technology.* **21**(1): 23–29. <https://doi.org/10.1614/WT-05-171.1>
- Canonge J., Philippot M., Leblanc C., Potin P., Bodin M. (2020) Impedance flow cytometry allows the early prediction of embryo yields in wheat (*Triticum aestivum* L.) microspore cultures. *Plant Science.* **300**: 110586. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2020.110586> EDN: [SBTOMU](#)
- Dafni A., Firmage D. (2000) Pollen viability and longevity: Practical, ecological and evolutionary implications. *Plant Systematics and Evolution.* **222**(1–4): 113–132. <https://doi.org/10.1007/BF00984098> EDN: [LBDNDJ](#)
- De Storme N., Zamariola L., Mau M., Sharbel T.F., Geelen D. (2013) Volume-based pollen size analysis: an advanced method to assess somatic and gametophytic ploidy in flowering plants. *Plant Reproduction.* **26**(2): 65–81. <https://doi.org/10.1007/s00497-012-0209-0> EDN: [ETPCR X](#)

- Freire G. da S., Rocha L.B. da, Machado C. de A., Silva A.V.C. da, Ledo A. da S. (2022) *In vitro* viability of genipap pollen grains in different culture media. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. **57** <https://doi.org/10.1590/s1678-3921.pab2022.v57.03020>
- Heidmann I., Di Berardino M. (2017) Impedance flow cytometry as a tool to analyze microspore and pollen quality. In: Schmidt A. (ed.) *Plant Germline Development: Methods and Protocols*. Springer New York. New York, NY: 339–354. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-7286-9_25
- Heidmann I., Schade-Kampmann G., Lambalk J., Ottiger M., Di Berardino M. (2016) Impedance flow cytometry: a novel technique in pollen analysis. *PLoS One*. **11**(11): e0165531. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0165531>
- Impe D., Reitz J., Köpnick C., Rolletschek H., Börner A., Senula A., Nagel M. (2020) Assessment of pollen viability for wheat. *Frontiers in Plant Science*. **10** <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01588> EDN: RIOFZG
- Kelly J.K., Rasch A., Kalisz S. (2002) A method to estimate pollen viability from pollen size variation. *American Journal of Botany*. **89**(6): 1021–1023. <https://doi.org/10.3732/ajb.89.6.1021>
- Kumar V., Goyal N., Prasad A., Babu S., Khare K., Yadav G. (2023) Quantification of pollen viability in *Lantana camara* by digital holographic microscopy. *Quantitative Plant Biology*. **4**: e7. <https://doi.org/10.1017/qpb.2023.5> EDN: ORMOXY
- Luria G., Rutley N., Lazar I., Harper J.F., Miller G. (2019) Direct analysis of pollen fitness by flow cytometry: implications for pollen response to stress. *The Plant Journal*. **98**(5): 942–952. <https://doi.org/10.1111/tpj.14286>
- Marcellán O.N., Camadro E.L. (1996) The viability of asparagus pollen after storage at low temperatures. *Scientia Horticulturae*. **67**(1): 101–104. [https://doi.org/10.1016/S0304-4238\(96\)00949-1](https://doi.org/10.1016/S0304-4238(96)00949-1) EDN: ANLPGJ
- Mishra S.K., Srivastava G.K. (2015) Palynological studies of some Indian Cassiinae (Caesalpiniaceae). *Phytomorphology*. **65**(1/2): 19–29.
- Mudd S.J., Arathi H.S. (2012) Image analysis protocol for detecting and counting viable and inviable pollen grains. *Journal of Plant Studies*. **1**(2) <https://doi.org/10.5539/jps.v1n2p158>
- Rutley N., Miller G. (2020) Large-scale analysis of pollen viability and oxidative level using H₂DCFDA-staining coupled with flow cytometry. In: Geitmann A. (ed.) *Pollen and Pollen Tube Biology: Methods and Protocols*. Springer US. New York, NY: 167–179. https://doi.org/10.1007/978-1-0716-0672-8_11
- Silva D.M., Santos Y.D., Benites F.R.G., Techio V.H. (2018) Microsporogenesis, viability and morphology of pollen grain in accessions of *Cynodon L. C. Rich.* (Poaceae). *South African Journal of Botany*. **118**: 260–267. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2018.07.026>
- Tello J., Montemayor M.I., Forneck A., Ibáñez J. (2018) A new image-based tool for the high throughput phenotyping of pollen viability: evaluation of inter- and intra-cultivar diversity in grapevine. *Plant Methods*. **14**(1): 3. <https://doi.org/10.1186/s13007-017-0267-2> EDN: VECBFG

REFERENCES

- Abramova Z.V., Karlinskiy O.A. (1968) Guide to practical classes in genetics [Rukovodstvo k prakticheskim zanyatiyam po genetike]. Kolos Publishing. Leningrad: 192. (in Russian)
- Auerbakh Sh. (1968) Genetics [Genetika]. Atomizdat Publishing. Moscow: 280. (in Russian)
- Bannikova V.P., Khvedynich O.A. (1982) Fundamentals of plant embryology [Osnovy embriologii rasteniy]. Naukova Dumka Publishing. Kiev: 164. (in Russian)
- Barykina I.P., Veselova T.D., Devyatov A.G. (2004) Handbook of botanical microtechniques. Basics and methods. Textbook [Spravochnik po botanicheskoy mikro-tekhnikе. Osnovy i metody. Uchebnoe posobie]. Moscow State University Publishing. Moscow: 312. EDN: RBBHDP (in Russian)
- Baturin S.O., Kuznetsova L.L. (2011) Reproduction features of the pink-flowering ornamental *Fragaria x Potentilla* (cv. Frel) hybrid and prospects of its use in garden strawberry breeding. *Vavilov journal of genetics and breeding*. **15**(4): 800–807. EDN: OOOZBUZ (in Russian)
- Bunin M.S. (ed.) (2003) Methods of reproductive biology in breeding of vegetable crops of the genus *Brassica L.* [Metody reproduktivnoy biologii v selektsii ovoshchnykh kultur roda *Brassica L.*]. Ministry of Agriculture of the Russian Federation Publishing. Moscow: 53. (in Russian)
- Bunin M.S. (eds.) (2004) Methodological recommendations for determining pollen viability of the genus *Capsicum annum L.* [Metodicheskie rekomendatsii po opredeleniyu zhiznesposobnosti pyltsy

- roda *Capsicum annuum* L.]. Rosinformagrotekh Publishing. Moscow: 32. EDN: [OKOLAN](#) (in Russian)
- Bukharov A.F., Bukharova A.R. (2011) Introgression, and heterosis in pepper breeding adaptogenesis. Russian State Agrarian Correspondence University Publishing. Москва: 292. EDN: [VUUQGV](#) (in Russian)
- Bukharova A.R., Bukharov A.F. (2008) Hybridization vegetable solanaceae crops. Michurinsk State Agrarian University Publishing. Michurinsk: 274. EDN: [VRKTDJ](#) (in Russian)
- Vasilevskaya N.V., Morozova D.A. (2016) Pollen teratomorphism of *Syringa josikaea* Jacq. in urban areas of the Russian Arctic. *Proceedings of Petrozavodsk State University*. (8 (161)): 7–13. EDN: [VWKIHH](#) (in Russian)
- Voronova O.N., Gavrilova V.A. (2019) Quantitative and qualitative analysis of sunflower pollen (*Helianthus* L.) and it's use in breeding work. *Proceedings on applied botany, genetics and breeding*. **180**(1): 95–104. <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-1-95-104> EDN: [LIUOSX](#) (in Russian)
- Gilyarov M.S. (ed.) (1989) Biological encyclopedic dictionary [Biologicheskii entsiklopedicheskiy slovar]. 2nd ed. Soviet Encyclopedia Publishing. Moscow: 863. (in Russian)
- Golubinskiy I.N. (1974) Biology of pollen germination [Biologiya prorastaniya pyltsey]. Naukova Dumka Publishing. Kiev: 368. (in Russian)
- Dzyuba O.F. (2007) Teratomorphic pollen grains in modern and paleopalynological spectra and some problems of palynostratigraphy [Teratomorfnye pyltsevye zerna v sovremennykh i paleopalynologicheskikh spektrakh i nekotorye problemy palinostratigrafii]. *Petroleum neology-teoretical and applied studies*. **2**: 6. EDN: [IPKJED](#) (in Russian)
- Dudka I.A. (ed.) (1984) Dictionary of botanical terms [Slovar botanicheskikh terminov]. Naukova Dumka Publishing. Kiev: 308. (in Russian)
- Eremin G.V. (1985) Distant hybridization of stone fruit plants [Otdalennaya gibridizatsiya kostochkovykh plodovykh rasteniy]. Agropromizdat Publishing. Moscow: 280. EDN: [DWJEDX](#) (in Russian)
- Zhuikova T.V., Bezel' V.S., Bergman I.E., Meling E.V., Krivosheeva A.V. (2019) Fertility and viability of pollen grains of *Taraxacum officinale* Wigg. s.l. (asteraceae, magnoliopsida) in the gradient of an anthropogenically transformed environment. *Povolzhskiy Journal of Ecology*. (3): 275–290. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2019-3-275-290> EDN: [PUKULX](#) (in Russian)
- Zinatullina A.E. (2016) Optimization of the method for assessing pollen viability [Optimizatsiya sposoba otsenki zhiznesposobnosti pyltsey]. *International journal of applied and fundamental research*. (2–1): 130. EDN: [VLJOAR](#) (in Russian)
- Kruglova N.N. (2020) Assessment of the pollen grains quality in flowering plants (overview). *Bulletin of the State Nikitsky Botanical Gardens*. (135): 50–56. <https://doi.org/10.36305/0513-1634-2020-135-50-56> EDN: [EKCCIC](#) (in Russian)
- Kursakov G.A. (1986) Distant hybridization of fruit plants [Otdalennaya gibridizatsiya plodovykh rasteniy]. Agropromizdat Publishing. Moscow: 112 (in Russian)
- Lapshin D.A., Kuznetsova T.N. (2009) Dynamics of pollen germination and growth of pollen tubes *in vitro* in *Hippophae rhamnoides* L. hybrids of different ecologo-geographic origin. *Agricultural biology*. **44**(1): 54–59. (in Russian)
- Latypov A.Z., Taranukho G.I. (1969) Fundamentals of cytology and cytological methods: a guide for laboratory practical classes in cytology [Osnovy tsitologii i tsitologicheskie metody: posobie k laboratorno-prakticheskim zanyatiyam po tsitologii]. Belarusian Agricultural Academy Publishing. Gorki: 142. (in Russian)
- Libbert E. (ed.) (1982) Fundamentals of general biology [Osnovy obshchey biologii]. Mir Publishing. Moscow: 440. (in Russian)
- Litvak A.I. (1978) Fluorescence macro- and microscopy in studies of fruit crops and grapes [Lyuminestsennaya makro- i mikroskopiya v issledovaniyakh plodovykh kultur i vinograda]. Shtiintsa Publishing. Kishinev: 111. (in Russian)
- Marakaeva T.V., Kazydub N.G. (2016) Determination of viability of pollen of haricot of ordinary (*Phaseolus vulgaris*) at different times days in the southern forest-steppe of Western Siberia. *Advances in current natural sciences*. (6): 96–99. EDN: [WBCOCL](#) (in Russian)
- Mirnenko N.S. (2020) Pollen fertility and viability of *Salix alba* L. in Donetsk. *Problems of ecology and nature protection of technogen region*. (1–2): 6–11. EDN: [MOCEOP](#) (in Russian)
- Myuntzing A. (1967) Genetics: general and applied [Genetika: obshchaya i prikladnaya]. Mir Publishing. Moscow: 610. (in Russian)

- Orel L.I. (1972) Cytology of male cytoplasmic sterility of maize and other cultivated plants [Tsitologiya muzhskoy tsitoplazmicheskoy sterilnosti kukuruzy i drugikh kulturnykh rasteniy]. Nauka Publishing. Leningrad: 84. (in Russian)
- Ostapenko V.I. (1956) On the issue of evaluating various methods for determining pollen viability [K voprosu ob otsenke razlichnykh sposobov opredeleniya zhiznesposobnosti pyltsy]. In: *Bulletin of the Central Genetics Laboratory named after I.V. Michurin. Issue 2 [Byulleten TsGL im. I.V. Michurina. Vypusk 2]*. Central Genetics Laboratory named after I.V. Michurin Publishing. Michurinsk: 38–41. (in Russian)
- Ostapenko V.I. (1972) Determination of pollen viability of distant hybrids [Opredelenie zhiznesposobnosti pyltsy otdalennykh gibridov]. In: *Program and methodology of distant hybridization of fruit and berry crops [Programma i metodika otdalennoy gibridizatsii plodovykh i yagodnykh kultur]*. Central Genetics Laboratory named after I.V. Michurin Publishing. Michurinsk: 129–133. (in Russian)
- Pausheva Z.P. (1980) Practical course in plant cytology [Praktikum po tsitologii rasteniy]. Kolos Publishing. Moscow: 304. (in Russian)
- Poddubnaya-Arnoldi V.A. (1964) General embryology of angiosperms [Obshchaya embriologiya pokrytosemennykh rasteniy]. Nauka Publishing. Moscow: 482. (in Russian)
- Pukhalskiy V.A., Solovyev A.A., Badayeva E.D., Yurtsev V.N. (2007) Practical course in plant cytology and cytogenetics [Praktikum po tsitologii i tsitogenetike rasteniy]. KolosS Publishing. Moscow: 198. EDN: [YKYPPB](#) (in Russian)
- Pchelkina V.V. (ed.) (1987) Dictionary of foreign words [Slovar inostrannykh slov]. 14th ed. Russkiy Yazyk Publishing. Moscow: 608. (in Russian)
- Riger R., Mikhaelis A. (1967) Genetic and cytogenetic dictionary [Geneticheskiy i tsitogeneticheskiy slovar]. Kolos Publishing. Moscow: 607. (in Russian)
- Rubanova O.A. (2021) Breeding and genetic characteristics of reproductive traits in sunflower hybrids and lines [Selektsionno-geneticheskaya kharakteristika reproduktivnykh priznakov u gibridov i liniy podsolnechnika]. Federal Scientific Center for Rice. Krasnodar: 140. [Dissertation for the Degree of Candidate of Biological Sciences] EDN: [OKWDUV](#) (in Russian)
- Rudenko I.S. (1978) Distant hybridization and polyploidy in fruit plants [Otdalennaya gibridizatsiya i poliploidiya u plodovykh rasteniy]. Shtiintsa Publishing. Kishinev: 196. (in Russian)
- Rybin V.A. (1962) Application of the cytological method in breeding work with fruit plants [Primenenie tsitologicheskogo metoda pri selektsionnoy rabote s plodovymi]. Shtiintsa Publishing. Kishinev: 167. (in Russian)
- Samigullina N.S., Kirina I.B. (2007) Practical course in genetics: textbook [Praktikum po genetike: uchebnoe posobie]. MichGAU Publishing. Michurinsk: 211. (in Russian)
- Sinnott E., Denn L. (1934) Course in genetics: theory and problems [Kurs genetiki: teoriya i zadachi]. 3rd ed. Biomedgiz Publishing. Leningrad: 431. (in Russian)
- Tatarintsev A.S. (1939) Pollen germination on the stigma during some intergeneric and intraspecific pollinations [Prorastanie pyltsy na ryltse pri nekotorykh mezhrodovykh i vnutrividovykh opyleniyakh]. In: *Proceedings of the Fruit and Vegetable Institute named after I.V. Michurin. Vol. 2 [Trudy Plodoovoshchnogo instituta im. I.V. Michurina. Tom 2]*. Fruit and Vegetable Institute named after I.V. Michurin Publishing. Michurinsk: 16–46. (in Russian)
- Tatarintsev A.S. (1948) Pollen tube growth in the style during some intergeneric crosses [Rost pyltsevykh trubok v stolbике pri nekotorykh mezhrodovykh skreshchivaniyakh]. In: *Proceedings of the Fruit and Vegetable Institute named after I.V. Michurin. Vol. 5 [Trudy Plodoovoshchnogo instituta im. I.V. Michurina. Tom 5]*. Fruit and Vegetable Institute named after I.V. Michurin Publishing. Michurinsk: 27–35. (in Russian)
- Timin N.I., Pishnaya O.N., Agafonov A.F., Mamedov M.I., Titova I.V., Kan L.Y., Logunova V.V., Romanov V.S., Shmykova N.A., Timina L.T., et al. (2013) Interspecific hybridization of vegetable crops (onion – *Allium* L., carrot – *Daucus* L., pepper – *Capsicum* L.). VNISSOK Publishing. Moscow: 188. EDN: [VROHYT](#) (in Russian)
- Tupitsin S., Ryabogina N., Tupitsina L. (2012) Level of teratogenesis as index of the state of bioobject is in different ecological terms. *Izvestiya of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. **14**(1(3)): 822–828. EDN: [OLIOOT](#) (in Russian)

- Ustinova E.I. (1965) Embryology of angiosperms with fundamentals of cytology [Embriologiya pokrytosemyannykh rasteniy s osnovami tsitologii]. Moscow State University Publishing. Moscow: 192. (in Russian)
- Tsatsenko L.V., Dimitrienko O.V. (2026) Assessment of pollen viability: methodological review and breeding prospects. *Scientific journal of KubSAU*. (216): 391–413. EDN: JJOLYM (in Russian)
- Tsatsenko L.V., Kerimov R.V. (2023) Plant pollen and its characteristics in the changing climate conditions. *Scientific journal of KubSAU*. (186): 226–241. EDN: HYRYFP (in Russian)
- Tsatsenko L.V., Logvinov A.V. (2021) Plant pollen analysis in breeding practice [Pyltsevoy analiz rasteniy v selektsionnoy praktike]. Prosveshchenie-Yug Publishing. Krasnodar: 101. EDN: FEVZVC (in Russian)
- Tsitsin N.V. (1981) Theory and practice of distant hybridization [Teoriya i praktika otdalenoj gibridizatsii]. Nauka Publishing. Moscow: 160. (in Russian)
- Chentsov Yu.S. (1984) General cytology [Obshchaya tsitologiya]. 2nd ed. Moscow State University Publishing. Moscow: 352. (in Russian)
- Chiguryaeva A.A. (1970) Palynology and apomixis [Palinologiya i apomiksis]. In: Khokhlov S.S. (ed.) *Apomixis and breeding [Apomiksis i selektsiya]*. Nauka Publishing. Moscow: 80–86. (in Russian)
- Chuvashina N.P. (1980) Cytogenetics and breeding of distant hybrids and polyploids of currant [Tsitogenetika i selektsiya otdalennykh gibridov i poliploidov smorodiny]. Nauka Publishing. Leningrad: 120. (in Russian)
- Yurtsev V.N., Pukhalskiy V.A. (1968) Methodological guide to laboratory practical classes in cytological and embryological microtechniques [Metodicheskoe rukovodstvo k laboratorno-prakticheskim zanyatiyam po tsitologicheskoy i embriologicheskoy mikro-tekhnikе]. Moscow Agricultural Academy named after K.A. Timiryazev Publishing. Moscow: 113. (in Russian)
- Alexander M.P. (1969) Differential staining of aborted and nonaborted pollen. *Stain Technology*. **44**(3): 117–122. <https://doi.org/10.3109/10520296909063335>
- Alexander M.P. (1987) A method for staining pollen tubes in pistil. *Stain Technology*. **62**(2): 107–112. <https://doi.org/10.3109/10520298709107976>
- Althiab-Almasaud R., Teyssier E., Chervin C., Johnson M.A., Mollet J.-C. (2024) Pollen viability, longevity, and function in angiosperms: key drivers and prospects for improvement. *Plant Reproduction*. **37**(3): 273–293. <https://doi.org/10.1007/s00497-023-00484-5> EDN: VWUWYA
- Ascari L., Cristofori V., Macrì F., Botta R., Silvestri C., De Gregorio T., Huerta E.S., Di Bernardino M., Kaufmann S., Siniscalco C. (2020a) Hazelnut pollen phenotyping using label-free impedance flow cytometry. *Frontiers in Plant Science*. **11** <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.615922> EDN: YGNRMG
- Ascari L., Novara C., Dusio V., Oddi L., Siniscalco C. (2020b) Quantitative methods in microscopy to assess pollen viability in different plant taxa. *Plant Reproduction*. **33**(3–4): 205–219. <https://doi.org/10.1007/s00497-020-00398-6> EDN: MIMELA
- Atlagić J., Terzić S., Marjanović-Jeromela A. (2012) Staining and fluorescent microscopy methods for pollen viability determination in sunflower and other plant species. *Industrial Crops and Products*. **35**(1): 88–91. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2011.06.012>
- Burke I.C., Wilcut J.W., Allen N.S. (2007) Viability and *in vitro* germination of Johnsongrass (*Sorghum halepense*) pollen. *Weed Technology*. **21**(1): 23–29. <https://doi.org/10.1614/WT-05-171.1>
- Canonge J., Philippot M., Leblanc C., Potin P., Bodin M. (2020) Impedance flow cytometry allows the early prediction of embryo yields in wheat (*Triticum aestivum* L.) microspore cultures. *Plant Science*. **300**: 110586. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2020.110586> EDN: SBTOMU
- Dafni A., Firmage D. (2000) Pollen viability and longevity: Practical, ecological and evolutionary implications. *Plant Systematics and Evolution*. **222**(1–4): 113–132. <https://doi.org/10.1007/BF00984098> EDN: LBDNDJ
- De Storme N., Zamariola L., Mau M., Sharbel T.F., Geelen D. (2013) Volume-based pollen size analysis: an advanced method to assess somatic and gametophytic ploidy in flowering plants. *Plant Reproduction*. **26**(2): 65–81. <https://doi.org/10.1007/s00497-012-0209-0> EDN: ETPCRX
- Freire G. da S., Rocha L.B. da, Machado C. de A., Silva A.V.C. da, Ledo A. da S. (2022) *In vitro* viability of genipap pollen grains in different culture media. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. **57** <https://doi.org/10.1590/s1678-3921.pab2022.v57.03020>

- Heidmann I., Di Berardino M. (2017) Impedance flow cytometry as a tool to analyze microspore and pollen quality. In: Schmidt A. (ed.) *Plant Germline Development: Methods and Protocols*. Springer New York. New York, NY: 339–354. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-7286-9_25
- Heidmann I., Schade-Kampmann G., Lambalk J., Ottiger M., Di Berardino M. (2016) Impedance flow cytometry: a novel technique in pollen analysis. *PLoS One*. **11**(11): e0165531. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0165531>
- Impe D., Reitz J., Köpnick C., Rolletschek H., Börner A., Senula A., Nagel M. (2020) Assessment of pollen viability for wheat. *Frontiers in Plant Science*. **10** <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01588> EDN: RIOFZG
- Kelly J.K., Rasch A., Kalisz S. (2002) A method to estimate pollen viability from pollen size variation. *American Journal of Botany*. **89**(6): 1021–1023. <https://doi.org/10.3732/ajb.89.6.1021>
- Kumar V., Goyal N., Prasad A., Babu S., Khare K., Yadav G. (2023) Quantification of pollen viability in *Lantana camara* by digital holographic microscopy. *Quantitative Plant Biology*. **4**: e7. <https://doi.org/10.1017/qpb.2023.5> EDN: ORMOXV
- Luria G., Rutley N., Lazar I., Harper J.F., Miller G. (2019) Direct analysis of pollen fitness by flow cytometry: implications for pollen response to stress. *The Plant Journal*. **98**(5): 942–952. <https://doi.org/10.1111/tpj.14286>
- Marcellán O.N., Camadro E.L. (1996) The viability of asparagus pollen after storage at low temperatures. *Scientia Horticulturae*. **67**(1): 101–104. [https://doi.org/10.1016/S0304-4238\(96\)00949-1](https://doi.org/10.1016/S0304-4238(96)00949-1) EDN: ANLPGJ
- Mishra S.K., Srivastava G.K. (2015) Palynological studies of some Indian Cassiinae (Caesalpiniaceae). *Phytomorphology*. **65**(1/2): 19–29.
- Mudd S.J., Arathi H.S. (2012) Image analysis protocol for detecting and counting viable and inviable pollen grains. *Journal of Plant Studies*. **1**(2) <https://doi.org/10.5539/jps.v1n2p158>
- Rutley N., Miller G. (2020) Large-scale analysis of pollen viability and oxidative level using H₂DCFDA-staining coupled with flow cytometry. In: Geitmann A. (ed.) *Pollen and Pollen Tube Biology: Methods and Protocols*. Springer US. New York, NY: 167–179. https://doi.org/10.1007/978-1-0716-0672-8_11
- Silva D.M., Santos Y.D., Benites F.R.G., Techio V.H. (2018) Microsporogenesis, viability and morphology of pollen grain in accessions of *Cynodon* L. C. Rich. (Poaceae). *South African Journal of Botany*. **118**: 260–267. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2018.07.026>
- Tello J., Montemayor M.I., Forneck A., Ibáñez J. (2018) A new image-based tool for the high throughput phenotyping of pollen viability: evaluation of inter- and intra-cultivar diversity in grapevine. *Plant Methods*. **14**(1): 3. <https://doi.org/10.1186/s13007-017-0267-2> EDN: VECBFG

Цитировать как

Бухаров А.Ф. (2026) Качество пыльцы цветковых растений. Интерпретация терминов, методов и результатов исследований. *Экобиотех*. **9**(2): 159-173. DOI: <http://doi.org/10.31163/2618-964X/2026-13> EDN: <https://www.elibrary.ru/ghofxn>

Сведения об авторах

Александр Федорович Бухаров, доктор с.-х. наук, г.н.с., Всероссийский научно-исследовательский институт овощеводства – филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный научный центр овощеводства» (ВНИИО – филиал ФГБНУ ФНЦО), Московская область, д. Верея, Россия. E mail: afb56@mail.ru, SPIN-код: 2527-3447, ORCID: 0000-0003-1910-5390, Scopus ID: 57193127775, WoS Researcher ID J-6605-2018.

Cited as

Bukharov A.F. (2026) Quality of pollen from flower plants. Interpretation of terms, methods, and research results. *Ecobiotech*. **9**(2): 159-173. DOI: <http://doi.org/10.31163/2618-964X/2026-13> EDN: <https://www.elibrary.ru/ghofxn>

Information About the Authors

Alexander F. Bukharov, Doc. Sci. (Agriculture), All-Russian Scientific Research Institute of Vegetable Growing – branch of the Federal State Budgetary Scientific Institution "Federal Scientific Center for Vegetable Growing" (VNIIO – branch of the Federal State Budgetary Scientific Institution FNTSO), Vereya village, Moscow region, Russia. E mail: afb56@mail.ru, SPIN-code: 2527-3447, ORCID: 0000-0003-1910-5390, Scopus ID: 57193127775, WoS Researcher ID J-6605-2018.



ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

http://ecobiotech-journal.ru



УДК 633.81:57.085.23



 Научная статья | RESEARCH ARTICLE

ОПТИМИЗАЦИЯ СОСТАВА ПИТАТЕЛЬНОЙ СРЕДЫ ДЛЯ ИНДУКЦИИ МОРФОГЕНЕЗА В КАЛЛУСАХ *ORIGANUM VULGARE* L.

Якимова О.В., Егорова Н.А.

ФГБУН «Научно-исследовательский институт
сельского хозяйства Крыма», Симферополь, Россия

E-mail: olyyakimova@yandex.ru

OPTIMIZATION OF CULTURE MEDIUM COMPOSITION FOR INDUCING MORPHOGENESIS FROM CALLUS CULTURES OF *ORIGANUM VULGARE* L.

Yakimova O.V., Yegorova N.A.

Research Institute of Agriculture of Crimea,
Simferopol, Russia

E-mail: olyyakimova@yandex.ru

Аннотация

Origanum vulgare L. (душица обыкновенная) – ценная эфиромасличная культура, выведение ее высокопродуктивных сортов является актуальной селекционной задачей, эффективность которой повышается за счет биотехнологических методов. Целью исследования являлось изучение влияния генотипа и гормонального состава питательной среды на эффективность индукции каллусо- и морфогенеза *O. vulgare in vitro* для разработки эффективной биотехнологической методики, позволяющей получать соматоклональные варианты *O. vulgare* для последующего скрининга и внедрения в селекционный процесс. При культивировании эксплантов почек на средах Мурасиге и Скуга (МС), дополненных НУК, БАП, кинетин, ТДЗ, выявлены сортовые особенности их развития. На этапе введения в культуру *in vitro* у сорта Ак-Кая наблюдали максимальную частоту индукции непрямого морфогенеза (45.0%) на среде с 1.0 мг/л НУК и 1.0 мг/л ТДЗ, тогда как для сорта Квазар оптимальной оказалась среда с 1.0 мг/л НУК, 0.5 мг/л ТДЗ и 1.0 мг/л БАП (42.8%). При субкультивировании первичных каллусов регенерацию побегов с высокой частотой у сорта Ак-Кая (до 45.0%) наблюдали, как из морфогенных, так и из условно неморфогенных каллусов, а у сорта Квазар (42.8%) – преимущественно из первичных морфогенных каллусов. В результате было получено более 50 образцов растений-регенерантов. Полученные результаты являются основой для разработки методики получения соматоклонов, которые могут быть использованы в селекционных программах.

Ключевые слова:

Origanum vulgare L., морфогенез *in vitro*, каллусогенез, эксплант, растения-регенеранты, регуляторы роста растений

Abstract

Origanum vulgare L. is a valuable essential oil crop, and breeding for high-yielding varieties is a pressing selection task, the efficiency of which is enhanced by biotechnological methods. This study aimed to investigate the influence of genotype and the hormonal composition of nutrient media on the efficiency of callus and morphogenesis induction in *O. vulgare in vitro*, with the goal of developing an effective biotechnological protocol for obtaining somaclonal variants of oregano for subsequent screening and integration into breeding programs. When culturing bud explants on Murashige and Skoog (MS) media supplemented with NAA, BAP, kinetin, and TDZ, varietal differences in their development were identified. At the initial stage of *in vitro* culture, the 'Ak-Kaya' cultivar showed the highest frequency of indirect morphogenesis (45.0%) on a medium containing 1.0 mg/l NAA and 1.0 mg/l TDZ, while for the 'Kvasar' cultivar, a medium with 1.0 mg/l NAA, 0.5 mg/l TDZ, and 1.0 mg/l BAP proved optimal (42.8%). During subculturing of primary calli, a high frequency of shoot regeneration in the 'Ak-Kaya' cultivar (up to 45.0%) was observed from both morphogenic and non-morphogenic calli, whereas in the 'Kvasar' cultivar (42.8%), it was predominantly from primary morphogenic calli. More than 50 regenerant plant samples were obtained. The obtained results form the basis for developing a methodology for producing somaclones, which can be instrumental in breeding programs.

Keywords:

Origanum vulgare L., *in vitro* morphogenesis, callusogenesis, explant, regenerant plants, plant growth regulators

Поступила в редакцию: 20.04.2026

Принято в печать: 13.05.2026

Received: 20.04.2026

Accepted: 13.05.2026

Цитировать | Cite as

DOI: <https://doi.org/10.31163/2618-964X/2026-14> EDN: <https://www.elibrary.ru/iyetir>

ВВЕДЕНИЕ

В условиях современной геополитической конъюнктуры, развитие эфиромасличной отрасли Российской Федерации, как компонента агропромышленного комплекса, приобретает статус стратегически значимого направления государственной аграрной политики, обеспечивая экономическую устойчивость и ресурсный потенциал. [Вердыш *и др.* 2022; Хейфец, Чернова 2025]. Приоритетность данного направления обоснована рядом экономических, социальных и экологических факторов [Черкашина 2014; Черкашина, Шурухина 2020]. Эфирные масла и их производные являются незаменимыми компонентами в различных отраслях промышленности, включая фармацевтику, пищевую промышленность, косметологию, парфюмерию и медицину. Стимулирование развития отечественного эфиромасличного производства позволит обеспечить снижение зависимости от импортного сырья [Черкашина 2014; Паштецкий *и др.* 2019; Тимиргалеева *и др.* 2023]. В структуре эфиромасличного производства *Origanum vulgare* L. (душица обыкновенная) занимает значимое место, поскольку её эфирное масло характеризуется уникальным биохимическим составом и выраженной биологической активностью. Сырье и эфирное масло *O. vulgare* обладает антиоксидантными, антимикробными и противовоспалительными свойствами [Абрамчук *и др.* 2018; Blank *et al.* 2019]. Кроме того, растения *O. vulgare* представляют декоративный интерес, в связи с чем некоторые ученые изучают адаптивную способность сортов и образцов *O. vulgare* к различным условиям выращивания [Myagkikh *et al.* 2021; Мягких 2024]. Высокий спрос на продукты переработки *O. vulgare*, обусловлен их применением внутрицеллюлозной, фитотерапии, медицине, животноводстве, пищевой ликероводочной и других отраслях промышленности [Абрамчук *и др.* 2018; Куевда *и др.* 2024]. Это делает выведение высокомасличных сортов *O. vulgare* актуальной задачей селекции для развития отечественного растениеводства. В связи с этим ФГБУН «Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Крыма» реализует селекционную программу, направленную на создание новых сортов *O. vulgare*, характеризующихся высокой продуктивностью и повышенным содержанием карвакрола в эфирном масле, что обеспечит конкурентоспособность российской продукции на международном рынке и удовлетворит внутренние потребности промышленности [Мягких *и др.* 2018].

Эффективность селекционного процесса может быть существенно улучшена путем применения современных биотехнологических методов, которые предоставляют инструменты для расширения генетического разнообразия исходного селекционного материала. Одной из наиболее распространенных и нашедших практическое применение клеточных технологий, позволяющих расширить генетическое разнообразие, является использование соматической вариативности. Для многих видов растений было показано, что в процессе культивирования изолированных клеток у них возникают наследуемые соматические изменения, которые могут проявляться у растений-регенерантов [Егорова 2021; Калашникова, Киракосян 2023]. С использованием метода соматической вариативности был получен разнообразный исходный материал и многие сорта основных сельскохозяйственных и декоративных растений [Sarmah 2017; Гуляева *и др.* 2020; Rai 2021]. В литературе есть сведения о выявлении соматических вариантов в эмбриогенной культуре хвойных растений [Гуляева *и др.* 2020]. Морфогенез в каллусных культурах является фундаментальным процессом в ряде биотехнологических подходов, используемых для регенерации растений в современном растениеводстве и селекции. Индукция и последующее развитие морфогенных структур в каллусе зависит от ряда факторов, таких как генотипические особенности исходного материала, состав питательной среды, условия культивирования *и др.* [Егорова 2021; Круглова 2024]. Так, для эксплантов растений риса подобраны оптимальные концентрации регуляторов роста, стимулирующих образование морфогенных и эмбриогенных каллусов *in vitro*, и показана зависимость непрямого органо- и эмбриогенеза от генотипа [Савенко *и др.* 2017, 2025]. При культивировании каллусов голубой ели выявлены оптимальные концентрации тидиазурона (ТДЗ), позволяющие получить органогенные структуры с нормальной морфологией [Железниченко *и др.* 2019]. Для сортов картофеля сибирской селекции, которые могут быть использованы в качестве модели в генной

инженерии, показана возможность индукции морфогенеза *in vitro* в каллусе стеблевых эксплантов [Ибрагимова и др. 2018].

Исследования с применением некоторых клеточных технологий проводят для ряда эфиромасличных и лекарственных растений [Колесникова, Васильченко 2018; Егорова, Якимова 2019; Егорова 2021]. Так, выделены соматклоны лаванды сорта Степная, превосходящие исходный сорт по сбору растительного сырья более чем на 50% [Бабанина и др. 2025]. Получен сорт шалфея мускатного Селинж путем непрямого морфогенеза из каллуса с элементами клеточной селекции, который превзошел сорт контроль по сбору эфирного масла на 43.9% [Ставцева, Егорова 2021]. Отобраны соматклоны стевии (С10, С14 и С26), которые демонстрировали более высокие показатели биометрических признаков (высота растения, количество побегов) в сравнении с контролем, что приводило к увеличению продуктивности зеленой массы с одного растения [Колесникова, Васильченко 2018].

Тем не менее, для *O. vulgare* научные исследования, касающиеся биотехнологических аспектов фрагментарны, и нуждаются в дальнейшем систематическом изучении. В доступной научной литературе зафиксированы лишь единичные сообщения. В большинстве своем они относятся к изучению вопросов клонального микроразмножения [Camacho et al. 2018; Fokina et al. 2020; Sarropoulou et al. 2022]. Греческие исследователи разработали технологию *in vitro*, позволяющую успешно размножить популяцию душицы критской, находящуюся под угрозой исчезновения, путем проращивания семян *in vitro* [Sarropoulou et al. 2022]. Изучены механизмы влияния типов регуляторов роста и их концентрации на процесс укоренения *in vitro* и адаптации *ex vitro* растений *O. vulgare* [Fokina et al. 2020; Benkaddour et al. 2022].

В настоящее время литературные данные, описывающие успешную индукцию каллусогенеза и последующую регенерацию побегов в каллусах *O. vulgare*, остаются крайне ограниченными. Существенным пробелом в современных исследованиях является недостаточная изученность факторов, определяющих эффективность индукции морфогенеза *in vitro* из эксплантов растений рода *Origanum*. Так, казахские исследователи в качестве эксплантов использовали молодые проростки из семян *in vitro*, при этом максимальную частоту индукции каллусогенеза отмечали на среде МС, дополненной 1.0 мг/л 2.4-дихлорфеноксиуксусной кислотой (2.4-Д) и 0.2 мг/л 6-бензиламинопурином (БАП) [Досымбетова и др. 2021]. В другой работе лучший каллусогенный ответ наблюдали из эксплантов гипокотилей и семядолей на среде с 2.4-Д и кинетином [Hussein et al. 2014], а из листовых эксплантов – на питательной среде с 2.4-Д и бензиладенином (БА) [Al-Jibouri et al. 2012], или тидиазуроном (ТДЗ) [Arafeh et al. 2006]. Большинство исследований анализ индукции каллусогенеза проводили с целью выделения продуктов вторичного синтеза [Arafeh et al. 2006; Al-Jibouri et al. 2012]. Лишь в работе Leelavathi и Kuppan в каллусе, выращенного на питательной среде МС, дополненной 2.0 мг/л 2.4-Д и 1.0 мг/л БАП, наблюдали развитие морфогенных структур с последующим развитием побегов способных к размножению [Leelavathi, Kuppan 2013]. В предыдущих исследованиях нами была изучена зависимость индукции каллусогенеза *O. vulgare* L. *in vitro* от типа экспланта и состава питательной среды. Тем не менее, в рамках выполненных экспериментов не было зафиксировано развития морфогенных структур в каллусах [Якимова, Егорова 2014].

В свете вышеизложенного, целью настоящего исследования является изучение влияния генотипа и гормонального состава питательной среды на эффективность индукции каллусо- и морфогенеза *O. vulgare in vitro* для разработки эффективной биотехнологической методики, позволяющей получать соматклональные варианты *O. vulgare* для последующего скрининга и внедрения в селекционный процесс.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал для исследования: Исследования проводили на базе лаборатории биотехнологии селекционно-семеноводческого центра эфиромасличных культур ФГБУН «НИИСХ Крыма» в 2024-2025 гг. В качестве эксплантов использовали иссеченные пазушные почки размером 1.0-1.3 мм сортов *O. vulgare* Ак-Кая и Квазар, выращенных в условиях закрытого грунта.

Стерилизация растительного материала: Стерилизацию растительного материала проводили в два этапа. На первом этапе биоматериал выдерживали в мыльном растворе в течение 40 мин, затем промывали под проточной водой 10 мин. На втором этапе в стерильных условиях материал обрабатывали 70%-м этиловым спиртом в течение 1 мин и 5%-м раствором гипохлорита натрия в течение 5 мин, затем трижды промывали стерильной дистиллированной водой (экспозиция по 10 мин) для полного удаления остатков дезинфицирующих агентов. Пазушные почки вычленили под стереоскопическим микроскопом МСП-1 (Россия) в асептических условиях ламинарного бокса БАВ нп-01-«Ламинар-С»-1.2 (Россия).

Модификации питательной среды и условия культивирования эксплантов: Экспланты культивировали на питательной среде Мурасиге и Скуга (МС) [Murashige, Skoog 1962], дополненной 20 г/л сахарозы, 8 г/л агар-агара, а также модифицированной регуляторами роста растений ауксинового и цитокининового типа действия в различных сочетаниях и концентрациях, такими как α -нафтилуксусная кислота (НУК), 6-бензиламинопурин (БАП), кинетин и тидиазурон (ТДЗ) (табл. 1). рН питательной среды корректировали до 5.7–5.8 ед. перед стерилизацией в автоклаве ГК-100-3 (ТУ 64-1-3667-82), режим стерилизации – давление 0.7–0.8 атм, экспозиция 20 мин. Культивирование эксплантов проводили в культуральной комнате при температуре воздуха $24 \pm 2^\circ\text{C}$, влажности 70%, освещенности 2000–3000 люкс и 16-часовом фотопериоде, согласно общепринятым в культуре клеток, тканей и органов *in vitro* методам [Калашникова, Киракосян 2023].

Таблица 1. Модификации питательной среды МС, использованные в экспериментах

Table 1. MS media compositions tested in the experiments

№ питательной среды	Гормональные добавки в составе питательной среды, мг/л
МС 57	НУК – 1.0; ТДЗ – 2.0
МС 58	НУК – 1.0; БАП – 2.0
МС 61	НУК – 1.0; БАП – 1.0
МС 62	НУК – 1.0; кинетин – 2.0
МС 63	НУК – 1.0; ТДЗ – 1.0
МС 66	НУК – 1.0; кинетин – 1.0
МС 67	НУК – 1.0; ТДЗ – 0.5; БАП – 1.0
МС 69	НУК – 1.0; ТДЗ – 1.0; БАП – 0.5

Анализируемые показатели: В рамках эксперимента на 35–40 сутки культивирования проводили анализ исследуемых параметров после этапа введения в культуру *in vitro* и после 1-го субкультивирования. Проводили оценку следующих параметров развития эксплантов: частоту образования каллуса (%-е соотношение эксплантов с каллусом от общего числа эксплантов); прирост каллуса (оценивали в баллах, при этом один балл соответствовал массе каллуса 150–300 мг, два балла – 300–400 мг, три балла – более 400 мг); частоту непрямого морфогенеза (%-е соотношение морфогенных каллусов от общего числа эксплантов с каллусами); среднее количество почек и побегов из одного каллуса.

Статистическая обработка данных: В каждом варианте опыта анализировали не менее 20 эксплантов в 3-кратной повторности. Количественные данные, полученные в результате экспериментов, были подвергнуты статистическому анализу с применением программного обеспечения Microsoft Excel 2016 и Statistica 10 (StatSoft, USA). В таблицах и на рисунках показаны средние значения и их стандартные ошибки. Нормальность распределения данных оценивали с использованием критерия Колмогорова-Смирнова. Так как все данные характеризовались нормальным распределением ($p \geq 0.5$), для оценки достоверности различий между вариантами применяли доверительный интервал ($\bar{x} \pm t_{0.05} \cdot SE$) и использовали дисперсионный анализ с последующим множественным сравнением по критерию Тьюки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

В предыдущих исследованиях нами были разработаны протоколы индукции и длительного пассирования каллуса из разных типов эксплантов (лист, стебель, черешок) *O. vulgare*. При этом максимальная частота (до 85.0%) и прирост массы каллуса (1.5 балла) были на среде с добавлением 1.0 мг/л 2.4-Д и 0.5 мг/л БАП из эксплантов черешка [Якимова, Егорова 2014]. Следует отметить, что в каллусных тканях, полученных из этих эксплантов, мы не наблюдали индукцию морфогенеза, в связи с чем мы попробовали использовать в качестве эксплантов иссечённые пазушные почки размером 1.0–1.3 мм.

На этапе введения эксплантов *in vitro* формирование первичной каллусной ткани отмечали на 14–16-е сутки культивирования. В последующий период, с 15-х по 20-е сутки, наблюдали дифференциацию каллуса с образованием почек и побегов, что свидетельствует об индукции органогенеза. В отдельных экспериментальных вариантах отмечали индукцию ризогенеза, частота которого не превышала 10%. К 30-м суткам культивирования были зафиксированы различия в морфогенетическом потенциале: частота каллусогенеза варьировала от 25.0 до 100%, а интенсивность прироста каллуса составляла от 0.3 до 1.1 балла, в зависимости от варианта опыта (табл. 2).

Таблица 2 – Влияние состава питательной среды и сорта на индукцию каллусо- и морфогенеза при введении в культуру *in vitro* эксплантов почек *O. vulgare*

Table 2. Effect of the culture medium composition and the cultivar on the induction of callus and morphogenesis when introducing *O. vulgare* bud explants into *in vitro* culture

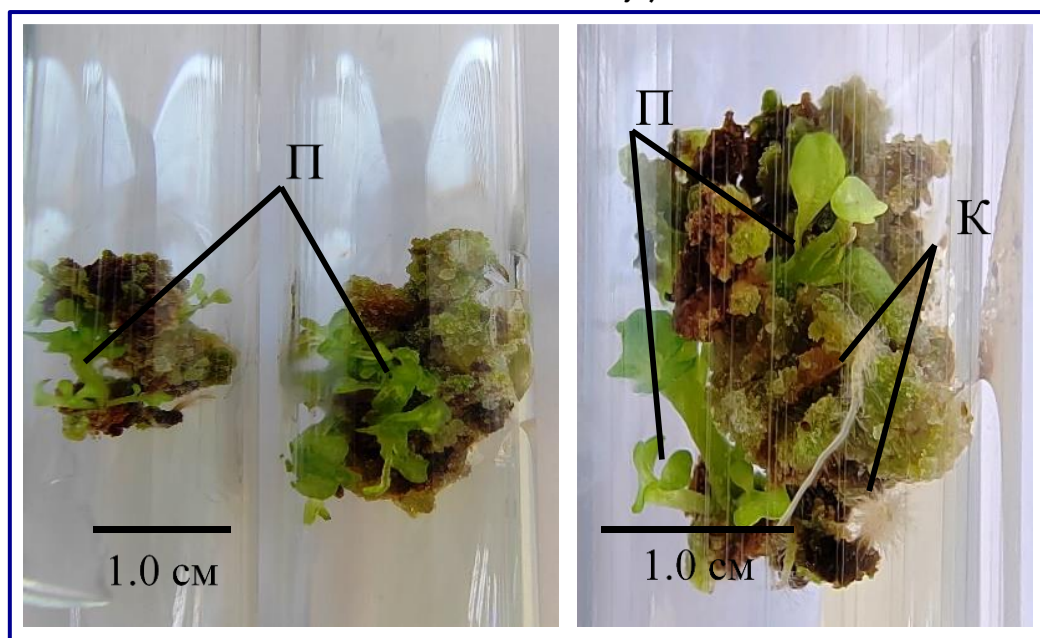
№ питательной среды	Сорт	Частота индукции каллусогенеза, %	Прирост каллуса, балл	Частота индукции морфогенеза, %	Количество почек и побегов, шт./каллус
МС 57	Ак-Кая	100	1.1±0.2 ^c	40.0±1.1	5.3±0.4 ^a
	Квазар	33.3±1.1	0.3±0.1 ^{ab}	0	-
МС 58	Ак-Кая	100	0.8±0.1 ^{abc}	10.5±0.7	1.2±0.2 ^a
	Квазар	40.0±1.2	0.3±0.1 ^a	0	-
МС 61	Ак-Кая	100	0.8±0.1 ^{abc}	23.5±0.4	2.6±0.3 ^a
	Квазар	25.0±0.9	0.4±0.1 ^{ab}	0	-
МС 62	Ак-Кая	100	0.7±0.1 ^{abc}	0	-
	Квазар	40.0±1.2	0.6±0.1 ^{ab}	0	-
МС 63	Ак-Кая	100	0.8±0.1 ^{abc}	45.0±1.4	9.0±1.8 ^{ab}
	Квазар	19.0±2.1	0.5±0.1 ^{abc}	0	-
МС 66	Ак-Кая	80.0±9.1	0.8±0.1 ^{abc}	0	-
	Квазар	27.2±0.9	0.4±0.1 ^{ab}	0	-
МС 67	Ак-Кая	94.7±5.2	0.9±0.1 ^{bc}	33.3±1.4	14.0±0.8 ^b
	Квазар	36.8±1.3	0.5±0.1 ^{ab}	42.8±2.1	5.3±0.4 ^{ab}

Анализ результатов эксперимента, представленных в таблице, свидетельствует о выраженном влиянии как генотипа, так и гормонального состава питательной среды на морфогенетический потенциал *O. vulgare*. При использовании в составе среды 1.0 мг/л НУК в сочетании с БАП или кинетином, индукция морфогенеза в каллусах отсутствовала, либо была минимальной (не превышала 10%). У сорта Ак-Кая индукция каллусогенеза, в зависимости от модификации питательной среды, варьировала в пределах 80–100% на всех исследованных вариантах среды, а у сорта Квазар величина данного показателя была значительно ниже (19–40%), что подтверждает существенные межсортные различия. Для сорта Ак-Кая высокую эффективность индукции морфогенеза в каллусе отмечали на средах МС 57 и МС 63, дополненных 1.0 мг/л НУК и 1.0 или 2.0 мг/л ТДЗ соответственно, а для сорта Квазар – исключительно на среде МС 67, дополненной НУК в сочетании с ТДЗ и БАП. Максимальные значения прироста каллуса (1.1 балла на среде МС 57) также были зафиксированы у сорта Ак-Кая. Однако самое большое количество

почек и побегов (14.0 шт./кallус) для этого сорта наблюдали на среде МС 67. Следует отметить, что у эксплантов сорта Ак-Кая развивалось в 1.7–2.6 раза больше почек, чем у эксплантов сорта Квазар. Полученные данные согласуются с общепринятой в мировой практике концепцией генотипической детерминированности морфогенетического ответа, согласно которой способность тканей к дедифференцировке и последующей регенерации во многом определяется генотипом донорного растения [цит. по: Егорова 2021]. В работе Leelavathi и Kurpan на этапе введения в культуру максимальная частота индукции каллусогенеза из эксплантов *O. vulgare* (90%) была на среде МС с 1.0 мг/л БАП и 2.0 мг/л 2.4-Д, но все каллусы были неморфогенными. Индукцию непрямого морфогенеза авторы отмечали только после субкультивирования первичных каллусов на питательной среде того же состава [Leelavathi, Kuppan 2013]. В других исследованиях максимальный каллусогенный ответ из эксплантов сегментов листьев получен на питательной среде, дополненной 1.0 мг/л 2.4-Д и 0.2 мг/л БАП [Досымбетова и др. 2021], из эксплантов гипокотилей и семядолей – на среде с 2.0 мг/л 2.4-Д и 0.5 мг/л кинетина или 4.0 мг/л 2.4-Д и 0.4 мг/л БАП [Hussein et al. 2014]. Однако в обоих случаях в сформированном каллусе исследователи не наблюдали морфогенных образований.

Рисунок 1. Морфогенные каллусы *O. vulgare* (сорт Ак-Кая)

Figure 1. Morphogenic calli of *O. vulgare* (cultivar Ak-Kaya)



Примечание: «П» – почки и побеги; «К» – корни

Визуальная оценка показала, что на этапе введения в культуру *in vitro* из эксплантов развивались каллусы с явно выраженными морфогенными структурами – зачатками листьев, почек (морфогенный каллус) и без них (условно неморфогенный каллус). В связи с чем оценку развития эксплантов из разных типов каллуса при последующем пассировании проводили отдельно.

При субкультивировании первичного каллуса жизнеспособность первичного каллуса у изучаемых сортов варьировала в пределах 50–80%. Сорт Квазар на ряде сред (МС 58, МС 63, МС 66, МС 69) показал более высокую частоту (62.5–80.0%), чем сорт Ак-Кая (55.0–72.7%), однако эти различия не всегда были статистически достоверными. Наиболее высокую частоту и интенсивность прироста каллуса для обоих сортов наблюдали на средах МС 57 и МС 63 (до 72.0% и 1.1 балла для Ак-Кая и до 80.0% и 0.5 балла для Квазара соответственно), что свидетельствует об адаптации каллусных клеток к условиям *in vitro* и их способности к быстрому росту (табл. 3). Сходные результаты по поддержанию каллусогенеза у популяции *Origanum majorana* были на среде с 0.2 мг/л ИУК и 1.5 мг/л БАП, что указывало на общую способность каллусных культур к росту при наличии стимуляторов [Sandhya et al. 2025]. В другой

работе, наоборот, отмечали достоверно значимое снижение частоты индукции каллусогенеза при пассировании. Однако каждое последующее субкультивирование приводило к снижению показателей интенсивности прироста каллуса [Hussein et al. 2014]. Максимальная частота индукции непрямого морфогенеза у сортов Ак-Кая и Квазар при пассировании также были на среде МС 63 (72.2 и 40.0%, соответственно). При этом в каллусах развивалось до 12.6 почек и побегов.

Таблица 3 – Влияние состава питательной среды и сорта на протекание каллусо- и морфогенеза при субкультивировании каллусных эксплантов *O. vulgare* (I пассаж)

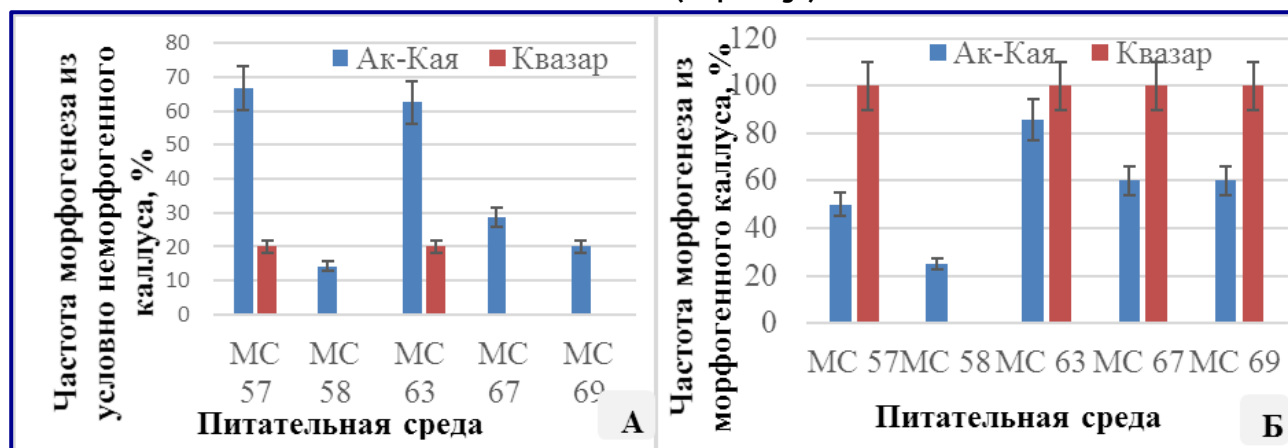
Table 3. The influence of culture medium composition and the cultivar on the progression of callus and morphogenesis during subculturing of callus explants *O. vulgare* (1st passage)

№ питательной среды	Сорт	Жизнеспособность первичного каллуса, %	Прирост каллуса, балл	Частота индукции морфогенеза, %	Количество почек и побегов, шт./каллус
МС 57	Ак-Кая	65.4±1.8	2.3±0.2 ^a	64.7±7.3	10.0±0.7 ^a
	Квазар	71.4±8.2	1.7±0.2 ^{ab}	40.0±0.2	4.5±0.5 ^b
МС 58	Ак-Кая	55.0±4.1	1.7±0.1 ^{ab}	18.2±1.2	5.5±0.5 ^b
	Квазар	50.0±2.3	1.4±0.2 ^b	0	-
МС 63	Ак-Кая	72.0±8.1	1.9±0.2 ^{ab}	72.2±6.8	11.5±0.5 ^{ab}
	Квазар	80.0±2.4	1.5±0.2 ^b	40.0±4.5	9.0±0.8 ^{ab}
МС 67	Ак-Кая	57.1±4.8	1.6±0.2 ^{ab}	41.7±1.4	12.6±0.4 ^a
	Квазар	66.7±2.1	2.4±0.3 ^a	20.0±2.0	8.5±0.5 ^{ab}
МС 69	Ак-Кая	72.7±9.7	2.1±0.2 ^a	5.0±2.9	9.9±0.9 ^a
	Квазар	62.5±1.8	1.9±0.2 ^{ab}	20.0±2.4	6.0±0.5 ^b

Следует отметить, что в первом пассаже регенерацию побегов с высокой частотой у сорта Ак-Кая наблюдали, как из субкультивируемых первичных морфогенных, так и из первичных условно неморфогенных каллусов, а у сорта Квазар – преимущественно из первичных морфогенных каллусов (рис. 2). Это может указывать на то, что у сорта Ак-Кая в визуально определяемых условно неморфогенных первичных каллусах уже происходила закладка морфогенных структур и, по-видимому, начинали формироваться почки, однако для их развития и образования побегов необходимо дальнейшее культивирование каллусной ткани.

Рисунок 2. Влияние состава питательной среды на развитие почек и побегов из условно неморфогенного (А) и морфогенного каллуса (Б) *O. vulgare* (1 пассаж)

Figure 2. Effect of nutrient medium composition on the development of buds and shoots from conditionally non-morphogenic (A) and morphogenic callus (B) of *O. vulgare* (1st passage)



ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования позволили выявить закономерности морфогенетического потенциала сортов *Origanum vulgare* L. в зависимости от гормонального состава питательной среды на этапах введения эксплантов в культуру *in vitro* и субкультивирования каллусных эксплантов. Показано, что экспланты сорта Ак-Кая обладают более высоким морфогенетическим потенциалом по сравнению с сортом Квазар. У сорта Ак-Кая морфогенез был успешно индуцирован в условиях пяти модификаций питательной среды, тогда как у сорта Квазар индукция морфогенеза наблюдалась лишь в одной модификации, что свидетельствует об ограниченности условий для проявления данного процесса у этого генотипа. Установлено, что максимальную частоту морфогенеза в каллусах для эксплантов сорта Ак-Кая на этапе введения в культуру *in vitro* отмечали на средах с 1.0 мг/л НУК и 1.0 или 2.0 мг/л ТДЗ (45.0 и 40.0%, соответственно), а для сорта Квазар (42.8%) – на среде с 1.0 мг/л НУК, 0.5 мг/л ТДЗ и 1.0 мг/л БАП.

При субкультивировании первичных каллусов регенерацию побегов в 1-м пассаже с высокой частотой у сорта Ак-Кая (до 72.2%) наблюдали, как из морфогенных, так и из условно неморфогенных каллусов, а у сорта Квазар (40.0%) – преимущественно из первичных морфогенных каллусов. Это демонстрирует способность сорта Ак-Кая сохранять морфогенетический потенциал при субкультивировании эксплантов из разных типов каллуса.

В результате работы были получены образцы растений-регенерантов, которые на сегодняшний день размножены с использованием разработанной нами методики клонального микроразмножения. В дальнейшем с полученными образцами планируется проведение молекулярно-генетических исследований с целью генетической идентификации соматоклональных вариаций у регенерантов в сравнении с исходными сортами, и их анализ в открытом грунте по комплексу хозяйственно полезных признаков.

Полученные результаты являются основой для разработки методики получения соматоклонов, которые могут служить исходным материалом для селекции.

ФИНАНСОВАЯ ПОДДЕРЖКА

Работа выполнена в рамках государственного задания № FNZW-2022-0008 при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации.

Авторский вклад | Author's contribution

Якимова Ольга Валерьевна – формулирование идеи, исследовательских целей и задач, разработка методологии исследования, отслеживание воспроизводимости результатов / экспериментов, применение статистических методов для анализа данных исследования, проведение исследовательского процесса, в частности, проведение экспериментов, написание первоначального текста рукописи, подготовка и создание рукописи, её комментирование или пересмотр.

Егорова Наталья Алексеевна – надзор и руководство за планированием и выполнением исследовательской деятельности, включая наставничество, ответственность за управление и координацию планирования и осуществления научно-исследовательской деятельности, формулирование идеи, исследовательских целей и задач, подготовка и создание рукописи, её комментирование или пересмотр.

Yakimova Olga Valerievna – Conceptualization; Methodology; Software; Validation; Formal analysis; Investigation; Resources; Data curation; Writing – Original draft; Writing – Review & Editing; Visualization; Project administration.

Yegorova Natalia Alekseevna – Supervision; Project administration; Conceptualization; Methodology; Validation; Formal analysis; Investigation; Resources; Data curation; Writing – Original draft; Writing – Review & Editing; Visualization.

Конфликт интересов | Conflicts of Interest

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

The authors declare no conflict of interest.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамчук А.В., Карпухин М.Ю., Сапарклычева С.Е. (2018) Влияние физиологически активных веществ на эффективность возделывания душицы обыкновенной (*Origanum vulgare* L.). *Аграрный вестник Урала*. (8 (175)): 4–9. EDN: YLGONE
- Бабанина С.С., Егорова Н.А., Якимова О.В., Коваленко М.С. (2025) Вариабельность морфобиологических и хозяйственно ценных признаков у соматоклональных вариантов, полученных из каллусов лаванды сорта Степная. *Земледелие*. (1): 40–45. <https://doi.org/10.24412/0044-3913-2025-1-40-45> EDN: VTIZUY
- Вердыш М.В., Попова А.А., Якубовский В.В. (2022) Перспективы эфиромасличного производства в России. В: *Научный и инновационный потенциал развития производства, переработки и применения эфиромасличных и лекарственных растений: Материалы IV международной научно-практической конференции. 22–25 июня 2022 г.* Симферополь: 5–11. EDN: WAGIZP
- Гуляева Е.Н., Игнатенко Р.В., Галибина Н.А. (2020) Соматоклональная изменчивость у хвойных в культуре *in vitro*. *Экологическая генетика*. 18(3): 301–315. <https://doi.org/10.17816/ecogen19143> EDN: NNXFLC
- Досымбетова С.А., Амирова А.К., Курбангалиева Т.А. (2021) Дәрілік өсімдік *Origanum vulgare* каллусогенезіне фитогормондардың әсері. *Манаш Қозыбаев атындағы Солтүстік Қазақстан университетінің хабаршысы*. (1 (50)): 84–90. EDN: UNFZAV
- Егорова Н.А. (2021) Биотехнология эфиромасличных растений: создание новых форм и микроразмножение *in vitro*. Издательский дом «Автограф». Екатеринбург: 315. <https://doi.org/10.33952/2542-0720-2021-978-5-6045452-9-4> EDN: TEEKVB
- Егорова Н.А., Якимова О.В. (2019) Влияние длительного субкультивирования на клональное микроразмножение *Melissa officinalis* L. и *Origanum vulgare* L. *Вестник Томского государственного университета. Биология*. (47): 22–39. <https://doi.org/10.17223/19988591/47/2> EDN: UXEEWJ
- Железниченко Т.В., Мурасева Д.С., Стасова В.В., Новикова Т.И. (2019) Морфогенез *Picea pungens* Engelm. в культуре *in vitro* под действием тидиазурона. *Сибирский лесной журнал* (1): 57–64. <https://doi.org/10.15372/SJFS20190105> EDN: YZZXSP
- Ибрагимова С.М., Романова А.В., Мызгина Г.Х., Кочетов А.В. (2018) Морфогенетический потенциал сортов картофеля сибирской селекции в культуре *in vitro*. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 22(3): 316–320. <https://doi.org/10.18699/VJ18.366> EDN: UOAITI
- Калашникова Е.А., Киракосян Р.Н. (2023) Культура тканей и клеток растений. Издательство «КноРус». Москва: 184. EDN: SUSHRA
- Колесникова Е.О., Васильченко Е.Н. (2018) Изучение соматоклональной изменчивости растений *Stevia rebaudiana* в условиях *in vitro*. *Аллея науки*. 1(9 (25)): 469–472. EDN: YNUDPF
- Круглова Н.Н. (2024) Феномен индуцирования различных путей морфогенеза *in vitro* в одном каллусе: обзор проблемы. *Экобиотех*. 7(1): 26–33. <https://doi.org/10.31163/2618-964X-2024-7-1-26-33> EDN: YTTBCU
- Кувейда Т.А., Зубоченко Д.В., Остапчук П.С., Мягких Е.Ф., Ахрамеева М.А., Рейнштейн Л.Н., Сатаева Т.П., Постникова О.Н., Шевкопляс Л.А. (2024) Применение *Origanum vulgare* L. при напольном содержании цыплят как элемента органического птицеводства. *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 25(2): 251–263. <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2024.25.2.251-263> EDN: WGTZIY
- Мягких Е.Ф. (2024) Перспективы использования новых сортов *Origanum vulgare* L. селекции ФГБУН "НИИСХ Крыма" для озеленения. *Таврический вестник аграрной науки*. (4 (40)) <https://doi.org/10.5281/zenodo.14184696> EDN: IFAJVP
- Мягких Е.Ф., Марченко М.П., Новиков И.А. (2018) Сравнительный анализ гибридов *Origanum vulgare* L. по комплексу признаков. *Таврический вестник аграрной науки*. (2): 89–95. EDN: XTYJCH
- Паштецкий В.С., Невкрытая Н.В., Власова В.С., Хасанова Л.А., Хасанова З.М. (2019) Формирование высокотехнологичной эфиромасличной отрасли в агропромышленном комплексе Республики Крым. *Актуальная биотехнология*. (3 (30)): 332–333. EDN: NZOZPT

- Савенко Е.Г., Глазырина В.А., Кострюкова Э.Н., Шундрин Л.А. (2017) Каллусогенез и регенерация гибридов риса при различных концентрациях абсцизовой кислоты (АБК) в питательных средах. *Рисоводство*. (2 (35)): 46–50. EDN: [YUJSAX](#)
- Савенко Е.Г., Глазырина В.А., Шундрин Л.А., Мухина Ж.М., Есаулова Л.В. (2025) Влияние генотипа и регуляторов роста на эффективность индукции каллусогенеза и регенерации в культуре пыльников риса *in vitro*. *Овощи России*. (6): 41–48. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2025-6-41-48> EDN: [BYMRJF](#)
- Ставцева И.В., Егорова Н.А. (2021) Создание сорта шалфея мускатного с использованием методов клеточной инженерии. 2. Изучение растений-регенерантов на этапах селекционного процесса. *Таврический вестник аграрной науки*. (2 (26)): 208–222. <https://doi.org/10.33952/2542-0720-2021-2-26-208-222> EDN: [FKAOPA](#)
- Тимиргалеева Р.Р., Паштецкий В.С., Вердыш М.В., Попова А.А., Полякова Н.Ю. (2023) Комплексный механизм управления развитием эфиромасличного производства в Республике Крым (1 изд.). «Издательство Типография «Ариал». Симферополь: 216. EDN: [ASGGEV](#)
- Хейфец Б.А., Чернова В.Ю. (2025) Геополитическая фрагментация и продовольственная безопасность. *Вестник Института экономики Российской академии наук*. (1): 106–128. https://doi.org/10.52180/2073-6487_2025_1_106_128 EDN: [LSCPPL](#)
- Черкашина Е.В. (2014) Проблемы развития эфиромасличного производства в России. *Ученые записки Петрозаводского государственного университета*. (2 (139)): 77–79. EDN: [RYZQON](#)
- Черкашина Е.В., Шурухина А.Н. (2020) Развитие и совершенствование эфиромасличной и лекарственной отрасли. *Известия Дагестанского ГАУ*. (3 (7)): 59–65. EDN: [EIJQOR](#)
- Якимова О.В., Егорова Н.А. (2014) Индукция каллусогенеза в культуре изолированных органов *Origanum vulgare* L. *Масличные культуры*. (2 (159-160)): 81–86. EDN: [TJFWOF](#)
- Al-Jibouri A.M.J., Abd A.S., Majeed D.M., Ismail E.N. (2012) Influence of abiotic elicitors on accumulation of thymol in callus cultures of *Origanum vulgare* L. *Journal of Life Sciences*. **6**(10): 1094–1099.
- Arafteh R.M., Shibli R.A., Al-Mahmoud M., Shatnawi M.A. (2006) Callusing, cell suspension culture and secondary metabolites production in Persian oregano (*Origanum vulgare* L.) and Arabian oregano (*O. syriacum* L.). *Jordan journal of agricultural sciences*. **2**(3): 274–282.
- Benkaddour R., Ali N. Ben, Hamdoun O., Badoc A., Azaroual L., Martin P., Lamarti A. (2022) Micropropagation and acclimatization of common Oregano (*Origanum vulgare* L. Subsp. *vulgare*) by shoot tip culture. *American Journal of Plant Sciences*. **13**(6): 833–855. <https://doi.org/10.4236/ajps.2022.136056> EDN: [PMVOTC](#)
- Blank D.E., Hübner S. de O., Alves G.H., Cardoso C.A.L., Freitag R.A., Cleff M.B. (2019) Chemical composition and antiviral effect of extracts of *Origanum vulgare*. *Advances in Bioscience and Biotechnology*. **10**(7): 188–196. <https://doi.org/10.4236/abb.2019.107014>
- Camacho H.J.C., Zambrano C.A.C., Rodríguez L.G. (2018) Evaluation of the *in vitro* growth of the culture of oregano (*Origanum vulgare*) from organogenesis's technology. *Respuestas*. **23**(2): 36–42.
- Fokina A., Denysiuk K., Satarova T. (2020) *Origanum vulgare* L. cuttings rhizogenesis in microclonal reproduction *in vitro*. *Innovative Biosystems and Bioengineering*. **4**(1): 51–63. <https://doi.org/10.20535/ibb.2020.4.1.192191> EDN: [FXURSG](#)
- Hussein Y., Amin G., Hashem E., Youssef K. (2014) *In vitro* cultivation of Marjoram (*Origanum majorana* L.) under influence of 2,4-D (2,4-Dichlorophenoxy acetic acid) as herbicide. *Life Science Journal*. **11**(2): 249–257. <https://doi.org/10.7537/marslsj110214.34>
- Leelavathi D., Kuppan N. (2013) Callus induction and regeneration of multiple shoots from *in vitro* apical bud explant of *Origanum vulgare*. An important medicinal plant. *International journal of research in pharmacy and chemistry*. **3**(4): 898–903.
- Murashige T., Skoog F. (1962) A revised medium for rapid growth and bio assays with tobacco tissue cultures. *Physiologia Plantarum*. **15**(3): 473–497. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1962.tb08052.x>
- Myagkikh E., Babanina S., Mishnev A., Radchenko L., Pashtetskiy V., Nevkrytaya N., Loretts O. (2021) Ecological adaptability of some cultivars and breeding samples of *Origanum vulgare* L. *Agronomy*. **12**(1): 16. <https://doi.org/10.3390/agronomy12010016> EDN: [DHPZFA](#)
- Rai M.K. (2021) Somaclonal variation in improvement of agricultural crops: recent progress. In: Kumar S.D., Kumar T.A., Kumar P. (eds.) *Agricultural Biotechnology: Latest Research and*

- Trends*. Springer Nature Singapore. Singapore: 129–146. https://doi.org/10.1007/978-981-16-2339-4_6
- Sandhya D., Jogam P., Rohela G.K., Sura S.P., Vadluri R., Shekhawat M.S., Abbagani S. (2025) Efficient *in vitro* regeneration through leaf-derived callus in *Origanum majorana* (L.): a multipurpose medicinal plant. *Vegetos*. <https://doi.org/10.1007/s42535-025-01556-9> EDN: SJPHLE
- Sarmah D. (2017) Somaclonal variation and its' application in ornamentals plants. *International Journal of Pure & Applied Bioscience*. 5(2): 396–406. <https://doi.org/10.18782/2320-7051.2762>
- Sarropoulou V., Maloupa E., Grigoriadou K. (2022) *In vitro* direct organogenesis of the Cretan dittany (*Origanum dictamnus* L.), an important threatened Greek endemic species. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*. 50(2): 12715. <https://doi.org/10.15835/nbha50212715> EDN: YUTKAW

REFERENCES

- Abramchuk A.V., Karpukhin M.Yu., Saparklycheva S.E. (2018) Influence of physiologically active substances on the efficiency of cultivation of the *Origanum vulgare* L. *Agrarian Bulletin of the Urals*. (8 (175)): 4–9. EDN: YLGQNF (in Russian)
- Babanina S.S., Yegorova N.A., Yakimova O.V., Kovalenko M.S. (2025) Morpho- biological and economically important traits variability in somaclonal variants derived from 'Stepnaya' lavender calluses. *Zemledelie*. (1): 40–45. <https://doi.org/10.24412/0044-3913-2025-1-40-45> EDN: VTIZUY (in Russian)
- Verdysh M.V., Popova A.A., Yakubovskiy V.V. (2022) Prospects for essential oil production in Russia. In: *Scientific and innovative potential for the development of production, processing and application of essential oil and medicinal plants: Proceedings of the IV International Scientific and Practical Conference [Nauchnyy i innovatsionnyy potentsial razvitiya proizvodstva, pererabotki i primeneniya efiromaslichnykh i lekarstvennykh rasteniy: Materialy IV mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii]*. 22–25 June 2022. Simferopol: 5–11. EDN: WAGIZP (in Russian)
- Gulyaeva E.N., Ignatenko R.V., Galibina N.A. (2020) Somaclonal variability of conifers in culture *in vitro*. *Ecological genetics*. 18(3): 301–315. <https://doi.org/10.17816/ecogen19143> EDN: NNXFLC (in Russian)
- Dossymbetova S.A., Amirova A.K., Kurbangaliyeva T.A. (2021) The effect of phytohormones on callusogenesis of the medicinal plant *Origanum vulgare*. *Bulletin of Manash Kozybayev North Kazakhstan University*. (1 (50)): 84–90. EDN: UNFZAV (in Kazakh)
- Yegorova N.A. (2021) Bionotechnology of essential oil plants: creation of new forms and micropropagation *in vitro*. Avtograf Publishing House. Ekaterinburg: 315. <https://doi.org/10.33952/2542-0720-2021-978-5-6045452-9-4> EDN: TEEKVB (in Russian)
- Yegorova N.A., Yakimova O.V. (2019) The effect of long-term subcultivation on clonal micropropagation of *Melissa officinalis* L. and *Origanum vulgare* L. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*. (47): 22–39. <https://doi.org/10.17223/19988591/47/2> EDN: UXEEWJ (in Russian)
- Zheleznichenko T.V., Muraseva D.S., Stasova V.V., Novikova T.I. (2019) Morphogenesis of *Picea pungens* Engelm. *in vitro* under the influence of thidiazuron. *Siberian journal of forest science* (1): 57–64. <https://doi.org/10.15372/SJFS20190105> EDN: YZZXSP (in Russian)
- Ibragimova S.M., Romanova A.V., Myzgina G.Kh., Kochetov A.V. (2018) The morphogenic potential of Siberian potato cultivars in tissue cultures. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 22(3): 316–320. <https://doi.org/10.18699/VJ18.366> EDN: UOAITI (in Russian)

- Kalashnikova E.A., Kirakosyan R.N. (2023) Plant tissue and cell culture [Kultura tkaney i kletok rasteniy]. KnoRus Publishing. Moscow: 184. EDN: [SUSHRA](#) (in Russian)
- Kolesnikova E.O., Vasilchenko E.N. (2018) Study of somaclonal variation of *Stevia rebaudiana* plants in *in vitro* conditions [Izuchenie somaklonalnoy izmenchivosti rasteniy *Stevia rebaudiana* v usloviyakh *in vitro*]. *Alley of Science [Alleya nauki]*. 1(9 (25)): 469–472. EDN: [YNUDPF](#) (in Russian)
- Kruglova N.N. (2024) The phenomenon of inducing various pathways of morphogenesis *in vitro* in one callus: a review of the problem. *Ecobiotech.* 7(1): 26–33. <https://doi.org/10.31163/2618-964X-2024-7-1-26-33> EDN: [YTTBCU](#) (in Russian)
- Kuevda T.A., Zubochenko D.V., Ostapchuk P.S., Myagkikh E.F., Ahrameeva M.A., Reinstein L.N., Sataieva T.P., Postnikova O.N., Shevkoplyas L.A. (2024) Using *Origanum vulgare* L. in the floor management of chickens as an element of organic poultry farming. *Agricultural Science Euro-North-East.* 25(2): 251–263. <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2024.25.2.251-263> EDN: [WGTZIY](#) (in Russian)
- Myagkikh E.F. (2024) Prospects of using new varieties of *Origanum vulgare* L. bred at the Research Institute of Agriculture of Crimea for landscaping. *Taurida Herald of the Agrarian Sciences.* (4 (40)) <https://doi.org/10.5281/zenodo.14184696> EDN: [IFAJVP](#) (in Russian)
- Myagkih E.F., Marchenko M.P., Novikov I.A. (2018) Comparative analysis of *Origanum vulgare* L. hybrides according to the complex of characteristics. *Taurida Herald of the Agrarian Sciences.* (2): 89–95. EDN: [XTYJCH](#) (in Russian)
- Pashtetskiy V.S., Nevkrytaya N.V., Vlasova V.S., Khasanova L.A., Khasanova Z.M. (2019) Formation of high-tech essential oil industry in the agro-industrial complex of the Republic of Crimea [Formirovanie vysokotekhnologichnoy efiromaslichnoy otrasli v agropromyshlennom komplekse Respubliki Krym]. *Current Biotechnology [Aktualnaya biotekhnologiya]*. (3 (30)): 332–333. EDN: [NZOZPT](#) (in Russian)
- Savenko E.G., Glazyrina V.A., Kostryukova E.N., Shundrina L.A. (2017) Callusogenesis and regeneration of rice hybrids at different concentrations of abscisic acid (ABA) in nutritional media. *Rice Growing.* (2 (35)): 46–50. EDN: [YUJSAX](#) (in Russian)
- Savenko E.G., Glazyrina V.A., Shundrina L.A., Mukhina Zh.M., Esaulova L.V. (2025) Effect of genotype and growth regulators on the effectiveness of callusogenesis and regeneration in anther culture of rice *in vitro*. *Vegetable crops of Russia.* (6): 41–48. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2025-6-41-48> EDN: [BYMRJF](#) (in Russian)
- Stavtzeva I.V., Yegorova N.A. (2021) Creation of clary sage cultivar using cell engineering methods. 2. Study of plant-regenerants at the stages of breeding process. *Taurida Herald of the Agrarian Sciences.* (2 (26)): 208–222. <https://doi.org/10.33952/2542-0720-2021-2-26-208-222> EDN: [FKAOPA](#) (in Russian)
- Timirgaleeva R.R., Pashtetskiy V.S., Verdysh M.V., Popova A.A., Polyakova N.Yu. (2023) Complex mechanism for managing the development of essential oil production in the Republic of Crimea [Kompleksnyy mekhanizm upravleniya razvitiem efiromaslichnogo proizvodstva v Respublike Krym]. 1st ed. "Arial" Publishing House. Simferopol: 216. EDN: [ASGGEV](#) (in Russian)
- Kheyfets B.A., Chernova V.Yu. (2025) Geopolitical fragmentation and food security. *Vestnik Instituta ekonomiki RAN.* (1): 106–128. https://doi.org/10.52180/2073-6487_2025_1_106_128 EDN: [LSCPCL](#) (in Russian)

- Cherkashina E.V. (2014) Problems of essential oil production development in Russia. *Proceedings of Petrozavodsk State University*. (2 (139)): 77–79. EDN: RYZOON (in Russian)
- Cherkashina E.V., Shurukhina A.N. (2020) Development and improvement of the essential oil and drug industry. *Dagestan GAU Proceedings*. (3 (7)): 59–65. EDN: EIJOOR (in Russian)
- Yakimova O.V., Egorova N.A. (2014) Induction of callusogenesis in culture of isolated organs of *Origanum vulgare* L. *Oil crops*. (2 (159-160)): 81–86. EDN: TJFWOF (in Russian)
- Al-Jibouri A.M.J., Abd A.S., Majeed D.M., Ismail E.N. (2012) Influence of abiotic elicitors on accumulation of thymol in callus cultures of *Origanum vulgare* L. *Journal of Life Sciences*. **6**(10): 1094–1099.
- Arafteh R.M., Shibli R.A., Al-Mahmoud M., Shatnawi M.A. (2006) Callusing, cell suspension culture and secondary metabolites production in Persian oregano (*Origanum vulgare* L.) and Arabian oregano (*O. syriacum* L.). *Jordan journal of agricultural sciences*. **2**(3): 274–282.
- Benkaddour R., Ali N. Ben, Hamdoun O., Badoc A., Azaroual L., Martin P., Lamarti A. (2022) Micropropagation and acclimatization of common Oregano (*Origanum vulgare* L. Subsp. *vulgare*) by shoot tip culture. *American Journal of Plant Sciences*. **13**(6): 833–855. <https://doi.org/10.4236/ajps.2022.136056> EDN: PMVOTC
- Blank D.E., Hübner S. de O., Alves G.H., Cardoso C.A.L., Freitag R.A., Cleff M.B. (2019) Chemical composition and antiviral effect of extracts of *Origanum vulgare*. *Advances in Bioscience and Biotechnology*. **10**(7): 188–196. <https://doi.org/10.4236/abb.2019.107014>
- Camacho H.J.C., Zambrano C.A.C., Rodríguez L.G. (2018) Evaluation of the *in vitro* growth of the culture of oregano (*Origanum vulgare*) from organogenesis's technology. *Respuestas*. **23**(2): 36–42.
- Fokina A., Denysiuk K., Satarova T. (2020) *Origanum vulgare* L. cuttings rhizogenesis in microclonal reproduction *in vitro*. *Innovative Biosystems and Bioengineering*. **4**(1): 51–63. <https://doi.org/10.20535/ibb.2020.4.1.192191> EDN: FXURSG
- Hussein Y., Amin G., Hashem E., Youssef K. (2014) *In vitro* cultivation of Marjoram (*Origanum majorana* L.) under influence of 2,4-D (2,4-Dichlorophenoxy acetic acid) as herbicide. *Life Science Journal*. **11**(2): 249–257. <https://doi.org/10.7537/marslsj110214.34>
- Leelavathi D., Kuppan N. (2013) Callus induction and regeneration of multiple shoots from *in vitro* apical bud explant of *Origanum vulgare*. An important medicinal plant. *International journal of research in pharmacy and chemistry*. **3**(4): 898–903.
- Murashige T., Skoog F. (1962) A revised medium for rapid growth and bio assays with tobacco tissue cultures. *Physiologia Plantarum*. **15**(3): 473–497. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1962.tb08052.x>
- Myagkikh E., Babanina S., Mishnev A., Radchenko L., Pashtetskiy V., Nevkrytaya N., Loretts O. (2021) Ecological adaptability of some cultivars and breeding samples of *Origanum vulgare* L. *Agronomy*. **12**(1): 16. <https://doi.org/10.3390/agronomy12010016> EDN: DHPZFA
- Rai M.K. (2021) Somaclonal variation in improvement of agricultural crops: recent progress. In: Kumar S.D., Kumar T.A., Kumar P. (eds.) *Agricultural Biotechnology: Latest Research and Trends*. Springer Nature Singapore. Singapore: 129–146. https://doi.org/10.1007/978-981-16-2339-4_6
- Sandhya D., Jogam P., Rohela G.K., Sura S.P., Vadluri R., Shekhawat M.S., Abbagani S. (2025) Efficient *in vitro* regeneration through leaf-derived callus in *Origanum majorana* (L.): a

multipurpose medicinal plant. *Vegetos.* <https://doi.org/10.1007/s42535-025-01556-9>
EDN: [SJPHLE](https://www.elibrary.ru/iyetir)

Sarmah D. (2017) Somaclonal variation and its' application in ornamentals plants. *International Journal of Pure & Applied Bioscience.* 5(2): 396–406. <https://doi.org/10.18782/2320-7051.2762>

Sarropoulou V., Maloupa E., Grigoriadou K. (2022) *In vitro* direct organogenesis of the Cretan dittany (*Origanum dictamnus* L.), an important threatened Greek endemic species. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca.* 50(2): 12715. <https://doi.org/10.15835/nbha50212715> EDN: [YUTKAW](https://www.elibrary.ru/iyetir)

Цитировать как

Якимова О.В., Егорова Н.А. (2026) Оптимизация состава питательной среды для индукции морфогенеза из каллусов *Origanum vulgare* L. *Экобиотех.* 9(2): 174-187. DOI: <http://doi.org/10.31163/2618-964X/2026-14>
EDN: <https://www.elibrary.ru/iyetir>

Сведения об авторах

Якимова Ольга Валерьевна, к.б.н., Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Крыма, Симферополь, Россия. E-mail: olyakimova@yandex.ru. SPIN: 4269-4580, ResearcherID: №-4659-4580, ORCID: 0000-0003-1586-498x, ScopusID: 57212529937.

Егорова Наталья Алексеевна, д.б.н., ФГБУН «Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Крыма», Симферополь, Россия. E-mail: yegorova.na@mail.ru. SPIN: 5825-2460, ResearcherID: P-6508-2018, ORCID: 0000-0002-5455-3044, ScopusID: 57209739894.

Cited as

Yakimova O.V., Yegorova N.A. (2026) Optimization of nutrient medium composition for inducing morphogenesis from callus cultures of *Origanum vulgare* L. *Ecobiotech.* 9(2): 174-187. DOI: <http://doi.org/10.31163/2618-964X/2026-14> EDN: <https://www.elibrary.ru/iyetir>

Information About the Authors

Yakimova Olga Valerievna, PhD in Biology, Research Institute of Agriculture of Crimea, Simferopol, Russia. E-mail: olyakimova@yandex.ru. SPIN: 4269-4580, ResearcherID: №-4659-4580, ORCID: 0000-0003-1586-498x, ScopusID: 57212529937.

Yegorova Natalia Alekseevna, Doctor of Biological Sciences, Federal State Budgetary Scientific Institution "Research Institute of Agriculture of Crimea", Simferopol, Russia. E-mail: yegorova.na@mail.ru. SPIN: 5825-2460, ResearcherID: P-6508-2018, ORCID: 0000-0002-5455-3044, ScopusID: 57209739894.



ОСОБЕННОСТИ ДЕСТРУКЦИИ ТРИ- И ПЕНТАХЛОРБИФЕНИЛОВ И ИХ ГИДРОКСИПРОИЗВОДНЫХ ШТАММОМ *Rhodococcus opacus* KT112-7

Егорова Д.О.^{1*}, Горбунова Т.И.²¹ Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО
РАН – филиал ПФИЦ УрО РАН, Пермь, Россия² Институт органического синтеза им И.Я. Постовского
УрО РАН, Екатеринбург, Россия*E-mail: daryao@rambler.ru

FEATURES OF THE DESTRUCTION OF TRI- AND PENTACHLOROBIPHENYLS AND THEIR HYDROXY DERIVATIVES BY THE *Rhodococcus opacus* STRAIN KT112-7

Egorova D.O.^{1*}, Gorbunova T.I.²¹ Institute of ecology and genetics of microorganisms
UB RAS, Perm, Russia² I.Ya. Postovskii Institute of Organic Synthesis UB RAS,
Yekaterinburg, Russia*E-mail: daryao@rambler.ru

Аннотация

Исследование направлено на установление периодов исчерпывающего биоразложения полихлорбифенилов и их гидроксипроизводных под действием аэробного штамма *Rhodococcus opacus* KT112-7. В качестве модельных соединений использованы 2,4,5-трихлорбифенил, 2,4,5,2',5'-пентахлорбифенил и синтезированные из них смеси гидроксипроизводных. Установлено, что с увеличением числа атомов хлора в исходных полихлорбифенилах время биодegradации хлораренов увеличивается: с 3 сут для 2,4,5-трихлорбифенила до 14 сут для 2,4,5,2',5'-пентахлорбифенила. Для гидроксипроизводных установлен одинаковый период биоокисления – 10 сут, но скорость убыли исходных соединений на 1, 3 и 7 сут была выше в случае более хлорированных субстратов на основе 2,4,5,2',5'-пентахлорбифенила. Представлены возможные причины различного поведения биоразлагаемых соединений с позиций их химического строения и конкурирующего действия ферментов класса оксигеназ штамма *Rhodococcus opacus* KT112-7.

Ключевые слова:

Rhodococcus, деструкция, полихлорбифенилы, гидроксипроизводные, химическая модификация

Поступила в редакцию: 21.04.2026

Принято в печать: 20.05.2026

Abstract

The study aimed to establish the periods of exhaustive polychlorobiphenyl and hydroxy derivative biodegradation under influence of the aerobic strain *Rhodococcus opacus* KT112-7. 2,4,5-Trichlorobiphenyl, 2,4,5,2',5'-pentachlorobiphenyl, and mixtures of hydroxy derivatives, synthesized from them, were used as model compounds. The biodegradation time of chloroarenes increases with an increase in the number of chlorine atoms in the original polychlorobiphenyls: from 3 days for 2,4,5-trichlorobiphenyl to 14 days for 2,4,5,2',5'-pentachlorobiphenyl. The same biooxidation period of 10 days was established for the hydroxy derivatives, but the rate of loss of the parent compounds on days 1, 3, and 7 was higher for the more chlorinated substrates based on 2,4,5,2',5'-pentachlorobiphenyl. Possible reasons for the different behavior of the biodegradable compounds are presented in terms of their chemical structure and the competing action of the oxygenase enzymes of the *Rhodococcus opacus* KT112-7 strain.

Keywords:

Rhodococcus, destruction, polychlorobiphenyls, hydroxy derivatives, chemical modification

Received: 21.04.2026

Accepted: 20.05.2026

Цитировать | Cite as

DOI: <http://doi.org/10.31163/2618-964X/2026-15> EDN: <https://www.elibrary.ru/ktzvtc>

ВВЕДЕНИЕ

Масштабное поступление в окружающую среду полихлорбифенилов (ПХБ), относящихся к стойким органическим загрязнителям (СОЗ) и ранее широко использовавшихся в качестве диэлектриков, связано как с производственной деятельностью человека (испарение из трансформаторов, конденсаторов, сжигание промышленных и бытовых отходов), так и с халатными действиями отдельных лиц и предприятий (возгорание промышленного оборудования, вывоз на свалки, утечки с другими отходами) [Zanaveskin, Aver'yanov 1998]. По данным за период

1930–1970 г.г. эксплуатации ПХБ, произведенных в количестве более 1 млн т, 354 000 т этих ксенобиотиков попало в окружающую среду и распределилось в ней следующим образом: 27 000 т оказались в воздухе, 54 000 т – в воде и 270 000 т – на свалках [Lin *et al.* 1995].

Известно, что большинство органических ксенобиотиков в таких условиях окружающей среды как повышенная температура, обильные осадки и высокая турбулентность воздушных масс претерпевают структурную деградацию до менее опасных или неопасных соединений [de Boer *et al.* 2023]. Однако для ПХБ это устоявшееся мнение не применимо из-за физико-химических свойств этих хлораренов: высокой гидрофобности [Dunnivant, Elzerman 1988; Huang, Hong 2002; van Noort 2004; Rabodonirina *et al.* 2015], длительных периодов полураспада, измеряющихся десятками лет [Sinkkonen, Paasivirta 2000; Reddy *et al.* 2019; Mastin *et al.* 2022], термической, химической и фотолитической инертностью [Zanaveskin *et al.* 1996; Zanaveskin, Aver'yanov 1998; Gorbunova *et al.* 2010, 2023; Langford *et al.* 2011; Huang *et al.* 2013]. Совокупность данных свойств обуславливает устойчивость ПХБ к воздействию абиотических факторов и, как следствие, их длительному пребыванию в окружающей среде в неизменном виде.

Наиболее эффективным природным инструментом очистки объектов окружающей среды являются бактериальные штаммы, сформировавшиеся в биотах и способные осуществлять обезвреживание (уничтожение) ПХБ-загрязнителей [Chun *et al.* 2013; Gomes *et al.* 2013; Samadi *et al.* 2021; Hassan *et al.* 2023; Zhou *et al.* 2023]. На степень очистки зачастую могут влиять первичные метаболиты, образующиеся на начальных этапах разложения. Одними из первичных метаболитов ПХБ являются их гидроксипроизводные (НО-ПХБ), формирующиеся под действием фермента бифенил-2,3-диоксигеназы (BphA) аэробных бактерий [Xing *et al.* 2020; Khalid *et al.* 2021; Hassan *et al.* 2023; Kumari, Das 2023].

Исходные ПХБ являются опасными для растений, животных и человека и могут вызывать ряд тяжелых заболеваний (канцерогенез, гепатоз, мутагенез *и др.*), а их токсичность с увеличением числа атомов хлора увеличивается [Zanaveskin, Aver'yanov 1998]. Для НО-ПХБ строгая зависимость токсичности от строения соединения к настоящему времени не установлена, но известно, что ряд гидроксильированных производных является более токсичным, чем их хлорированные предшественники [Ptak *et al.* 2005; Sadeghi-Aliabadi *et al.* 2007; Ludewig *et al.* 2008; Kamata *et al.* 2009; Takeuchi *et al.* 2011; Tehrani *et al.* 2012; Chenchen *et al.* 2023]. Токсичность НО-ПХБ может негативно сказываться на деградативном потенциале бактериальных штаммов, полностью блокируя инициацию процесса биораспада НО-ПХБ или рост клеток, вплоть до их гибели, несмотря на дополнительно введенный ростовой ко субстрат [Tehrani *et al.* 2012].

Выявление зависимости между строением НО-ПХБ, спонтанно образующихся в природе [Sun *et al.* 2016, 2018], и биодеградативным потенциалом аэробных бактерий, перспективных для создания биоремедиационных препаратов [Назаров *и др.* 2023], является актуальной задачей. Цель настоящего исследования - установить влияния особенностей строения конгенов ПХБ и синтезированных из них НО-ПХБ на степень биораспада под действием аэробного штамма *Rhodococcus opacus* KT112-7.

В РФ традиционно использовавшимися ранее были технические смеси ПХБ марок Трихлорбифенил и Совол. Именно эти смеси ПХБ сегодня находятся на территории РФ в качестве загрязнителей. Для первой смеси ПХБ характерно преобладание в ней трихлорбифенилов (47.7%), а для второй – пентахлорбифенилов (51.5%) [Горбунова *и др.* 2018]. В связи с этими особенностями объектами исследования в настоящей работе являются 2,4,5-трихлорбифенил (ПХБ 29), 2,4,5,2',5'-пентахлорбифенил (ПХБ 101), а также их гидроксипроизводные НО-ПХБ 29 и НО-ПХБ 101 соответственно. Номера индивидуальным конгенам ПХБ присвоены в соответствии с действующей номенклатурой [Mills III *et al.* 2007].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Бактериальный штамм. Штамм *Rhodococcus opacus* KT112-7 (ВКМ Ас-2623D) выделен из почв, длительное время загрязненных соединениями группы СОЗ, и обладает высоким

биодegradативным потенциалом по отношению к ароматическим соединениям [Egorova et al. 2020, 2025].

ПХБ и НО-ПХБ. ПХБ 29, ПХБ 101 синтезированы по реакции Гомберга-Бахмана-Хея [Mullins et al. 1984], а НО-ПХБ 29, НО-ПХБ 101 – по известной методике в условиях реакции нуклеофильного замещения (S_NAr) взаимодействием ПХБ 29, ПХБ 101 с КОН в среде 2-аминоэтанола [Горбунова и др. 2019]. Продукты НО-ПХБ 29 и НО-ПХБ 101 представляют собой вязкие многокомпонентные смеси, состав которых представлен в таблице 1.

Таблица 1. Состав смесей НО-ПХБ 29 и НО-ПХБ 101 по результатам ГХ-МС и ГХ-ПИД

Table 1. Composition of mixtures of HO-PCB 29 and HO-PCB 101 according to the results of GC-MS and GC-FID

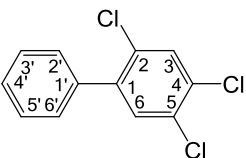
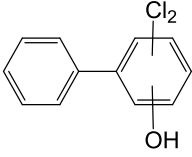
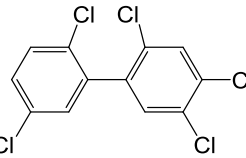
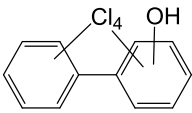
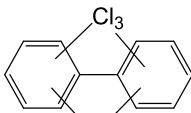
Исходный конгенер ПХБ	Формулы и состав смесей НО-ПХБ 29 и НО-ПХБ 101, % (количество изомеров)	
	моногидроксипроизводные	дигидроксипроизводные
ПХБ 29 	 100 (3)	-
ПХБ 101 	 94.8 (3)	 5.2 (3)

Схема эксперимента по деструкции ПХБ/НО-ПХБ. Культуру штамма *R. oracus* KT112-7, предварительно выращенную в среде К1 ($K_2HPO_4 \times 3H_2O$ – 3.2 г/л, $NaH_2PO_4 \times 2H_2O$ – 0.4 г/л, $(NH_4)_2SO_4$ – 0.5 г/л, $MgSO_4 \times 7H_2O$ – 0.15 г/л, $Ca(NO_3)_2$ – 0.01 г/л) с внесением бифенила в качестве источника углерода, осаждали методом центрифугирования с последующим разведением осадка средой К1 до плотности культуры 1.5 о.е. при 600 нм (BioSpec mini, Shimadzu, Япония) и помещали 1.5 мл суспензии в стеклянные флаконы с тефлоновыми крышками объемом 5 мл (Sigma-Aldrich, Германия). Субстрат (ПХБ 29, ПХБ 101, НО-ПХБ 29, НО-ПХБ101) вносили в ацетоновом растворе до конечной концентрации 50 мг/л. Количество флаконов для каждого субстрата рассчитывали исходя из пропорции 5 флаконов на каждую точку пробоотбора. Флаконы с культурой культивировали на при +25°C, 120 об/мин (Environmental Shaker-Incubator ES 20/60, BioSan, Латвия), 14 сут. Образцы для анализа отбирали на 0, 1, 3, 7, 10 и 14 сут.

Анализ количества субстрата. Для определения количества субстрата проводили экстракцию из всего объема флакона, для чего во флакон вносили смесь конц H_2SO_4 : 12.5%-ный додецил сульфат натрия : гексан (1:10:25). Экстракцию производили в режиме встряхивания (200 об/мин) при 30°C, 120 мин. Содержимое флаконов переносили в центрифужные пробирки и центрифугировали (Mini Spin, Eppendorf, Германия) 3 мин при 11000 об/мин для лучшего разделения фаз. Для анализа отбирали гексановую фазу и обезвоживали ее внесением безводного сульфата натрия. Анализ производили на газовом хроматографе GC6890N (Agilent Technology, США) с кварцевой капиллярной колонкой HP-5MS (длина 30 м, диаметр 0,25 мм) и с масс-селективным детектором MSD5973N (Agilent Technology, США). Режим программирования температуры при проведении анализа согласно [Hernandez et al. 1997]. Идентификацию соединений осуществляли на основе значений масс-спектров согласно базе данных NIST. Количественную оценку проводили с использованием метода внутренней нормализации. Количество исходных соединений оценивали на основании площадей пиков, полученных при хроматографировании.

Анализ продуктов деструкции. Для выявления основных продуктов биодеструкции исходных соединений содержимое флакона переносили в центрифужную пробирку и центрифугировали при 15000 об/мин 5 мин (Mini Spin, Eppendorf, Германия). Для дальнейшего анализа отбирали надосадочную жидкость. Образование продукта *мета*-расщепления ароматического кольца фиксировали методом спектрофотометрии при сканировании образца в диапазоне волн от 390 нм до 440 нм (BioSpec mini, Shimadzu, Япония). Анализ хлор/гидроксибензойных кислот проводили методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (хроматограф LC-20AD Prominans, Shimadzu, Япония) в системе ацетонитрил – 0.1%-ная H_3PO_4 (70:30). Идентификацию осуществляли на основании сравнения со стандартными соединениями. Наличие ионов хлора в культуральной жидкости определяли методом качественной реакции ионов хлора с азотнокислым серебром и измерением оптической плотности полученной суспензии при длине волны 450 нм (BioSpec mini, Shimadzu, Япония). Количество оценивали на основании калибровочного графика [Резников и др. 1970].

Анализ путей деструкции. Наиболее вероятные пути окисления ПХБ и НО-ПХБ предложены на основании экспериментальных данных и анализа генома штамма *R. opacus* KT112-7 с использованием международных баз KEGG (<http://www.genome.jp>) и GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>).

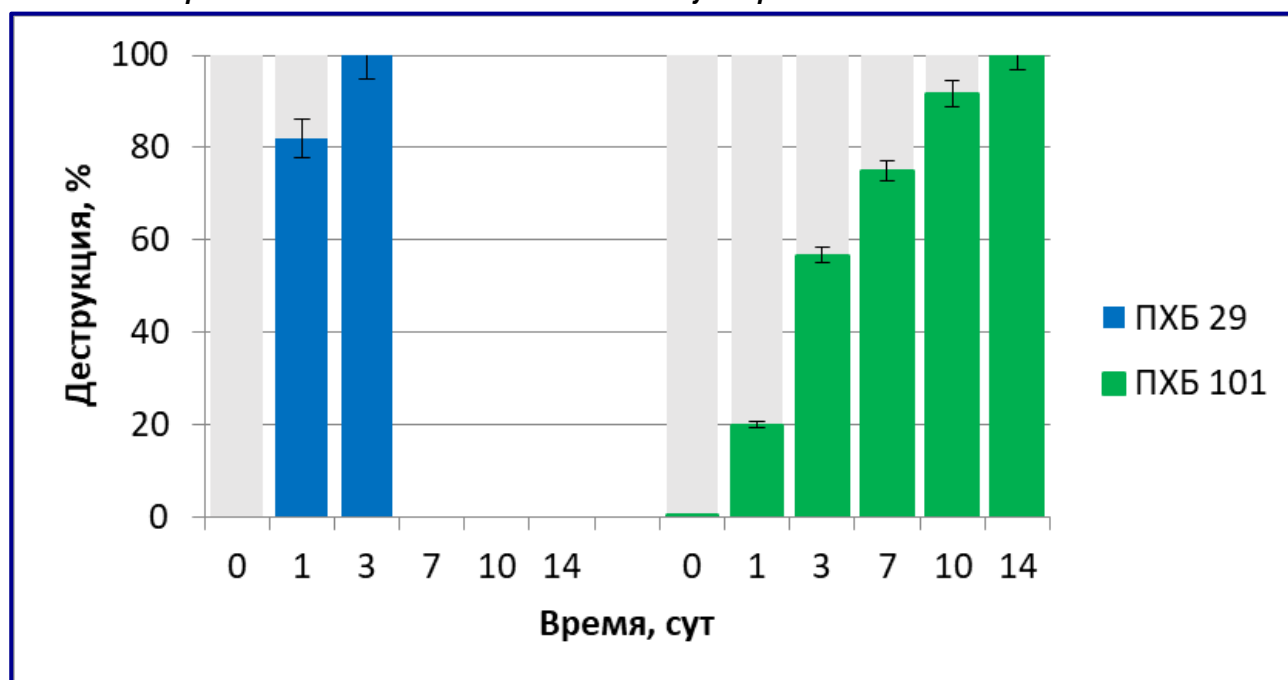
Статистический анализ проводили с использованием программного пакета MS Excel с дополнительными надстройками «Анализ данных» и «Kutools».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Многолетние исследования процессов аэробной бактериальной трансформации ПХБ показали, что окисление молекулы ПХБ предпочтительнее происходит по ароматическому кольцу, свободному от заместителей, либо по кольцу, в котором есть два незамещенных вицинальных атома углерода [Gorbunova et al. 2024]. Используемые в настоящей работе конгенеры ПХБ 29 и ПХБ 101 имеют одинаковое расположение заместителей в одном из колец молекулы (положения 2, 4, 5), при этом у ПХБ 29 второе кольцо не несет заместителей, а у ПХБ 101 во втором кольце атомы хлора располагаются в 2' и 5' положениях (табл. 1). Установлено, что аэробный бактериальный штамм *R. opacus* KT112-7 осуществляет разложение ПХБ 29 за 3 сут, а ПХБ 101 за 14 сут (рис. 1).

Рисунок 1. Деструкция конгенов ПХБ штаммом *R. opacus* KT112-7

Figure 1. Degradation of PCB congeners by *R. opacus* strain KT112-7



Анализ метаболитов показал, что при разложении ПХБ 29 и ПХБ 101 в среде аккумулируется 2,4,5-трихлорбензойная кислота. Свободные ионы хлора в культуральной жидкости были зафиксированы только в случае биодеструкции ПХБ 101 в количестве 27.1% от максимально возможного при полном разложении внесенного субстрата. Накопления детектируемых количеств продукта *meta*-расщепления ароматического кольца ПХБ 29 и ПХБ 101 не зафиксированы.

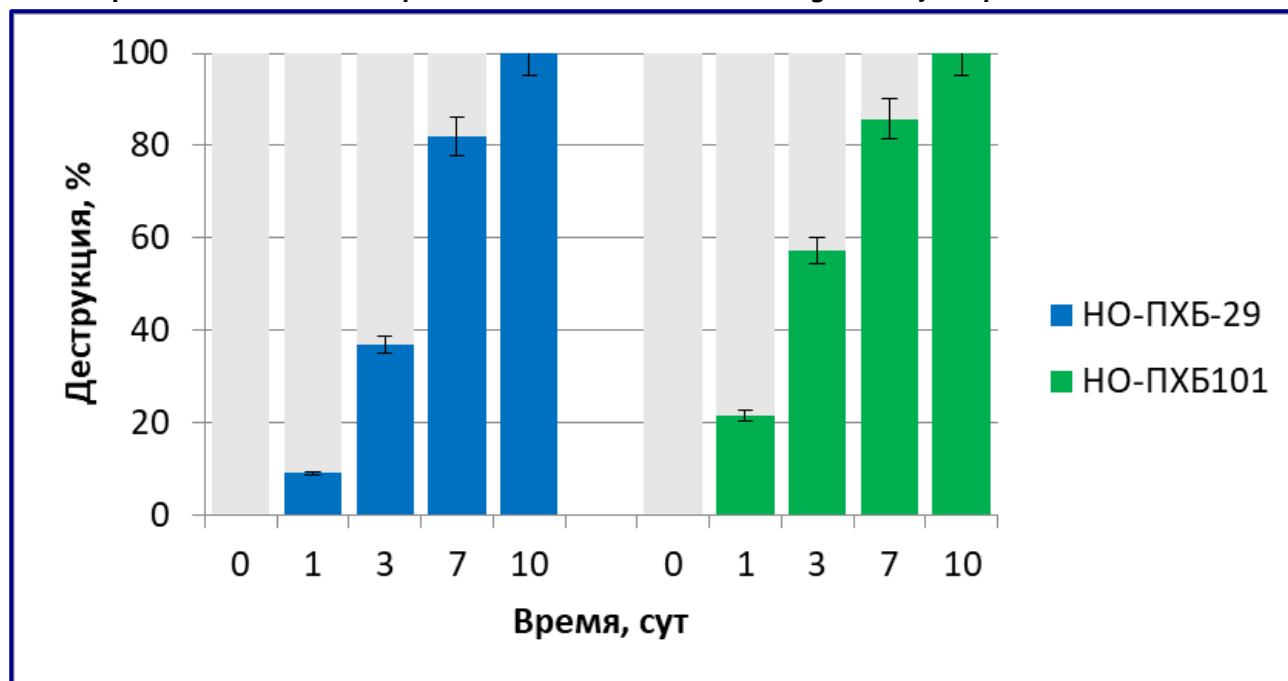
Полученные результаты позволяют предположить, что биодеструкция данных конгенов осуществляется штаммом *R. oracus* KT112-7 по классическому пути аэробной бактериальной деструкции бифенила [Xing *et al.* 2020; Khalid *et al.* 2021; Kumari, Das 2023]. При этом бифенил-2,3-диоксигеназа (BphA) штамма *R. oracus* KT112-7 предпочитательнее атакует незамещенное кольцо молекулы ПХБ 29, очевидно, образуя классический *cis*-2,3-дигидрокси-2,3-дигидробифенил (диол). Появление заместителей в 2' и 5' положениях второго ароматического цикла в случае ПХБ 101 приводит к отсутствию двух свободных вицинальных углеродных атомов, что затрудняет взаимодействие хлорарена с ферментом BphA. Аналогичный вывод можно сделать относительно тризамещенного кольца в ПХБ 101.

Ранее показано, что штамм *R. oracus* KT112-7 несет гены классической бифенил-2,3-диоксигеназы, характеризующейся высоким уровнем сходства с бифенил-2,3-диоксигеназой штамма-деструктора ПХБ *Rhodococcus jostii* RHA1, окисляющей вицинальные атомы углерода в молекуле ПХБ в 2 и 3 положениях [Egorova *et al.* 2025]. Таким образом, различие в скорости деструкции ПХБ 29 и ПХБ 101 штаммом *R. oracus* KT112-7 обусловлено различиями в строении молекул данных конгенов.

Не смотря на инертность ПХБ к физическому и химическому воздействию, длительное присутствие в окружающей среде приводит к их трансформации как под действием абиотических, так и под действием биотических факторов. Результатом такого воздействия является образование и накопление в природных средах НО-ПХБ [Sun *et al.* 2016, 2018]. Для моделирования процессов бактериальной деструкции НО-ПХБ в настоящем исследовании были использованы смеси НО-ПХБ 29 и НО-ПХБ 101 (табл. 1). Установлено, что штамм *R. oracus* KT112-7 осуществляет 100%-ную деструкцию данных смесей за 10 сут (рис. 2).

Рисунок 2. Деструкция гидрокси-производных конгенов ПХБ штаммом *R. oracus* KT112-7

Figure 2. Degradation of hydroxy derivatives of PCB congeners by *R. oracus* strain KT112-7



В результате ВЭЖХ-анализа установлено, что при разложении смеси НО-ПХБ 29 в среде культивирования детектируются моногидрокси-дихлорбензойные кислоты, при этом не выявлено

присутствие продуктов *meta*-расщепления НО-ПХБ 29 и свободных ионов хлора. Полученные данные позволяют предположить, что деструкция НО-ПХБ 29 штаммом *R. opacus* KT112-7 протекает также по классическому бифенильному пути с окислением незамещенного кольца. Существенное увеличение времени деструкции может быть обусловлено токсичностью моногидроксилированных бифенилов. В работе [Bhalla et al. 2016] показано, что особую токсичность проявляют дихлорированные моногидроксибифенилы, у которых НО-группа расположена у 2 или 4 атома углерода. В смеси НО-ПХБ 29 могут присутствовать соединения с подобным расположением НО-группы (табл. 1). В отсутствие стандартных образцов для анализа методом ГХ-МС установить индексы локантов для НО-ПХБ после их синтеза не представляется возможным.

При анализе метаболитов, образующихся при биодеструкции смеси НО-ПХБ 101, выявлено присутствие продукта *meta*-расщепления, характеризующегося максимальным поглощением при длине волны 417 нм, ионов хлора (43.7% от максимально возможного), моногидроксидихлорбензойных кислот, а также зарегистрированы незначительные количества 2,5-дигидроксибензойной кислоты. Кроме того, на ВЭЖХ-хроматограммах присутствуют дополнительные пики, которые могут свидетельствовать о наличии в среде дигидроксимонохлорированных бензойных кислот. Однако, так как в исследовании не были использованы в качестве контрольных соединений вещества с подобной структурой молекулы, мы можем лишь предположить их присутствие.

На примере смеси НО-ПХБ 29 показано, что появление НО-группы приводит к снижению скорости биодеструкции. Однако сравнение периода 100%-ной деструкции ПХБ 101 и НО-ПХБ 101 свидетельствует об обратной закономерности. Данное явление может быть обусловлено несколькими факторами. Вероятно, в составе смеси НО-ПХБ 101 присутствует соединение, в котором две НО-группы расположены в одном кольце в 3' и 4' положениях. Известно, что штамм *R. opacus* KT112-7 несет гены, кодирующие три фермента бифенил-диол-диоксигеназ [Egorova et al. 2025]. Данный фермент может вступать в реакцию с дигидроксилированным трихлорбифенилом в случае расположения НО-групп у соседних углеродных атомов, тем самым ускоряя процесс деструкции смеси в целом. Кроме того, так как мы не выявили среди метаболитов трихлорированных бензойных кислот, но обнаружили 2,5-дигидроксибензойную кислоту, можно предположить, что бифенил-диоксигеназа штамма *R. opacus* KT112-7 способна окислять трихлорированное кольцо молекулы НО-ПХБ 101 в случае, если НО-группа располагается в дизамещенном кольце. Присутствие среди метаболитов моногидроксидихлорбензойных кислот свидетельствует об окислении дихлорированного кольца молекулы НО-ПХБ 101, как и в случае исходного ПХБ 101. Ранее в результате моделирования бифенил-диоксигеназы штамма *R. opacus* KT112-7 было показано, что при взаимодействии с моногидроксибифенилами, наилучшее сродство фермента и субстрата характерно для 3- и 4-гидроксибифенилов [Egorova et al. 2025]. Так как в смеси НО-ПХБ 101 вероятно присутствие соединений с таким же расположением НО-группы, можно предположить, что бифенил-диоксигеназа успешно осуществляет их диоксигенирование.

В ряде работ показано, что в аэробном бактериальном окислении ПХБ и их НО-ПХБ могут принимать участие ферменты класса монооксигеназ рамках [Kanteev et al. 2015; Luo et al. 2016; Perruchon et al. 2017; Goto et al. 2018; Sun et al. 2018; Paul et al. 2021]. При взаимодействии ПХБ с монооксигеназами образуются моногидроксилированные ПХБ, тогда как в случае, если монооксигеназы окисляют моногидроксибифенилы, результатом взаимодействия являются дигидроксилированные хлорбифенилы, которые далее могут разрушиться ферментами основного бифенильного пути. Анализ генома штамма *R. opacus* KT112-7 (GenBank Accession: PRJNA603644 ID: 603644) показал наличие в хромосоме штамма 57 генов флавиновых монооксигеназ, а на плазмиде pRHWK1 – 4 гена флавиновых монооксигеназ. В настоящего исследования не представляется возможным установить, какие из выявленных генов кодируют ферменты, участвующие в окислении НО-ПХБ, однако наличие данных генов позволяет предполагать, что у штамма *R. opacus* KT112-7 в разложении НО-ПХБ принимают участие не только ферменты класса диоксигеназ, но и представители класса монооксигеназ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании представленных результатов можно заключить, что бактериальный аэробный штамм *R. oracus* KT112-7 способен к биодеструкции ПХБ и их первичных метаболитов НО-ПХБ и обладает мощным биодеградативным потенциалом. На скорость биораспада хлорорганических СОЗ и вторичных поллютантов огромное влияние оказывает их структурное строение. На примере конгенеров ПХБ 29 и ПХБ 101 установлено, что с увеличением количества атомов хлора в бифенильном каркасе время биодеградации увеличивается: для ПХБ 29 оно составило 3 сут, а для ПХБ 101 – 14 сут. Для вторичных поллютантов НО-ПХБ 29 и НО-ПХБ 101 зарегистрирован одинаковый период исчерпывающего биоокисления – 10 сут. Несмотря на большее содержание атомов хлора в смеси НО-ПХБ 101 скорость ее распада за 1, 3 и 7 сут была выше, чем в случае смеси НО-ПХБ 29, что может объясняться рядом факторов: большей токсичностью производных в смеси НО-ПХБ 29 по сравнению с компонентами смеси НО-ПХБ 101 и конкурирующим действием ферментов классов моно- и диоксигеназ штамма *R. oracus* KT112-7, связанным с доступностью активных сайтов в биоразлагаемых соединениях.

ФИНАНСОВАЯ ПОДДЕРЖКА

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства образования и науки РФ № 124020500028-4 «Биоразнообразие микроорганизмов антропогенно загрязненных экосистем и функционально-генетические механизмы их адаптации к стрессовым условиям окружающей среды» (биологическая часть) и № 124020500047-5 «Разработка подходов к полифтор(хлор)содержащим (гет)аренам в вещества прикладного назначения» (синтетическая часть).

Конфликт интересов | Conflicts of Interest

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов. The authors declare no conflict of interest.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Горбунова Т.И., Первова М.Г., Салоутин В.И., Чупахин О.Н. (2018) Химическая функционализация полихлорированных бифенилов: новые достижения. Издательство Уральского федерального университета. Екатеринбург: 727. EDN: [PXVULW](#)
- Горбунова Т.И., Первова М.Г., Салоутин В.И., Чупахин О.Н. (2019) Реагентная подготовка полихлорбифенилов к уничтожению. *Журнал прикладной химии*. **92**(7): 947–952. <https://doi.org/10.1134/S004446181907017X> EDN: [NXTSVK](#)
- Назаров А.М., Туктарова И.О., Давлетшин Т.К., Четвериков С.П. (2023) Получение и исследование эффективности комплексного биопрепарата на основе штамма бактерий *Rhodococcus* sp. Н33, гуматов и лигносульфонатов для очистки нефтезагрязненных земель. *Нефтегазовое дело*. **21**(6): 310–321. <https://doi.org/10.17122/ngdelo-2023-6-310-321> EDN: [OHBUOH](#)
- Резников А.А., Муликовская Е.П., Соколов И.Ю. (1970) Методы анализа природных вод. Недра. Москва: 488.
- Bhalla R., Tehrani R., Van Aken B. (2016) Toxicity of hydroxylated polychlorinated biphenyls (HO-PCBs) using the bioluminescent assay Microtox®. *Ecotoxicology*. **25**(7): 1438–1444. <https://doi.org/10.1007/s10646-016-1693-z> EDN: [KJONON](#)
- Chenchen H., Keqi H., Yanhong Z., Yiye J., Yankuan T., Xiaojun L., Bixian M. (2023) *In vitro* hepatic metabolism of polychlorinated biphenyls with different chlorine-substituted structures in rats and humans: Kinetics, metabolism, and potential nuclear receptor affinities. *Science of The Total Environment*. **864**: 161043. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.161043> EDN: [CYFFAP](#)
- Chun C.L., Payne R.B., Sowers K.R., May H.D. (2013) Electrical stimulation of microbial PCB degradation in sediment. *Water Research*. **47**(1): 141–152. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2012.09.038>
- de Boer J., van Dijk R., Abalos M., Abad E. (2023) Persistent organic pollutants in air from Asia, Africa, Latin America, and the Pacific. *Chemosphere*. **324**: 138271. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2023.138271> EDN: [XEYSUO](#)

- Dunnivant F.M., Elzerman A.W. (1988) Aqueous solubility and Henry's law constant data for PCB congeners for evaluation of quantitative structure-property relationships (QSPRs). *Chemosphere*. **17**(3): 525–541. [https://doi.org/10.1016/0045-6535\(88\)90028-8](https://doi.org/10.1016/0045-6535(88)90028-8)
- Egorova D., Olsson B., Kir'yanova T., Plotnikova E. (2025) An Assessment of the Degradation Potential and Genomic Insights Towards Hydroxylated Biphenyls by *Rhodococcus opacus* Strain KT112-7. *Current Genomics*. **26**(5): 341–358. <https://doi.org/10.2174/0113892029319746240812051356> EDN: YDSHKS
- Egorova D.O., Gorbunova T.I., Pervova M.G., Kir'yanova T.D., Demakov V.A., Saloutin V.I., Chupakhin O.N. (2020) Biodegradability of hydroxylated derivatives of commercial polychlorobiphenyls mixtures by *Rhodococcus*-strains. *Journal of Hazardous Materials*. **400**: 123328. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2020.123328> EDN: YAMJTU
- Gomes H.I., Dias-Ferreira C., Ribeiro A.B. (2013) Overview of *in situ* and *ex situ* remediation technologies for PCB-contaminated soils and sediments and obstacles for full-scale application. *Science of The Total Environment*. **445–446**: 237–260. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2012.11.098> EDN: RHYNZN
- Gorbunova T.I., Egorova D.O., Saloutin V.I., Chupakhin O.N. (2024) Aerobic bacterial degradation of polychlorinated biphenyls and their hydroxy and methoxy derivatives. *Russian Chemical Reviews*. **93**(11): RCR5138. <https://doi.org/10.59761/RCR5138> EDN: OPSNNG
- Gorbunova T.I., Saloutin V.I., Chupakhin O.N. (2010) Chemical methods of transformation of polychlorobiphenyls. *Russian Chemical Reviews*. **79**(6): 511–530. <https://doi.org/10.1070/RC2010v079n06ABEH004047> EDN: OBUEAF
- Gorbunova T.I., Saloutin V.I., Chupakhin O.N. (2023) Photolytic transformations of polychlorobiphenyls. *Russian Chemical Bulletin*. **72**(12): 2769–2790. <https://doi.org/10.1007/s11172-023-4086-5> EDN: HLCHZP
- Goto E., Haga Y., Kubo M., Itoh T., Kasai C., Shoji O., Yamamoto K., Matsumura C., Nakano T., Inui H. (2018) Metabolic enhancement of 2,3',4,4',5-pentachlorobiphenyl (CB118) using cytochrome P450 monooxygenase isolated from soil bacterium under the presence of perfluorocarboxylic acids (PFCAs) and the structural basis of its metabolism. *Chemosphere*. **210**: 376–383. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2018.07.026>
- Hassan A., Hamid F.S., Pariatamby A., Suhaimi N.S.M., Razali N.M. binti M., Ling K.N.H., Mohan P. (2023) Bioaugmentation-assisted bioremediation and biodegradation mechanisms for PCB in contaminated environments: A review on sustainable clean-up technologies. *Journal of Environmental Chemical Engineering*. **11**(3): 110055. <https://doi.org/10.1016/j.jece.2023.110055> EDN: NTHFRO
- Hernandez B.S., Koh S.-C., Chial M., Focht D.D. (1997) Terpene-utilizing isolates and their relevance to enhanced biotransformation of polychlorinated biphenyls in soil. *Biodegradation*. **8**(3): 153–158. <https://doi.org/10.1023/A:1008255218432> EDN: AJTPCI
- Huang L., Dong W., Hou H. (2013) Photochemical reaction of 2-chlorobiphenyl with N(III) ($\text{H}_2\text{ONO}^+/\text{HONO}/\text{NO}_2^-$) in acidic environment studied by using co-linear laser flash photolysis. *Journal of Photochemistry and Photobiology A: Chemistry*. **268**: 44–49. <https://doi.org/10.1016/j.jphotochem.2013.06.016> EDN: SSIWAH
- Huang Q., Hong C.-S. (2002) Aqueous solubilities of non-ortho and mono-ortho PCBs at four temperatures. *Water Research*. **36**(14): 3543–3552. [https://doi.org/10.1016/S0043-1354\(02\)00071-4](https://doi.org/10.1016/S0043-1354(02)00071-4) EDN: BAZPCL
- Kamata R., Shiraishi F., Nakajima D., Takigami H., Shiraishi H. (2009) Mono-hydroxylated polychlorinated biphenyls are potent aryl hydrocarbon receptor ligands in recombinant yeast cells. *Toxicology in Vitro*. **23**(4): 736–743. <https://doi.org/10.1016/j.tiv.2009.03.004> EDN: VOOCXF
- Kanteev M., Bregman-Cohen A., Deri B., Shahar A., Adir N., Fishman A. (2015) A crystal structure of 2-hydroxybiphenyl 3-monooxygenase with bound substrate provides insights into the enzymatic mechanism. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Proteins and Proteomics*. **1854**(12): 1906–1913. <https://doi.org/10.1016/j.bbapap.2015.08.002>
- Khalid F., Hashmi M.Z., Jamil N., Qadir A., Ali M.I. (2021) Microbial and enzymatic degradation of PCBs from e-waste-contaminated sites: a review. *Environmental Science and Pollution Research*. **28**(9): 10474–10487. <https://doi.org/10.1007/s11356-020-11996-2> EDN: VDFJGS
- Kumari S., Das S. (2023) Bacterial enzymatic degradation of recalcitrant organic pollutants: catabolic pathways and genetic regulations. *Environmental Science and Pollution Research*. **30**(33): 79676–79705. <https://doi.org/10.1007/s11356-023-28130-7> EDN: CJCJYY

- Langford C.H., Achari G., Izadifard M. (2011) Wavelength dependence of luminescence and quantum yield in dechlorination of PCBs. *Journal of Photochemistry and Photobiology A: Chemistry*. **222**(1): 40–46. <https://doi.org/10.1016/j.jphotochem.2011.04.028>
- Lin Y., Gupta G., Baker J. (1995) Photodegradation of polychlorinated biphenyl congeners using simulated sunlight and diethylamine. *Chemosphere*. **31**(5): 3323–3344. [https://doi.org/10.1016/0045-6535\(95\)00177-A](https://doi.org/10.1016/0045-6535(95)00177-A) EDN: AOYVHX
- Ludewig G., Lehmann L., Esch H., Robertson L.W. (2008) Metabolic activation of PCBs to carcinogens in vivo—A review. *Environmental Toxicology and Pharmacology*. **25**(2): 241–246. <https://doi.org/10.1016/j.etap.2007.10.029>
- Luo A., Wu Y.-R., Xu Y., Kan J., Qiao J., Liang L., Huang T., Hu Z. (2016) Characterization of a cytochrome P450 monooxygenase capable of high molecular weight PAHs oxidation from *Rhodococcus* sp. P14. *Process Biochemistry*. **51**(12): 2127–2133. <https://doi.org/10.1016/j.procbio.2016.07.024>
- Mastin J., Harner T., Schuster J.K., South L. (2022) A review of PCB-11 and other unintentionally produced PCB congeners in outdoor air. *Atmospheric Pollution Research*. **13**(4): 101364. <https://doi.org/10.1016/j.apr.2022.101364> EDN: YMWNEM
- Mills III S.A., Thal D.I., Barney J. (2007) A summary of the 209 PCB congener nomenclature. *Chemosphere*. **68**(9): 1603–1612. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2007.03.052> EDN: KIASFN
- Mullins M.D., Pochini C.M., McCrindle Shelia., Romkes Marjorie., Safe S.H., Safe L.M. (1984) High-resolution PCB analysis: synthesis and chromatographic properties of all 209 PCB congeners. *Environmental Science & Technology*. **18**(6): 468–476. <https://doi.org/10.1021/es00124a014>
- Paul C.E., Eggerichs D., Westphal A.H., Tischler D., van Berkel W.J.H. (2021) Flavoprotein monooxygenases: Versatile biocatalysts. *Biotechnology Advances*. **51**: 107712. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2021.107712> EDN: RWJPOT
- Perruchon C., Vasileiadis S., Rousidou C., Papadopoulou E.S., Tanou G., Samiotaki M., Garagounis C., Molassiotis A., Papadopoulou K.K., Karpouzas D.G. (2017) Metabolic pathway and cell adaptation mechanisms revealed through genomic, proteomic and transcription analysis of a *Sphingomonas haloaromaticamans* strain degrading ortho-phenylphenol. *Scientific Reports*. **7**(1): 6449. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-06727-6> EDN: YFOSPC
- Ptak A., Ludewig G., Lehmler H.-J., Wójtowicz A.K., Robertson L.W., Gregoraszczyk E.L. (2005) Comparison of the actions of 4-chlorobiphenyl and its hydroxylated metabolites on estradiol secretion by ovarian follicles in primary cells in culture. *Reproductive Toxicology*. **20**(1): 57–64. <https://doi.org/10.1016/j.reprotox.2004.12.003>
- Rabodonirina S., Net S., Ouddane B., Merhaby D., Dumoulin D., Popescu T., Ravelonandro P. (2015) Distribution of persistent organic pollutants (PAHs, Me-PAHs, PCBs) in dissolved, particulate and sedimentary phases in freshwater systems. *Environmental Pollution*. **206**: 38–48. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2015.06.023> EDN: XLEOOL
- Reddy A.V.B., Moniruzzaman M., Aminabhavi T.M. (2019) Polychlorinated biphenyls (PCBs) in the environment: Recent updates on sampling, pretreatment, cleanup technologies and their analysis. *Chemical Engineering Journal*. **358**: 1186–1207. <https://doi.org/10.1016/j.cej.2018.09.205> EDN: WWVSZO
- Sadeghi-Aliabadi H., Chan K., Lehmler H.-J., Robertson L.W., O'Brien P.J. (2007) Molecular cytotoxic mechanisms of catecholic polychlorinated biphenyl metabolites in isolated rat hepatocytes. *Chemico-Biological Interactions*. **167**(3): 184–192. <https://doi.org/10.1016/j.cbi.2007.02.011>
- Samadi A., Pour A.K., Jamieson R. (2021) Development of remediation technologies for organic contaminants informed by QSAR/QSPR models. *Environmental Advances*. **5**: 100112. <https://doi.org/10.1016/j.envadv.2021.100112> EDN: VAQVHD
- Sinkkonen S., Paasivirta J. (2000) Degradation half-life times of PCDDs, PCDFs and PCBs for environmental fate modeling. *Chemosphere*. **40**(9–11): 943–949. [https://doi.org/10.1016/S0045-6535\(99\)00337-9](https://doi.org/10.1016/S0045-6535(99)00337-9) EDN: AEMDWN
- Sun J., Pan L., Zhu L. (2018) Formation of hydroxylated and methoxylated polychlorinated biphenyls by *Bacillus subtilis*: New insights into microbial metabolism. *Science of The Total Environment*. **613–614**: 54–61. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.09.063>
- Sun J., Zhu L., Pan L., Wei Z., Song Y., Zhang Y., Qu L., Zhan Y. (2016) Detection of methoxylated and hydroxylated polychlorinated biphenyls in sewage sludge in China with evidence for their microbial transformation. *Scientific Reports*. **6**(1): 29782. <https://doi.org/10.1038/srep29782> EDN: UKNJNI
- Takeuchi S., Shiraishi F., Kitamura S., Kuroki H., Jin K., Kojima H. (2011) Characterization of steroid hormone receptor activities in 100 hydroxylated polychlorinated biphenyls, including congeners identified in humans. *Toxicology*. **289**(2–3): 112–121. <https://doi.org/10.1016/j.tox.2011.08.001>

- Tehrani R., Lyv M.M., Kaveh R., Schnoor J.L., Aken B. (2012) Biodegradation of mono-hydroxylated PCBs by Burkholderia xenovorans. *Biotechnology Letters*. **34**(12): 2247–2252. <https://doi.org/10.1007/s10529-012-1037-x> EDN: SWFYIT
- van Noort P.C.M. (2004) Comment on “Aqueous solubilities of non- and mono-ortho PCBs at four temperatures”. *Water Research*. **38**(16): 3643–3644. [https://doi.org/10.1016/S0043-1354\(03\)00400-7](https://doi.org/10.1016/S0043-1354(03)00400-7) EDN: KHWNXT
- Xing Z., Hu T., Xiang Y., Qi P., Huang X. (2020) Degradation Mechanism of 4-Chlorobiphenyl by Consortium of Pseudomonas sp. Strain CB-3 and Comamonas sp. Strain CD-2. *Current Microbiology*. **77**(1): 15–23. <https://doi.org/10.1007/s00284-019-01791-9> EDN: TJHZZ
- Zanaveskin L.N., Aver'yanov V.A. (1998) Polychlorobiphenyls: problems of the pollution of the environment and technological neutralisation methods. *Russian Chemical Reviews*. **67**(8): 713–724. <https://doi.org/10.1070/RC1998v067n08ABEH000412> EDN: LFAZXP
- Zanaveskin L.N., Aver'yanov V.A., Treger Y.A. (1996) Prospects for the development of methods for the processing of organohalogen waste. Characteristic features of the catalytic hydrogenolysis of halogen-containing compounds. *Russian Chemical Reviews*. **65**(7): 617–624. <https://doi.org/10.1070/RC1996v065n07ABEH000271> EDN: LDUYHT
- Zhou X., Zhang S., Wang R., An Z., Sun F., Shen C., Lin H., Su X. (2023) A novel strategy for enhancing bioremediation of polychlorinated biphenyl-contaminated soil with resuscitation promoting factor and resuscitated strain. *Journal of Hazardous Materials*. **447**: 130781. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2023.130781> EDN: ACNHOM

REFERENCES

- Gorbunova T.I., Pervova M.G., Saloutin V.I., Chupakhin O.N. (2018) Chemical functionalization of polychlorinated biphenyls: new achievements [Khimicheskaya funktsionalizatsiya polikhlorirovannykh bifenilov: novye dostizheniya]. Ural Federal University Publishing. Ekaterinburg: 727. EDN: PXVULW (in Russian)
- Gorbunova T.I., Pervova M.G., Saloutin V.I., Chupakhin O.N. (2019) Reagent pretreatment of polychlorobiphenyls prior to breakdown [Reagentnaya predpodgotovka polikhlorbifenilov k unichtozheniyu]. *Žurnal prikladnoj himii*. **92**(7): 947–952. <https://doi.org/10.1134/S004446181907017X> EDN: NXTSVK (in Russian)
- Nazarov A.M., Tuktarova I.O., Davletshin T.K., Chetverikov S.P. (2023) Processing and research of effectiveness of new biopreparates based on *Rhodococcus* sp. H33, gumates and lignosulfonates for the cleaning of neftezainously contaminated soils. *Petroleum Engineering*. **21**(6): 310–321. <https://doi.org/10.17122/ngdelo-2023-6-310-321> EDN: OHBUQH (in Russian)
- Reznikov A.A., Mulikovskaya E.P., Sokolov I.Yu. (1970) Methods of natural water analysis [Metody analiza prirodnykh vod]. Nedra Publishing. Moscow: 488. (in Russian)
- Bhalla R., Tehrani R., Van Aken B. (2016) Toxicity of hydroxylated polychlorinated biphenyls (HO-PCBs) using the bioluminescent assay Microtox®. *Ecotoxicology*. **25**(7): 1438–1444. <https://doi.org/10.1007/s10646-016-1693-z> EDN: KJONON
- Chenchen H., Keqi H., Yanhong Z., Yiye J., Yankuan T., Xiaojun L., Bixian M. (2023) *In vitro* hepatic metabolism of polychlorinated biphenyls with different chlorine-substituted structures in rats and humans: Kinetics, metabolism, and potential nuclear receptor affinities. *Science of The Total Environment*. **864**: 161043. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.161043> EDN: CYFFAP
- Chun C.L., Payne R.B., Sowers K.R., May H.D. (2013) Electrical stimulation of microbial PCB degradation in sediment. *Water Research*. **47**(1): 141–152. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2012.09.038>
- de Boer J., van Dijk R., Abalos M., Abad E. (2023) Persistent organic pollutants in air from Asia, Africa, Latin America, and the Pacific. *Chemosphere*. **324**: 138271. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2023.138271> EDN: XEYSUO
- Dunnivant F.M., Elzerman A.W. (1988) Aqueous solubility and Henry's law constant data for PCB congeners for evaluation of quantitative structure-property relationships (QSPRs). *Chemosphere*. **17**(3): 525–541. [https://doi.org/10.1016/0045-6535\(88\)90028-8](https://doi.org/10.1016/0045-6535(88)90028-8)
- Egorova D., Olsson B., Kir'yanova T., Plotnikova E. (2025) An Assessment of the Degradation Potential and Genomic Insights Towards Hydroxylated Biphenyls by *Rhodococcus opacus* Strain KT112-7. *Current Genomics*. **26**(5): 341–358. <https://doi.org/10.2174/0113892029319746240812051356> EDN: YDSHKS
- Egorova D.O., Gorbunova T.I., Pervova M.G., Kir'yanova T.D., Demakov V.A., Saloutin V.I., Chupakhin O.N. (2020) Biodegradability of hydroxylated derivatives of commercial polychlorobiphenyls mixtures by *Rhodococcus*-strains. *Journal of Hazardous Materials*. **400**: 123328. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2020.123328> EDN: YAMJTU

- Gomes H.I., Dias-Ferreira C., Ribeiro A.B. (2013) Overview of *in situ* and *ex situ* remediation technologies for PCB-contaminated soils and sediments and obstacles for full-scale application. *Science of The Total Environment*. **445–446**: 237–260. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2012.11.098> EDN: RHYNZN
- Gorbunova T.I., Egorova D.O., Saloutin V.I., Chupakhin O.N. (2024) Aerobic bacterial degradation of polychlorinated biphenyls and their hydroxy and methoxy derivatives. *Russian Chemical Reviews*. **93**(11): RCR5138. <https://doi.org/10.59761/RCR5138> EDN: OPSNNG
- Gorbunova T.I., Saloutin V.I., Chupakhin O.N. (2010) Chemical methods of transformation of polychlorobiphenyls. *Russian Chemical Reviews*. **79**(6): 511–530. <https://doi.org/10.1070/RC2010v079n06ABEH004047> EDN: OBUEAF
- Gorbunova T.I., Saloutin V.I., Chupakhin O.N. (2023) Photolytic transformations of polychlorobiphenyls. *Russian Chemical Bulletin*. **72**(12): 2769–2790. <https://doi.org/10.1007/s11172-023-4086-5> EDN: HLCHZP
- Goto E., Haga Y., Kubo M., Itoh T., Kasai C., Shoji O., Yamamoto K., Matsumura C., Nakano T., Inui H. (2018) Metabolic enhancement of 2,3',4,4',5-pentachlorobiphenyl (CB118) using cytochrome P450 monooxygenase isolated from soil bacterium under the presence of perfluorocarboxylic acids (PFCAs) and the structural basis of its metabolism. *Chemosphere*. **210**: 376–383. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2018.07.026>
- Hassan A., Hamid F.S., Pariatamby A., Suhaimi N.S.M., Razali N.M. binti M., Ling K.N.H., Mohan P. (2023) Bioaugmentation-assisted bioremediation and biodegradation mechanisms for PCB in contaminated environments: A review on sustainable clean-up technologies. *Journal of Environmental Chemical Engineering*. **11**(3): 110055. <https://doi.org/10.1016/j.jece.2023.110055> EDN: NTHFRO
- Hernandez B.S., Koh S.-C., Chial M., Focht D.D. (1997) Terpene-utilizing isolates and their relevance to enhanced biotransformation of polychlorinated biphenyls in soil. *Biodegradation*. **8**(3): 153–158. <https://doi.org/10.1023/A:1008255218432> EDN: AJTPCI
- Huang L., Dong W., Hou H. (2013) Photochemical reaction of 2-chlorobiphenyl with N(III) ($H_2ONO^+/HONO/NO_2^-$) in acidic environment studied by using co-linear laser flash photolysis. *Journal of Photochemistry and Photobiology A: Chemistry*. **268**: 44–49. <https://doi.org/10.1016/j.jphotochem.2013.06.016> EDN: SSIWAH
- Huang Q., Hong C.-S. (2002) Aqueous solubilities of non-ortho and mono-ortho PCBs at four temperatures. *Water Research*. **36**(14): 3543–3552. [https://doi.org/10.1016/S0043-1354\(02\)00071-4](https://doi.org/10.1016/S0043-1354(02)00071-4) EDN: BAZPCL
- Kamata R., Shiraishi F., Nakajima D., Takigami H., Shiraishi H. (2009) Mono-hydroxylated polychlorinated biphenyls are potent aryl hydrocarbon receptor ligands in recombinant yeast cells. *Toxicology in Vitro*. **23**(4): 736–743. <https://doi.org/10.1016/j.tiv.2009.03.004> EDN: VOOCXF
- Kanteev M., Bregman-Cohen A., Deri B., Shahar A., Adir N., Fishman A. (2015) A crystal structure of 2-hydroxybiphenyl 3-monooxygenase with bound substrate provides insights into the enzymatic mechanism. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Proteins and Proteomics*. **1854**(12): 1906–1913. <https://doi.org/10.1016/j.bbapap.2015.08.002>
- Khalid F., Hashmi M.Z., Jamil N., Qadir A., Ali M.I. (2021) Microbial and enzymatic degradation of PCBs from e-waste-contaminated sites: a review. *Environmental Science and Pollution Research*. **28**(9): 10474–10487. <https://doi.org/10.1007/s11356-020-11996-2> EDN: VDFJGS
- Kumari S., Das S. (2023) Bacterial enzymatic degradation of recalcitrant organic pollutants: catabolic pathways and genetic regulations. *Environmental Science and Pollution Research*. **30**(33): 79676–79705. <https://doi.org/10.1007/s11356-023-28130-7> EDN: CJCJYY
- Langford C.H., Achari G., Izadifard M. (2011) Wavelength dependence of luminescence and quantum yield in dechlorination of PCBs. *Journal of Photochemistry and Photobiology A: Chemistry*. **222**(1): 40–46. <https://doi.org/10.1016/j.jphotochem.2011.04.028>
- Lin Y., Gupta G., Baker J. (1995) Photodegradation of polychlorinated biphenyl congeners using simulated sunlight and diethylamine. *Chemosphere*. **31**(5): 3323–3344. [https://doi.org/10.1016/0045-6535\(95\)00177-A](https://doi.org/10.1016/0045-6535(95)00177-A) EDN: AOYVHX
- Ludewig G., Lehmann L., Esch H., Robertson L.W. (2008) Metabolic activation of PCBs to carcinogens in vivo—A review. *Environmental Toxicology and Pharmacology*. **25**(2): 241–246. <https://doi.org/10.1016/j.etap.2007.10.029>
- Luo A., Wu Y.-R., Xu Y., Kan J., Qiao J., Liang L., Huang T., Hu Z. (2016) Characterization of a cytochrome P450 monooxygenase capable of high molecular weight PAHs oxidation from *Rhodococcus* sp. P14. *Process Biochemistry*. **51**(12): 2127–2133. <https://doi.org/10.1016/j.procbio.2016.07.024>

- Mastin J., Harner T., Schuster J.K., South L. (2022) A review of PCB-11 and other unintentionally produced PCB congeners in outdoor air. *Atmospheric Pollution Research*. **13**(4): 101364. <https://doi.org/10.1016/j.apr.2022.101364> EDN: YMWNEM
- Mills III S.A., Thal D.I., Barney J. (2007) A summary of the 209 PCB congener nomenclature. *Chemosphere*. **68**(9): 1603–1612. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2007.03.052> EDN: KIASFN
- Mullins M.D., Pochini C.M., McCrindle Shelia., Romkes Marjorie., Safe S.H., Safe L.M. (1984) High-resolution PCB analysis: synthesis and chromatographic properties of all 209 PCB congeners. *Environmental Science & Technology*. **18**(6): 468–476. <https://doi.org/10.1021/es00124a014>
- Paul C.E., Eggerichs D., Westphal A.H., Tischler D., van Berkel W.J.H. (2021) Flavoprotein monooxygenases: Versatile biocatalysts. *Biotechnology Advances*. **51**: 107712. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2021.107712> EDN: RWJPOT
- Perruchon C., Vasileiadis S., Rousidou C., Papadopoulou E.S., Tanou G., Samiotaki M., Garagounis C., Molassiotis A., Papadopoulou K.K., Karpouzas D.G. (2017) Metabolic pathway and cell adaptation mechanisms revealed through genomic, proteomic and transcription analysis of a *Sphingomonas haloaromaticamans* strain degrading ortho-phenylphenol. *Scientific Reports*. **7**(1): 6449. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-06727-6> EDN: YFOSPC
- Ptak A., Ludewig G., Lehmler H.-J., Wójtowicz A.K., Robertson L.W., Gregoraszczyk E.L. (2005) Comparison of the actions of 4-chlorobiphenyl and its hydroxylated metabolites on estradiol secretion by ovarian follicles in primary cells in culture. *Reproductive Toxicology*. **20**(1): 57–64. <https://doi.org/10.1016/j.reprotox.2004.12.003>
- Rabodonirina S., Net S., Ouddane B., Merhaby D., Dumoulin D., Popescu T., Ravelonandro P. (2015) Distribution of persistent organic pollutants (PAHs, Me-PAHs, PCBs) in dissolved, particulate and sedimentary phases in freshwater systems. *Environmental Pollution*. **206**: 38–48. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2015.06.023> EDN: XLEOOL
- Reddy A.V.B., Moniruzzaman M., Aminabhavi T.M. (2019) Polychlorinated biphenyls (PCBs) in the environment: Recent updates on sampling, pretreatment, cleanup technologies and their analysis. *Chemical Engineering Journal*. **358**: 1186–1207. <https://doi.org/10.1016/j.cej.2018.09.205> EDN: WWVSZO
- Sadeghi-Aliabadi H., Chan K., Lehmler H.-J., Robertson L.W., O'Brien P.J. (2007) Molecular cytotoxic mechanisms of catecholic polychlorinated biphenyl metabolites in isolated rat hepatocytes. *Chemico-Biological Interactions*. **167**(3): 184–192. <https://doi.org/10.1016/j.cbi.2007.02.011>
- Samadi A., Pour A.K., Jamieson R. (2021) Development of remediation technologies for organic contaminants informed by QSAR/QSPR models. *Environmental Advances*. **5**: 100112. <https://doi.org/10.1016/j.envadv.2021.100112> EDN: VAOVHD
- Sinkkonen S., Paasivirta J. (2000) Degradation half-life times of PCDDs, PCDFs and PCBs for environmental fate modeling. *Chemosphere*. **40**(9–11): 943–949. [https://doi.org/10.1016/S0045-6535\(99\)00337-9](https://doi.org/10.1016/S0045-6535(99)00337-9) EDN: AEMDWN
- Sun J., Pan L., Zhu L. (2018) Formation of hydroxylated and methoxylated polychlorinated biphenyls by *Bacillus subtilis*: New insights into microbial metabolism. *Science of The Total Environment*. **613–614**: 54–61. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.09.063>
- Sun J., Zhu L., Pan L., Wei Z., Song Y., Zhang Y., Qu L., Zhan Y. (2016) Detection of methoxylated and hydroxylated polychlorinated biphenyls in sewage sludge in China with evidence for their microbial transformation. *Scientific Reports*. **6**(1): 29782. <https://doi.org/10.1038/srep29782> EDN: UKNJNI
- Takeuchi S., Shiraishi F., Kitamura S., Kuroki H., Jin K., Kojima H. (2011) Characterization of steroid hormone receptor activities in 100 hydroxylated polychlorinated biphenyls, including congeners identified in humans. *Toxicology*. **289**(2–3): 112–121. <https://doi.org/10.1016/j.tox.2011.08.001>
- Tehrani R., Lyv M.M., Kaveh R., Schnoor J.L., Aken B. (2012) Biodegradation of mono-hydroxylated PCBs by *Burkholderia xenovorans*. *Biotechnology Letters*. **34**(12): 2247–2252. <https://doi.org/10.1007/s10529-012-1037-x> EDN: SWFYIT
- van Noort P.C.M. (2004) Comment on “Aqueous solubilities of non- and mono-ortho PCBs at four temperatures”. *Water Research*. **38**(16): 3643–3644. [https://doi.org/10.1016/S0043-1354\(03\)00400-7](https://doi.org/10.1016/S0043-1354(03)00400-7) EDN: KHWNXT
- Xing Z., Hu T., Xiang Y., Qi P., Huang X. (2020) Degradation Mechanism of 4-Chlorobiphenyl by Consortium of *Pseudomonas* sp. Strain CB-3 and *Comamonas* sp. Strain CD-2. *Current Microbiology*. **77**(1): 15–23. <https://doi.org/10.1007/s00284-019-01791-9> EDN: TJIHZI
- Zanaveskin L.N., Aver'yanov V.A. (1998) Polychlorobiphenyls: problems of the pollution of the environment and technological neutralisation methods. *Russian Chemical Reviews*. **67**(8): 713–724. <https://doi.org/10.1070/RC1998v067n08ABEH000412> EDN: LFAZXP

- Zanaveskin L.N., Aver'yanov V.A., Treger Y.A. (1996) Prospects for the development of methods for the processing of organohalogen waste. Characteristic features of the catalytic hydrogenolysis of halogen-containing compounds. *Russian Chemical Reviews*. **65**(7): 617–624. <https://doi.org/10.1070/RC1996v065n07ABEH000271> EDN: LDUYHT
- Zhou X., Zhang S., Wang R., An Z., Sun F., Shen C., Lin H., Su X. (2023) A novel strategy for enhancing bioremediation of polychlorinated biphenyl-contaminated soil with resuscitation promoting factor and resuscitated strain. *Journal of Hazardous Materials*. **447**: 130781. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2023.130781> EDN: ACNHQM

Цитировать как

Егорова Д.О., Горбунова Т.И. (2026). Особенности деструкции три- и пентахлорбифенилов и их гидроксипроизводных штаммом *Rhodococcus opacus* KT112-7. *Экобиотех.* **9** (2): 188-200. DOI: <http://doi.org/10.31163/2618-964X/2026-15> EDN: <https://www.elibrary.ru/ktzvtc>

Сведения об авторах

Дарья Олеговна Егорова, д.б.н., доцент, Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, Пермь, Россия. E-mail: daryao@rambler.ru, SPIN-код: 9450-7883, WoS Researcher ID: AAF-5550-2019, ORCID: 0000-0001-8018-4687.

Татьяна Ивановна Горбунова, д.х.н., Институт органического синтеза им. И.Я. Постовского УрО РАН, Екатеринбург, Россия. E-mail: gorbunova@ios.uran.ru, ORCID: 0000-0003-4288-1988, SPIN-код: 1348-7483, WoS Researcher ID: AAW-8482-2021.

Cited as

Egorova D.O., Gorbunova T.I. (2026). Features of destruction of tri- and pentachlorobiphenyls and their hydroxy derivatives by the *Rhodococcus opacus* strain KT112-7. *Ecobiotech.* **9** (2): 188-200. DOI: <http://doi.org/10.31163/2618-964X/2026-15> EDN: <https://www.elibrary.ru/ktzvtc>

Information About the Authors

Darya O. Egorova, Doctor of Biological Sciences, Associate Professor, Institute of ecology and genetics of microorganisms UB RAS, Perm, Russia. E-mail: daryao@rambler.ru, SPIN: 9450-7883, WoS Researcher ID: AAF-5550-2019, ORCID: 0000-0001-8018-4687.

Tatiana I. Gorbunova, Doctor of Chemical Sciences, I.Ya. Postovskii Institute of Organic Synthesis UB RAS, Yekaterinburg, Russia, E-mail: gorbunova@ios.uran.ru, ORCID: 0000-0003-4288-1988, SPIN: 1348-7483, WoS Researcher ID: AAW-8482-2021.



TRANSPORT OF BACTERIAL CYTOKININS TO SHOOT AND THEIR INFLUENCE ON GROWTH OF BARLEY PLANTS

Sharipova G.^{1*}, Nuzhnaya T.¹, Arkhipova, T.¹,
Kuzmina L.¹, Zhu E.², Zhao J.², Zhang K.²,
Mansurov T.¹, Kudoyarova G.¹

¹ Ufa Institute of Biology of Ufa Federal Research Centre of Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia

² Zhejiang Provincial Key Laboratory of Biotechnology on Specialty Economic Plants, College of Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang 321004, China

*E-mail: g.v.sharipova@mail.ru

Аннотация

One important mechanism underlying the promotive action of rhizosphere bacteria on plants is their ability to produce plant hormones, particularly cytokinins. Cytokinin must be delivered from the roots to stimulate plant growth and exert beneficial effects on the shoots. This work aimed to study the transport of bacterial cytokinins in barley plants. We studied the effects of cytokinin-producing bacteria on the growth, cytokinin content, and expression of the *HvABCG* gene, a homolog of the rice *OsABCG18* and Arabidopsis *AtABCG14* genes encoding transporters of these hormones. Rhizosphere of 3-days-old barley seedlings were inoculated with *Bacillus subtilis* IB-22, and cytokinins were immunoassayed on the sixth day after bacterial treatment. On day 11, leaf growth stimulation was detected under the bacterial treatment, indicating that bacterial cytokinins affect shoot performance. This hypothesis was confirmed by a 1.5 increase in zeatin riboside levels registered in the shoots of bacteria-treated plants. Estimating the expression of the *HvABCG* gene showed its upregulation in the roots of bacteria-treated plants, suggesting the involvement of this transporter in the delivery of cytokinins to the shoots.

Keywords:

Bacillus subtilis; *Hordeum vulgare*; cytokinins, transporters

Received: 07.05.2026

Accepted: 29.05.2026

ТРАНСПОРТ БАКТЕРИАЛЬНЫХ ЦИТОКИНИНОВ В ПОБЕГ И ИХ ВЛИЯНИЕ НА РОСТ РАСТЕНИЙ ЯЧМЕНЯ

Шарипова Г.В.^{1*}, Нужная Т.В.¹, Архипова Т.Н.¹,
Кузьмина Л.Ю.¹, Чжу Э.², Чжао Ц.², Чжан К.²,
Мансуров Т.Н.¹, Кудоярова Г.Р.¹

¹ Уфимский институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН, Уфа, Россия

² Лаборатория биотехнологии хозяйственных растений провинции Чжэцзян, Колледж естественных наук, Чжэцзянский педагогический университет, Цзиньхуа, Китай

*E-mail: g.v.sharipova@mail.ru

Abstract

Одним из важных механизмов, лежащих в основе стимулирующего действия ризосферных бактерий на растения, является их способность продуцировать растительные гормоны, в частности цитокинины. Для стимуляции роста растений необходимо, чтобы цитокинин доставлялся из корней и оказывал благотворное воздействие на побеги. Целью данной работы было изучение транспорта бактериальных цитокининов в растениях ячменя. Мы исследовали влияние продуцирующих цитокинины бактерий на рост, содержание цитокининов и экспрессию гена *HvABCG*, который является гомологом гена *OsABCG18* риса и гена *AtABCG14* арабидопсиса, кодирующих транспортеры этих гормонов. Ризосферу 3-дневных проростков ячменя инокулировали *Bacillus subtilis* IB-22 и на шестой день после бактериальной обработки проводили иммуноферментный анализ цитокининов. На одиннадцатый день было обнаружено стимулирование роста листьев при бактериальной обработке, что свидетельствует о положительном влиянии бактериальных цитокининов на состояние побегов. Эта гипотеза была подтверждена 1.5-кратным увеличением уровня зеатинрибозида, зарегистрированным в побегах растений, обработанных бактериями. Оценка экспрессии гена *HvABCG* показала ее повышение в корнях растений, обработанных бактериями, что указывает на возможное участие этого транспортера в доставке цитокининов в побеги.

Ключевые слова:

Bacillus subtilis; *Hordeum vulgare*; цитокинины, транспортеры

Поступила в редакцию: 07.05.2026

Принято в печать: 29.05.2026

Цитировать | Cite as

DOI: <https://doi.org/10.31163/2618-964X/2026-16> EDN: <https://www.elibrary.ru/mtfrcb>

INTRODUCTION

Rhizosphere bacteria are increasingly used in crop production as growth promoters, increasing yield and plant resilience. One of the important mechanisms underlying the stimulating effect on plants is their ability to produce plant hormones, in particular cytokinins. We previously demonstrated that pre-

sowing seed treatment with cytokinin-producing bacteria accelerates growth and increases yield in wheat plants [Arkhipova *et al.* 2019]. To stimulate plant growth, cytokinin must be delivered to the shoots, as these hormones exert their beneficial effects on the leaves [Wu *et al.* 2021]. Experiments with rice and Arabidopsis plants have shown that cytokinin delivery to the shoot depends on so-called ABC transporters, a superfamily of membrane channels that actively transport various substances through ATP hydrolysis [Zhang *et al.* 2014; Zhao *et al.* 2019]. It was important to verify the dependence of cytokinin influx into the shoot on cytokinin transporters in other plant species. This work aimed to study the transport of bacterial cytokinins in barley plants. The choice of this species was dictated by the sufficient knowledge of its genome, which made it possible to identify genes encoding cytokinin transporters and study their expression. We studied the effects of cytokinin-producing bacteria *Bacillus subtilis* IB-22 on the growth, nitrogen balance index, cytokinin content and expression of the *HORVU.MOREX.r3.7HG0645770* gene, which is a homologue of the rice *OsABCG18* and Arabidopsis *AtABCG14* genes [Mahalingam *et al.* 2022], in shoots and roots of barley.

MATERIALS AND METHODS

Barley (*Hordeum vulgare* L.) seeds of the Prairie variety were sterilized with a 40% aqueous solution of sodium hypochlorite, diluted twofold. The seeds were laid out on filter paper moistened with tap water, covered with a second layer of filter paper, shaded, and transferred to a refrigerator for stratification at +5°C. The next day, the seeds were exposed to the dark at an ambient temperature of 21°C. On the third day, the seedlings were transplanted into sand saturated with Hoagland-Arnon nutrient medium at 80% of the total moisture capacity of the substrate, a 14-hour photoperiod, an illumination of 400 mol m² s⁻¹ PAR, and a temperature of 25/20°C (day/night). On the day following planting of the seedlings in the sand, 1 ml of a suspension of Gram-positive aerobic spore-forming cytokinin-producing bacteria *Bacillus subtilis* IB-22 (GenBank MT590663) (CFU 10⁸ ml⁻¹) was introduced into the rhizosphere of each plant.

Gram-positive aerobic cytokinin-producing bacterium *Bacillus subtilis* IB-22 (GenBank MT590663) [Kudoyarova *et al.* 2014] from the collection of microorganisms of Ufa Institute of Biology, RAS, was used for bacterial treatment. Inoculates for bacterial treatments were obtained by cultivating *B. subtilis* IB-22 on K1 medium as described [Arkhipova *et al.* 2020]. The strain of microorganisms was cultured in Erlenmeyer flasks on a shaker (160 rpm) for 72 h at 37°C, and bacterial biomass was applied to the rhizosphere as described above.

On the third day after bacterial treatment, cytokinins were extracted and purified from shoots and roots, and their concentrations were determined by immunoassay using antibodies against zeatin riboside after separation of cytokinin derivatives by thin-layer chromatography, as described [Kudoyarova *et al.* 2014]. Shoots and roots were homogenized, and cytokinins were extracted with 80% ethanol. The extract was separated from plant debris by centrifugation, and the ethanol was evaporated to leave an aqueous residue. They were loaded on a C18 cartridge (500 mg, Varian, Middelburg, The Netherlands), which was then washed with 20 ml of distilled water. Cytokinins were eluted with 70% ethanol, the eluate evaporated to dryness, and the residue dissolved in a minimum of 80% ethanol. The solution was loaded on precoated 5 × 20 cm, 0.25 mm thick silufol 60 F-254 plates (Merck, Darmstadt,

Germany) for thin layer chromatography in the solvent system of butanol, ammonium hydroxide, and water (6:1:2). After ultraviolet detection of standard zeatin, its nucleotide, glucoside and riboside in a separate track for standards, the corresponding zones from the plant material were eluted with 0.1 M phosphate buffer (PB, pH 7.2–7.4). This protocol successfully separated and assayed zeatin nucleotide (Rf 0–0.1), zeatin glucoside (Rf 0.1–0.2), zeatin riboside (Rf 0.4–0.5), and zeatin (Rf 0.6–0.7) [Vysotskaya *et al.* 2009]. More than 90% recovery was obtained for zeatin, its riboside and glucoside standards. Anti-cytokinin antibodies with high immunoreactivity towards trans-zeatin, its riboside, N9-glucoside and nucleotides showed an inherently low cross-reactivity to dihydrozeatin and isopentenyladenine (iPA) and their derivatives. The aforementioned method was validated for our plant material by LC-MS/MS [Veselov *et al.* 2018].

At the same time, the nitrogen balance index (NBI), which is the ratio of chlorophylls and flavonoids, was measured in the leaf epidermis using the DUALEX SCIENTIFIC+ (FORCE-A, France) device. NBI provides the earliest information on the nitrogen status of a plant.

RNA extraction and transcript analysis of the *HORVU.MOREX.r3.7HG0645770* gene, encoding the cytokinin-transporting protein [Mahalingam *et al.* 2022], was performed as follows. Since this gene product is an ABCG transporter homologous to the rice gene OsABCG18, we will henceforth refer to it as *HvABCG*. Total RNA was isolated from control and experimental 6-day-old barley plants using the Lira reagent according to the supplier's protocol (Biolabmix, Russia). Nucleic acid concentration was measured using a Smart Spec Plus spectrophotometer (Bio-Rad, USA). To synthesize cDNA, a reverse transcription reaction was performed using M-MuLV reverse transcriptase (Synthol, Russia) on a TP4-PCR-01-Tercik amplifier (DNA-Technology, Russia). Expression of the ABC transporter gene was analyzed by quantitative real-time PCR on a CFX Connect real-time PCR Detection System (BioRad Laboratories, USA) using the SYBR Blue intercalating dye (Biolabmix, Russia). The qPCR protocol was as follows: 95°C for 5 min; 40 cycles at 95°C for 15 sec, 60°C for 20 sec, and 72°C for 30 sec. The following primer set (5'-3') was used in this study: *HvABCG* (XM_045104931.1); F - TAGCACC GCCATCAACTTTG, R - GCTAGGGTTTGATGCACAGC). The β -tubulin gene (X54844.1; F - GCTCCCAGCAGTACAGGACTCT; R - TGGCATCCCACATTTGTTGA) was used as an internal control to normalize the amount of total RNA present in each reaction. Changes in gene expression were determined by calculating the normalized gene expression level using the CFX Connect real-time PCR Detection System software (BioRad Laboratories, USA).

On the fourteenth day, shoot and root weights were measured.

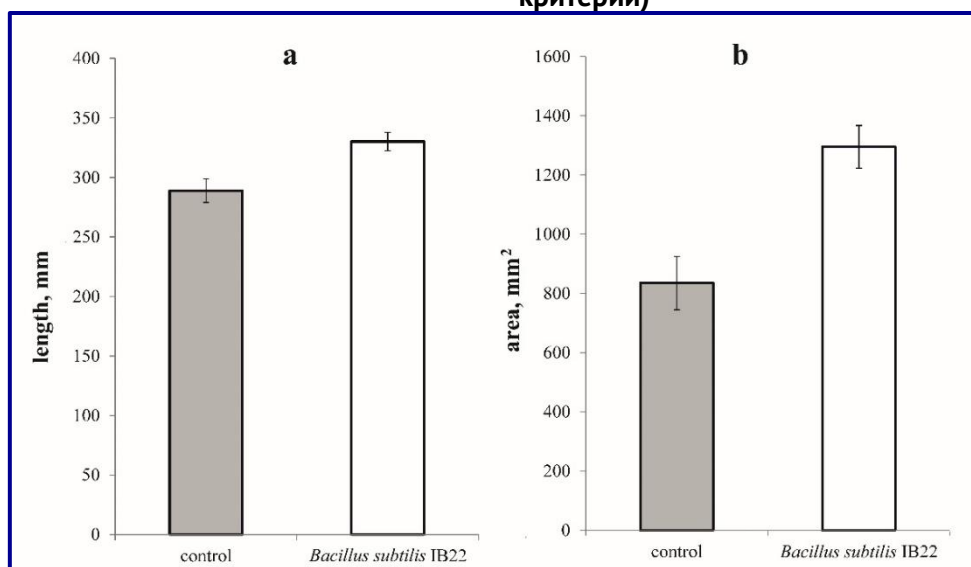
The data were processed using MS Excel software. Data in figures are presented as mean values \pm standard error. The number of biological replicates (n) is provided in the figure's legends.

RESULTS AND DISCUSSION

An assessment of leaf size revealed stimulation of leaf growth under the influence of bacterial treatment, most noticeable in the third young leaf, the area of which was one and a half times larger compared to the control (plants not treated with bacteria) (Fig. 1). Thus, bacterial treatment promoted the growth of barley plants in the present experiments.

Fig. 1. Effect of inoculation of barley rhizosphere with *Bacillus subtilis* IB-22 on the length, (a) and area, (b) of the third leaf measured 11 days after treatment. Mean values of control and treated plants are statistically different (n=50, p<0.05, t-test)

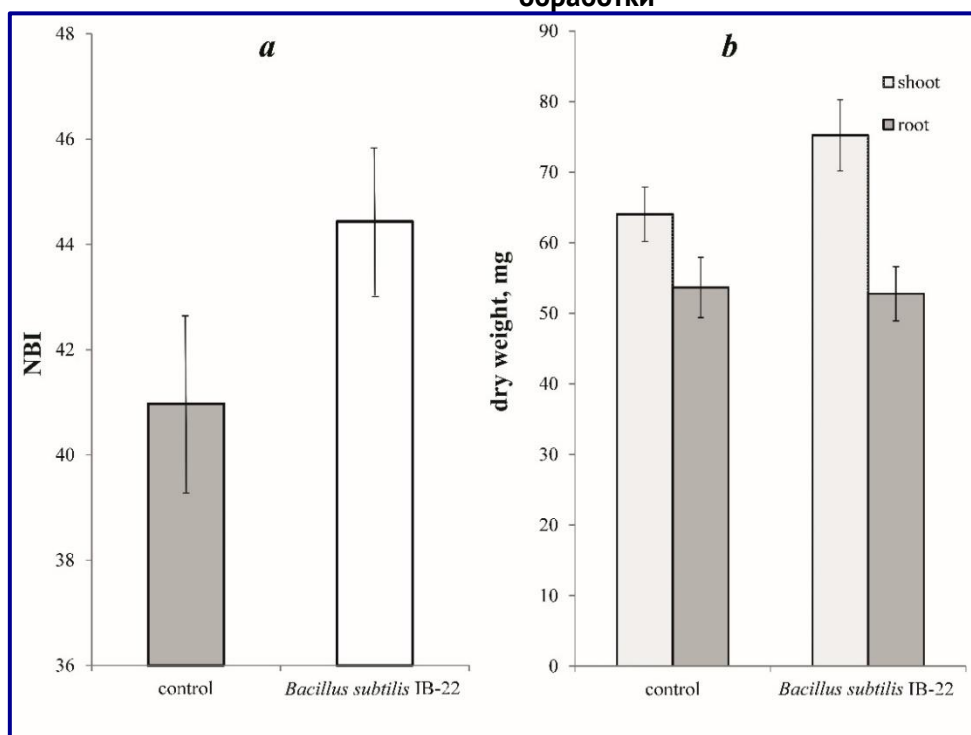
Рис. 1. Влияние инокуляции ризосферы ячменя *Bacillus subtilis* IB-22 на длину (a) и площадь (b) третьего листа, измеренную через 11 дней после обработки. Средние значения для контрольных и обработанных растений статистически различаются (n=50, p<0.05, t-критерий)



Moreover, the nitrogen index in leaves increased by 10% under the influence of the treatment (differences compared to the control are significant at p<0.05, t-test) (Fig. 2a). Since nitrogen uptake by plants is important for maintaining photosynthesis, it is not surprising that the dry mass of shoots of bacteria-treated plants was 20% higher compared to the control (differences compared to the control are significant at p<0.05, t-test) (Fig. 2b). However, no reliable effect of treatment on root mass and length was found.

Fig. 2. Effect of inoculation of barley rhizosphere with *Bacillus subtilis* IB-22 on the nitrogen balance index (n= 36) (a) and dry weight of shoots and roots (n=40) (b) measured 11 days after treatment

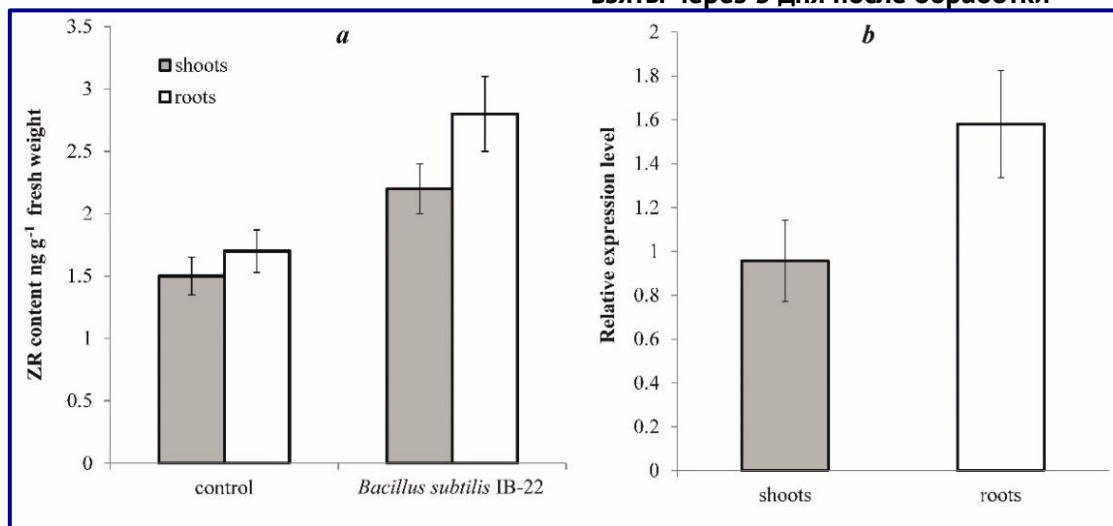
Рис. 2. Влияние инокуляции ризосферы ячменя *Bacillus subtilis* IB-22 на индекс баланса азота (n= 36) (a) и сухую массу побегов и корней (n=40) (b), измеренные через 11 дней после обработки



Since cytokinins are known to stimulate shoot growth [Wu *et al.* 2021] and photosynthesis [Cortleven, Schmülling 2015], the promotion of these characteristics in barley shoots by bacteria capable of synthesizing cytokinins suggests that in our experiments these hormones were delivered to the shoot. The results of cytokinin determination confirmed this hypothesis (Fig. 3a).

Fig. 3. Effect of inoculation of barley rhizosphere with *Bacillus subtilis* IB-22 on the content of zeatin riboside (ZR) in shoots and roots (n=9) (a) and transcript level of *HvABCG* gene in bacteria-treated plants (n=9) expressed as fold change compared with control samples (b) measured 3 days after treatment

Рис. 3. Влияние инокуляции ризосферы ячменя *Bacillus subtilis* IB-22 на содержание рибозида зеатина (ZR) в побегах и корнях (n=9) (a) и уровень транскрипции гена *HvABCG* в растениях, обработанных бактериями (n=9), выраженный в виде кратного изменения по сравнению с контролем (b); образцы были взяты через 3 дня после обработки



It showed a one-and-a-half-fold increase in zeatin riboside levels in the shoots of bacteria-treated plants compared to the control (differences compared to the control are significant at $p < 0.05$). Since cytokinin ribosides are considered the primary form for transporting these hormones from roots to shoots [Sakakibara 2021], these results confirmed activation of cytokinin export from roots to shoots in bacteria-treated plants. An alternative explanation, according to which the bacteria stimulated cytokinin synthesis by the plants themselves, cannot be ruled out, but in our view, it seems less likely. Plants are known to absorb cytokinins from the soil, and the bacteria used in this study are known to produce cytokinins [Kudoyarova *et al.* 2014]. Therefore, the increased cytokinin content in the shoots of bacteria-treated plants most likely results from bacterial uptake and delivery of cytokinins to the shoots.

Previous experiments with the expression of the rice *OsABCG18* gene in tobacco leaves revealed the ability of this transporter to support the export of various forms of cytokinin from cells and their delivery to the shoots [Zhao *et al.* 2019]. Therefore, it was of interest to evaluate possible involvement of similar transporters in the delivery of cytokinins to barley shoots.

Genes with a high level of homology to known cytokinin transporter genes in Arabidopsis and rice were found in the barley plant genome [Mahalingam *et al.* 2022]. Based on this analysis, primers were designed to assess the expression of one of these genes (*HvABCG*), enabling testing of its putative role in controlling cytokinin distribution in bacteria-treated plants. As shown in Fig. 3b, the transcript level of this gene almost doubled in roots after bacterial treatment but remained unchanged in shoots. In rice and Arabidopsis plants, the amount of cytokinins accumulated in the shoot was positively correlated with the expression levels of *OsABCG18* in roots of rice suggesting its role in the long-distance transport

of cytokinins [Zhao *et al.* 2019]. In our experiments increased accumulation of cytokinins in bacteria treated plants was accompanied by increased expression in roots of HvABCG transporter, which is a homolog of rice and arabidopsis cytokinin transporters [Zhang *et al.* 2014; Zhao *et al.* 2019], indicating its possible involvement in the transport of bacterial cytokinins from roots to shoots.

Thus, we have shown that stimulation of barley plant growth by bacteria capable of synthesizing cytokinins is accompanied by, and apparently results from, an increase in cytokinin levels in plant shoots likely due to the transport of bacterial hormones from roots to shoots. These results suggest involvement of HvABCG transporter in the delivery of cytokines to plant shoots and support the proposal that bacterial cytokinins not only penetrate plants but are also transported to the shoot, where they stimulate growth and photosynthesis.

FINANCIAL SUPPORT

This work was supported by Russian Science Foundation grant 25-44-02018, "Long-distance transport of root-synthesized cytokinins and its regulation by nitrogen nutrition and rhizosphere bacteria to enhance plant productivity" and NSFC-RSF Bilateral Cooperation Program (Grant No. W2512087).

Conflicts of Interest | Конфликт интересов

The authors declare no actual or potential conflicts of interest related to the publication of this article. Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией настоящей статьи.

REFERENCES | СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Arkhipova T., Martynenko E., Sharipova G., Kuzmina L., Ivanov I., Garipova M., Kudoyarova G. (2020) Effects of plant growth promoting rhizobacteria on the content of abscisic acid and salt resistance of wheat plants. *Plants*. **9**(11): 1429. <https://doi.org/10.3390/plants9111429> EDN: IGGMOZ
- Arkhipova T.N., Galimsyanova N.F., Kuzmina L.Y., Vysotskaya L.B., Sidorova L. V., Gabbasova I.M., Melentiev A.I., Kudoyarova G.R. (2019) Effect of seed bacterization with plant growth-promoting bacteria on wheat productivity and phosphorus mobility in the rhizosphere. *Plant, Soil and Environment*. **65**(6): 313–319. <https://doi.org/10.17221/752/2018-PSE> EDN: DMBAGH
- Cortleven A., Schmülling T. (2015) Regulation of chloroplast development and function by cytokinin. *Journal of Experimental Botany*. **66**(16): 4999–5013. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv132> EDN: UPLVZH
- Kudoyarova G.R., Melentiev A.I., Martynenko E. V., Timergalina L.N., Arkhipova T.N., Shendel G. V., Kuz'mina L.Y., Dodd I.C., Veselov S.Y. (2014) Cytokinin producing bacteria stimulate amino acid deposition by wheat roots. *Plant Physiology and Biochemistry*. **83**: 285–291. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.08.015> EDN: SXMTHF
- Mahalingam R., Duhan N., Kaundal R., Smertenko A., Nazarov T., Bregitzer P. (2022) Heat and drought induced transcriptomic changes in barley varieties with contrasting stress response phenotypes. *Frontiers in Plant Science*. **13**:1066421 <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1066421> EDN: SNSGAZ
- Sakakibara H. (2021) Cytokinin biosynthesis and transport for systemic nitrogen signaling. *The Plant Journal*. **105**(2): 421–430. <https://doi.org/10.1111/tpj.15011> EDN: MUEUZZ
- Veselov S.Yu., Timergalina L.N., Akhiyarova G.R., Kudoyarova G.R., Korobova A. V., Ivanov I., Arkhipova T.N., Prinsen E. (2018) Study of cytokinin transport from shoots to roots of wheat

- plants is informed by a novel method of differential localization of free cytokinin bases or their ribosylated forms by means of their specific fixation. *Protoplasma*. **255**(5): 1581–1594. <https://doi.org/10.1007/s00709-018-1248-7> EDN: [YBMLXV](#)
- Vysotskaya L.B., Korobova A. V., Veselov S.Y., Dodd I.C., Kudoyarova G.R. (2009) ABA mediation of shoot cytokinin oxidase activity: assessing its impacts on cytokinin status and biomass allocation of nutrient-deprived durum wheat. *Functional Plant Biology*. **36**(1): 66–72. <https://doi.org/10.1071/FP08187> EDN: [LLTQCF](#)
- Wu W., Du K., Kang X., Wei H. (2021) The diverse roles of cytokinins in regulating leaf development. *Horticulture Research*. **8**(1): 118. <https://doi.org/10.1038/s41438-021-00558-3> EDN: [ICJDEO](#)
- Zhang K., Novak O., Wei Z., Gou M., Zhang X., Yu Y., Yang H., Cai Y., Strnad M., Liu C.-J. (2014) Arabidopsis ABCG14 protein controls the acropetal translocation of root-synthesized cytokinins. *Nature Communications*. **5**(1): 3274. <https://doi.org/10.1038/ncomms4274>
- Zhao J., Yu N., Ju M., Fan B., Zhang Y., Zhu E., Zhang M., Zhang K. (2019) ABC transporter OsABCG18 controls the shootward transport of cytokinins and grain yield in rice. *Journal of Experimental Botany*. **70**(21): 6277–6291. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz382> EDN: [PFOZMD](#)

Cited as

Sharipova G., Nuzhnaya T., Arkhipova T., Kuzmina L., Zhu E., Zhao J., Zhang K., Mansurov T., Kudoyarova G. (2026). Transport of bacterial cytokinins to shoot and their influence on growth of barley plants. *Ecobiotech*. **9**(2): 201-208. DOI: <http://doi.org/10.31163/2618-964X/2026-16> EDN: <https://www.elibrary.ru/mtfrcb>

Цитировать как

Шарипова Г., Нужная Т., Архипова Т., Кузьмина Л., Чжу Э., Чжао Ц., Чжан К., Мансуров Т., Кудоярова Г. (2026). Транспорт бактериальных цитокининов в побег и их влияние на рост растений ячменя. *Экобиотех*. **9**(2): 201-208. DOI: <http://doi.org/10.31163/2618-964X/2026-16> EDN: <https://www.elibrary.ru/mtfrcb>

Information About the Authors

Guzel V. Sharipova, PhD (Biology), Ufa Institute of Biology of Ufa Federal Research Centre of Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia. E-mail: g.v.sharipova@mail.ru, SPIN: 6575-5290, ORCID: 0000-0001-6121-0173.

Tatiana V. Nuzhnaya, PhD (Biology), Ufa Institute of Biology of Ufa Federal Research Centre of Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia. E-mail: tanyawww89@mail.ru, SPIN: 7933-7792, ORCID: 0000-0002-4966-8058.

Tatiana N. Arkhipova, PhD (Biology), Ufa Institute of Biology of Ufa Federal Research Centre of Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia. E-mail: tnarkhipova@mail.ru, SPIN: 6856-8442, ORCID: 0000-0002-6971-1084.

Luydmila Y. Kuzmina, PhD (Biology), Ufa Institute of Biology of Ufa Federal Research Centre of Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia. E-mail: ljku@anrb.ru, SPIN: 8366-8100, ORCID: 0000-0002-0559-9310.

Engao Zhu, PhD, Zhejiang Provincial Key Laboratory of Biotechnology on Specialty Economic Plants, College of Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang, China. E-mail: egzhu@zjnu.edu.cn, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3427-5753>.

Сведения об авторах

Гузель Вакильевна Шарипова, к.б.н., Уфимский институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН, Уфа, Россия. E-mail: g.v.sharipova@mail.ru, SPIN: 6575-5290, ORCID: 0000-0001-6121-0173.

Татьяна Владимировна Нужная, к.б.н., Уфимский институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН, Уфа, Россия. E-mail: tanyawww89@mail.ru, SPIN: 7933-7792, ORCID: 0000-0002-4966-8058.

Татьяна Николаевна Архипова, к.б.н., Уфимский институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН, Уфа, Россия. E-mail: tnarkhipova@mail.ru, SPIN: 6856-8442, ORCID: 0000-0002-6971-1084.

Людмила Юрьевна Кузьмина, к.б.н., Уфимский институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН, Уфа, Россия. E-mail: ljku@anrb.ru, SPIN: 8366-8100, ORCID: 0000-0002-0559-9310.

Энгао Чжу, PhD, Лаборатория биотехнологии хозяйственных растений провинции Чжэцзян, Колледж естественных наук, Чжэцзянский педагогический университет, Цзиньхуа, Китай. E-mail: egzhu@zjnu.edu.cn, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3427-5753>.

Jiangzhe Zhao, PhD, Zhejiang Provincial Key Laboratory of Biotechnology on Specialty Economic Plants, College of Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang, China. E-mail: jzzhao@zjnu.cn, [ORCID: https://orcid.org/0000-0002-8138-8961](https://orcid.org/0000-0002-8138-8961).

Kewei Zhang, PhD, Zhejiang Provincial Key Laboratory of Biotechnology on Specialty Economic Plants, College of Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang, China. E-mail: kwzhang@zjnu.edu.cn, [ORCID: https://orcid.org/0000-0002-0844-1121](https://orcid.org/0000-0002-0844-1121).

Tagir N. Mansurov, postgraduate student, Ufa Institute of Biology of Ufa Federal Research Centre of Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia. E-mail: mansurovtagir40@mail.ru, [ORCID: 0000-0001-4416-1055](https://orcid.org/0000-0001-4416-1055).

Guzel R. Kudoyarova, Doctor in Biological Sciences, Ufa Institute of Biology of Ufa Federal Research Centre of Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia. E-mail: guzel@anrb.ru, [SPIN: 6130-3083, ORCID: 0000-0001-6409-9976](https://orcid.org/0000-0001-6409-9976).

Цзянчжэ Чжао, PhD, Лаборатория биотехнологии хозяйственных растений провинции Чжэцзян, Колледж естественных наук, Чжэцзянский педагогический университет, Цзиньхуа, Китай. E-mail: jzzhao@zjnu.cn, [ORCID: https://orcid.org/0000-0002-8138-8961](https://orcid.org/0000-0002-8138-8961).

Кевэй Чжан, PhD, Лаборатория биотехнологии хозяйственных растений провинции Чжэцзян, Колледж естественных наук, Чжэцзянский педагогический университет, Цзиньхуа, Китай. E-mail: kwzhang@zjnu.edu.cn, [ORCID: https://orcid.org/0000-0002-0844-1121](https://orcid.org/0000-0002-0844-1121).

Тагир Наилович Мансуров, аспирант, Уфимский институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН, Уфа, Россия. E-mail: mansurovtagir40@mail.ru, [ORCID: 0000-0001-4416-1055](https://orcid.org/0000-0001-4416-1055).

Гюзель Радомесовна Кудоярова, д.б.н., Уфимский институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН, Уфа, Россия. E-mail: guzel@anrb.ru, [SPIN: 6130-3083, ORCID: 0000-0001-6409-9976](https://orcid.org/0000-0001-6409-9976).



ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

http://ecobiotech-journal.ru



УДК 577.2/575.112



RESEARCH ARTICLE | НАУЧНАЯ СТАТЬЯ

**TRANSCRIPTOMIC SIGNATURES
OF DOCETAXEL ADAPTATION IN THE PC3 PROSTATE
CANCER CELL LINE: NF- κ B/IL6/JAK/STAT3-SIGNALING
AND CHOLESTEROL METABOLISM
AS GUIDES FOR THE SEARCH
FOR FUNGAL SECONDARY METABOLITES**

Katunina I.V., Shishkina A.S., Pudova E.A.

Engelhardt Institute of Molecular Biology, Russian Academy
of Sciences, Moscow, Russia

*E-mail: pudova_elena@inbox.ru

**ТРАНСКРИПТОМНЫЕ СИГНАТУРЫ АДАПТАЦИИ
К ДОЦЕТАКСЕЛУ В КЛЕТОЧНОЙ ЛИНИИ РАКА
ПРЕДСТАТЕЛЬНОЙ ЖЕЛЕЗЫ РС3:
NF- κ B/IL6/JAK/STAT3-СИГНАЛИНГ И МЕТАБОЛИЗМ
ХОЛЕСТЕРИНА КАК ОРИЕНТИРЫ ДЛЯ ПОИСКА
ВТОРИЧНЫХ МЕТАБОЛИТОВ ГРИБОВ**

Катунина И.В., Шишкина А.С., Пудова Е.А.

Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта
РАН, г. Москва, Россия

*E-mail: pudova_elena@inbox.ru

Abstract

Chemotherapy resistance remains a key contributor to the reduced effectiveness of cancer treatment. The aim of this study was to identify transcriptomic programs associated with the development of docetaxel adaptation in a PC3 cell model of prostate cancer and evaluate their applicability for the subsequent search for modifiers among fungal secondary metabolites. The experimental cells were exposed to docetaxel for prolonged periods, followed by selection of the surviving cell population. Using RNA-seq and GSEA analyses, we identified positive enrichment of the «TNF α signaling via NF- κ B», inflammatory response, and «IL6/JAK/STAT3 signaling» pathways, which is consistent with the formation of an NF- κ B/IL6/JAK/STAT3-associated survival signature. We also demonstrated the statistical significance of enrichment of the «Cholesterol homeostasis» pathway, suggesting the transcriptional remodeling of cholesterol-associated metabolic programs. The obtained data allow us to consider the identified transcriptomic programs as guidelines for subsequent targeted search and experimental testing of fungal secondary metabolites that are potentially capable of modifying inflammatory signaling and metabolic mechanisms of drug tolerance in tumor cells.

Keywords:

prostate cancer, chemotherapy, docetaxel, cell lines, transcriptome, fungal secondary metabolites

Аннотация

Химиорезистентность остается ключевым фактором снижения эффективности при лечении рака. Целью данного исследования была идентификация транскриптомных программ, связанных с развитием адаптации к доцетакселу на модели РС3 клеток рака предстательной железы, и оценка их применимости для последующего поиска модификаторов среди вторичных метаболитов грибов. Экспериментальные клетки подвергались воздействию доцетаксела в течение длительного времени, после чего проводилась селекция выжившей популяции клеток. С помощью RNA-seq и GSEA подходов нами было выявлено положительное обогащение сигнальных путей «TNF α signaling via NF- κ B», воспалительного ответа и «IL6/JAK/STAT3 signaling», что указывает на активацию NF- κ B/IL6/JAK/STAT3 сигнатуры выживания. Также нами была показана статистическая значимость обогащения пути «Cholesterol homeostasis», что указывает на транскрипционную перестройку метаболических программ, связанных с холестерином. Полученные данные позволяют рассматривать выявленные транскриптомные программы в качестве ориентиров для последующего целенаправленного поиска и экспериментального тестирования вторичных метаболитов грибов, потенциально способных модифицировать воспалительную сигнализацию и метаболические механизмы лекарственной устойчивости в опухолевых клетках.

Ключевые слова:

рак предстательной железы, химиотерапия, доцетаксел, клеточные линии, транскриптом, вторичные метаболиты грибов

Received: 19.05.2026

Accepted: 04.06.2026

Поступила в редакцию: 19.05.2026

Принято в печать: 04.06.2026

Cite as | Цитировать

DOI: <http://doi.org/10.31163/2618-964X/2026-17> EDN: <https://www.elibrary.ru/nmqllk>

INTRODUCTION

Chemotherapy is a key approach in the treatment of various malignancies. However, despite its proven clinical efficacy, treatment outcomes are often limited by the development of resistance in many patients. Chemoresistance is characterized by a partial or complete loss of tumor cell sensitivity to cytostatic drugs during treatment and is one of the main causes of subsequent disease progression [Zafar *et al.* 2025]. Under conditions of chemotherapeutic stress from a cytostatic drug, tumor cells are capable of activating various adaptive mechanisms, such as cell cycle rearrangement, enhanced damage repair, metabolic reprogramming, activation of inflammatory signaling pathways, and many others [Gu *et al.* 2025]. These complex rearrangements contribute to the selection of surviving tumor cells with a phenotype of tolerance to the chemotherapeutic drug, and the study of these molecular programs is an important step in the development of strategies to improve the effectiveness of therapy [Dhiman *et al.* 2026].

High-throughput transcriptome sequencing (RNA-seq) combined with bioinformatics analysis provides a powerful tool for identifying molecular signatures of drug response. RNA-seq allows one to evaluate not only changes in the expression of individual genes but also coordinated changes in biological pathways and regulatory programs [Ergin *et al.* 2022]. When combined with functional enrichment methods, including Gene Set Enrichment Analysis (GSEA), this approach allows one to identify transcriptome signatures associated with cellular stress, inflammatory signaling, apoptosis, metabolic adaptation, and other processes potentially involved in the development of drug tolerance [Candia, Ferrucci 2024; Menyhart *et al.* 2025].

The use of transcriptome analysis followed by the selection of biologically active compounds directed at the identified targets represents a promising strategy for searching for candidate compounds that can potentially modify drug tolerance in tumor cells. In the context of the search for compounds capable of modifying the adaptive programs of tumor cells and increasing their sensitivity to therapy, fungal secondary metabolites are of particular interest. Fungi are a rich biotechnological source of structurally diverse bioactive compounds, including polyketides, terpenoids, alkaloids, peptidic and hybrid metabolites [Bills, Gloer 2016]. A number of such compounds can influence apoptosis, the cell cycle, inflammatory signaling, metabolic regulation, drug transport and tumor plasticity [Sonowal *et al.* 2024]. Of particular importance is the fact that the potential of the fungal metabolome remains far from fully explored. Fungi are characterized by the presence of numerous biosynthetic gene clusters, many of which are silent and can be activated through changes in cultivation conditions, epigenetic regulation or microbial interactions [Zhang *et al.* 2024]. It is also worth noting that less than 1% of the identified fungal biosynthetic clusters are associated with characterized compounds, which indicates a significant reserve for the search for new molecules with antitumor, anti-inflammatory and signal-modulatory activity [García-Estrada *et al.* 2025].

The aim of this study was to identify transcriptomic programs associated with the development of docetaxel adaptation in a cellular model of prostate cancer (PCa) – PC3. PCa is one of the most common malignancies in men worldwide, and advanced and castration-resistant PCa (CRPC), in which the tumor retains the ability to grow despite androgen suppression, poses a particular therapeutic challenge [Le *et al.* 2023; Siegel *et al.* 2025]. Docetaxel (DTX), a taxane-based chemotherapeutic agent, remains clinically important for these patients, since it became the first chemotherapeutic drug to demonstrate an overall survival benefit in metastatic CRPC [Hussain *et al.* 2024]. However, the efficacy of DTX may be reduced due to adaptation of tumor cells to repeated drug exposure. This adaptation does not necessarily indicate stable resistance, but may reflect the development of a state of drug tolerance, in which surviving cells activate compensatory survival programs [Sekino, Teishima 2020].

In this study, we generated a cellular model of PCa after repeated exposure to DTX to identify early transcriptomic programs of drug adaptation. Using RNA-seq and subsequent GSEA analysis, we identified biological pathways and regulatory programs associated with the adaptive response of PC3 cells to DTX. Additionally, the identified transcriptomic signatures were used to prioritize classes of fungal secondary metabolites potentially suitable for further targeted screening for modifiers of drug tolerance.

MATERIALS AND METHODS

PC3 cells were obtained from the American Type Culture Collection (ATCC) and cultured in RPMI-1640 medium supplemented with 10% FBS, L-glutamine, 100 U/mL penicillin, and 100 µg/mL streptomycin at 37°C in 5% CO₂. For cell dissociation, TrypLE™ Express Enzyme (Gibco, USA) was used. Cell counting was performed using the Countess II FL Automated Cell Counter (Thermo Fisher Scientific, USA). PC3 cells were seeded in 6-well plates at a density of 500,000 cells per well. DTX-selected PC3 cells were generated using a stepwise selection protocol that included three sequential rounds of treatment with increasing DTX concentrations (Sigma-Aldrich, USA): 4, 8, and 10 nM. At each round, cells were incubated for 24 h in complete culture medium containing the corresponding DTX concentration. After treatment, the DTX-containing medium was removed, and surviving cells were transferred to DTX-free complete medium for recovery. The next selection round was performed after the surviving adherent cells resumed proliferation and reached approximately 80% confluence. Cells that survived and recovered after the third round of treatment with 10 nM DTX were defined operationally as DTX-selected PC3 cells. Control PC3 cells were cultured in parallel under the same conditions and treated with an equivalent volume of DMSO without DTX exposure. Three biological replicates were included for each group. Mycoplasma contamination was assessed at each stage of the experiment using the MycoReport PCR-based detection kit (Evrogen, Russia) according to the manufacturer's instructions.

Total RNA was isolated from experimental cell samples using the RNeasy Micro Kit (Qiagen, Germany) according to the manufacturer's protocol. RNA concentration was estimated using the Qubit™ RNA BR Assay Kit (Thermo Fisher Scientific, USA) on a Qubit 4.0 fluorometer. The quality of the RNA was assessed using the Agilent RNA 6000 Nano Kit (Agilent Technologies, USA) on an Agilent 2100 Bioanalyzer. The RNA integrity number (RIN) was not lower than 9 for all samples.

Library preparation was performed using the KAPA RNA HyperPrep Kit with RiboErase (HMR or Human/Mouse/Rat) (Roche), according to the manufacturer's protocol. The final RNA-seq libraries quality was analyzed on an Agilent Bioanalyzer 2100 instrument (Agilent Technologies, USA) using the Agilent High Sensitivity DNA Kit (Agilent Technologies). The concentration of the libraries was measured on a Qubit 4.0 fluorometer (Thermo Fisher Scientific) using the Qubit dsDNA HS Assay Kit (Thermo Fisher Scientific). The final RNA-seq libraries were approximately 500 base pairs in length. Prepared mRNA libraries were combined into a single pool in equal proportions and subsequently diluted to a final concentration of 1 nM. Sequencing was performed on a NextSeq 2000 instrument using NextSeq 2000 P2 Reagent Kit (100 cycles) in single-end read mode. To minimize potential batch effects, all RNA-seq libraries were sequenced within a single sequencing run.

Primary processing of the resulting RNA-Seq data in FASTQ format was performed as described previously [Pudova *et al.* 2022]. The quality of raw FASTQ files was assessed using FastQC and MultiQC. Adapter sequences and low-quality reads were removed using Trimmomatic, followed by alignment to the human reference genome GRCh38 using the STAR aligner. Gene-level read counts were generated using featureCounts from the Subread package. Each sample yielded at least 10 million reads. For downstream analysis, the raw count matrix generated by featureCounts was imported into the R statistical environment. Differential gene expression analysis was performed in R using the DESeq2

package. Differentially expressed genes were identified using the Wald test for significance testing of log₂ fold changes. The Benjamini–Hochberg correction was applied to calculate the false discovery rate (FDR). Differences in gene expression were considered statistically significant at an FDR < 0.05. Gene Set Enrichment Analysis (GSEA) was performed using the clusterProfiler package and Hallmark gene sets from the Molecular Signatures Database (MSigDB). For preranked GSEA, genes were ranked according to the DESeq2 Wald statistic obtained from the comparison between DTX-selected and control PC3 cells. Gene sets with an FDR < 0.05 were considered statistically significant. Variance-stabilized expression (VST) values generated with DESeq2 were used for visualization of selected genes in heatmaps.

Additionally, an external *in silico* analysis was performed to assess the concordance of the identified transcriptomic signatures at the pathway level. The analysis was carried out using two independent public RNA-seq datasets of PC3 cells after DTX treatment, GSE233647 and GSE140440, applying an approach analogous to that described above.

RESULTS

To identify biological processes associated with the development of DTX adaptation in PC3 cells, we performed Hallmark gene set enrichment analysis comparing DTX-selected PC3 cells with control cells. We identified 22 statistically significantly enriched signatures, including both positively and negatively enriched signatures/pathways (tab.1, fig.1).

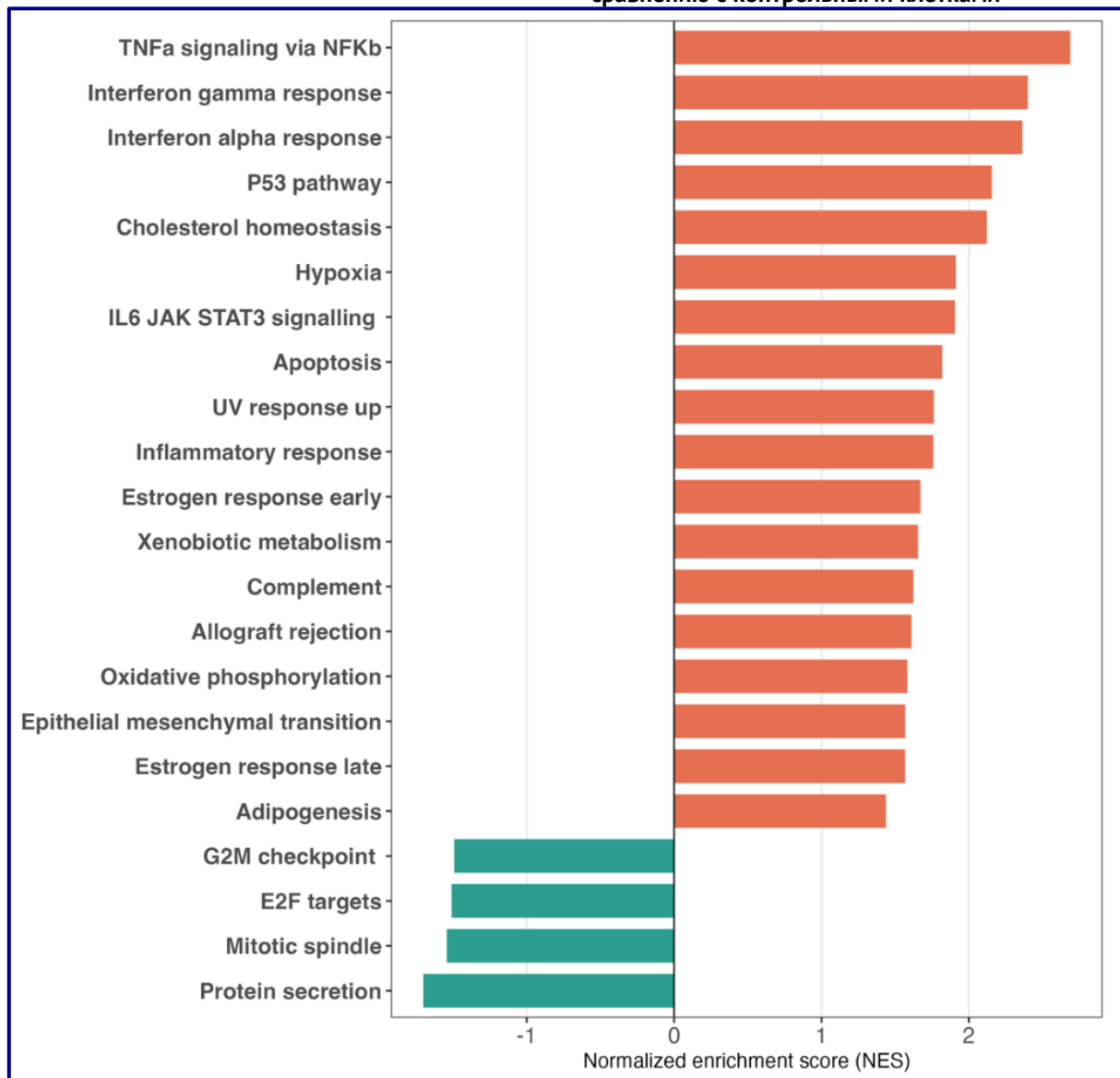
Table 1. GSEA statistics for significantly enriched Hallmark signatures in DTX-selected PC3 cells compared with control cells

Таблица 1. GSEA статистика для значимых обогащённых Hallmark сигнатур в DTX-отобранных клетках PC3 по сравнению с контрольными клетками

Pathway	ES	NES	Gene set size	FDR
TNFα signaling via NF-κB	0.68	2.69	174	4.70×10^{-21}
Interferon gamma response	0.63	2.40	146	5.39×10^{-13}
Interferon alpha response	0.66	2.36	89	2.46×10^{-9}
p53 pathway	0.55	2.16	171	3.81×10^{-9}
Cholesterol homeostasis	0.62	2.12	69	5.97×10^{-6}
Hypoxia	0.50	1.91	154	1.79×10^{-5}
Apoptosis	0.48	1.82	128	1.14×10^{-4}
UV response up	0.47	1.76	129	3.91×10^{-4}
Inflammatory response	0.47	1.76	117	5.93×10^{-4}
Estrogen response early	0.43	1.67	162	6.15×10^{-4}
IL6/JAK/STAT3 signaling	0.59	1.91	51	1.32×10^{-3}
Oxidative phosphorylation	0.40	1.58	194	1.82×10^{-3}
Xenobiotic metabolism	0.43	1.66	136	1.87×10^{-3}
Complement	0.43	1.62	139	2.79×10^{-3}
Protein secretion	-0.48	-1.70	94	3.96×10^{-3}
Estrogen response late	0.41	1.57	149	3.96×10^{-3}
E2F targets	-0.39	-1.51	199	3.96×10^{-3}
Epithelial-mesenchymal transition	0.41	1.57	147	3.96×10^{-3}
Mitotic spindle	-0.40	-1.54	193	3.96×10^{-3}
Allograft rejection	0.45	1.61	97	4.10×10^{-3}
G2/M checkpoint	-0.38	-1.49	196	4.60×10^{-3}
Adipogenesis	0.37	1.44	171	1.48×10^{-2}

Note. ES, enrichment score; NES, normalized enrichment score; FDR, false discovery rate. Positive NES values indicate enrichment in DTX-selected PC3 cells, whereas negative NES values indicate negative enrichment relative to control PC3 cells. Gene set size indicates the number of genes from the corresponding Hallmark gene set included in the GSEA analysis.

Примечание. Столбчатые диаграммы показывают нормализованный показатель обогащения для каждого биологического процесса. Положительные значения NES соответствуют сигнатурам, обогащённым в DTX-отобранных клетках PC3, и показаны красным цветом; отрицательные значения NES соответствуют сигнатурам с отрицательным обогащением относительно контрольных клеток и показаны зелёным цветом.

Figure 1. Significantly enriched Hallmark signatures in DTX-selected PC3 cells compared with control cells**Рисунок 1. Значимые обогащённые Hallmark сигнатуры в DTX-отобранных клетках PC3 по сравнению с контрольными клетками**

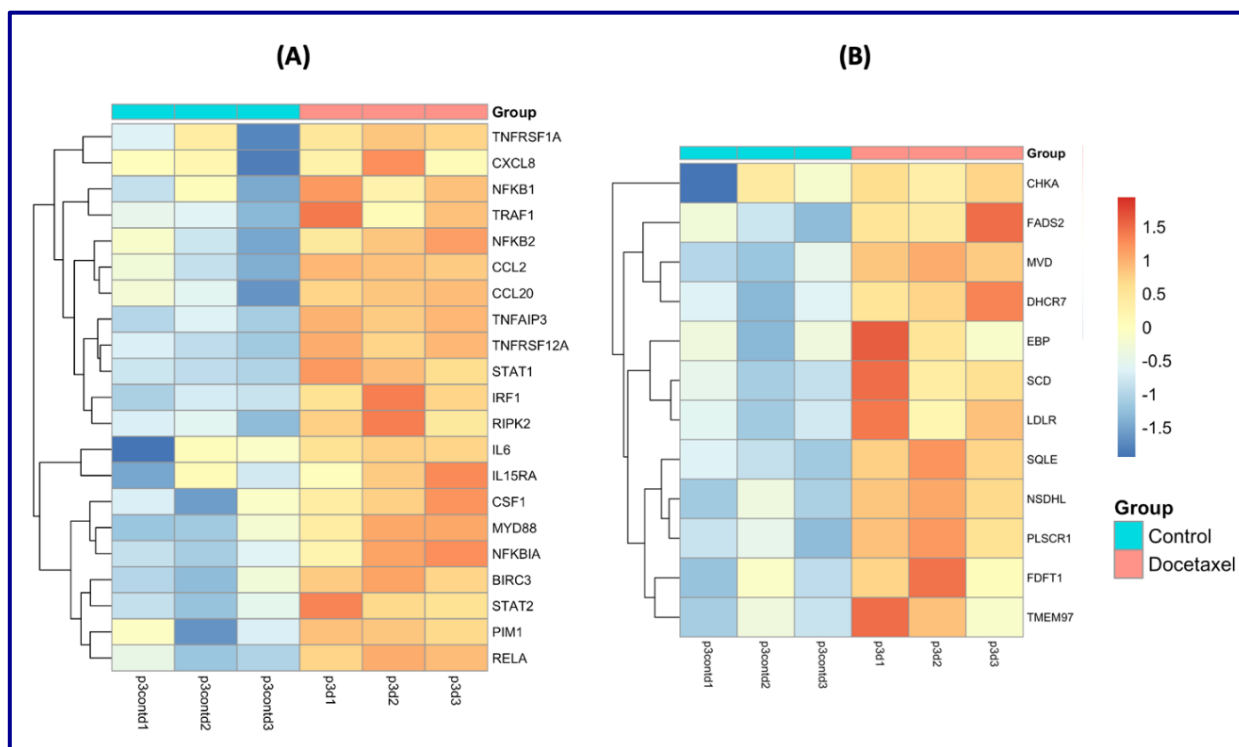
Note. Bar plots show the normalized enrichment score (NES) for each biological process. Positive NES values correspond to signatures enriched in DTX-selected PC3 cells and are shown in red; negative NES values correspond to signatures negatively enriched relative to control cells and are shown in green.

Примечание. Диаграмма Венна показывает перекрытие значимо обогащённых Hallmark сигнатур между тремя наборами данных. Тепловая карта показывает нормализованный показатель обогащения (NES) для этих общих путей. Красный цвет указывает на положительное обогащение, тогда как синий цвет указывает на отрицательное обогащение. *FDR < 0,05, **FDR < 0,01, ***FDR < 0,001 - статистическая значимость..

The most significant positive enrichment was found for the «TNFα signaling via NF-κB pathway» (NES = 2.69, FDR = 4.7×10^{-21}). Significant positive enrichment was also observed for the «IL6/JAK/STAT3 signaling» pathway (NES = 1.91, FDR = 1.3×10^{-3}). These results indicate that the NF-κB/IL6/JAK/STAT3 axis represents a prominent transcriptomic feature of PC3 cells surviving and recovering after stepwise DTX selection. Negative enrichment of proliferation- and mitotic cycle-related pathways was also observed in the experimental cells. Specifically, the «G2/M checkpoint» (NES = -1.49, FDR = 4.6×10^{-3}), «E2F targets» (NES = -1.51, FDR = 4×10^{-3}), «mitotic spindle» (NES = -1.54, FDR = 4×10^{-3}), and «protein secretion» (NES = -1.7, FDR = 4×10^{-3}) pathways were negatively enriched. These results demonstrate suppression of proliferative and mitotic programs, which is consistent with the mechanism of DTX action as a chemotherapeutic taxane that disrupts microtubule dynamics and mitotic cell division.

Figure 2. Heatmap analysis of selected leading-edge genes from significantly enriched Hallmark in DTX-selected PC3 cells

Рисунок 2. Анализ с помощью тепловой карты отдельных ведущих генов из значимых обогащённых Hallmark сигнатур в DTX-отобранных клетках PC3



Note. (A) Selected leading-edge genes associated with the NF-κB/IL6/JAK/STAT3-related signature. (B) Selected leading-edge genes from the Hallmark cholesterol homeostasis signature. Expression values were scaled by gene and are presented as row z-scores. Cell colors indicate the relative expression level of each gene across samples: blue corresponds to expression below the gene-specific mean, yellow to intermediate expression, and orange to expression above the gene-specific mean.

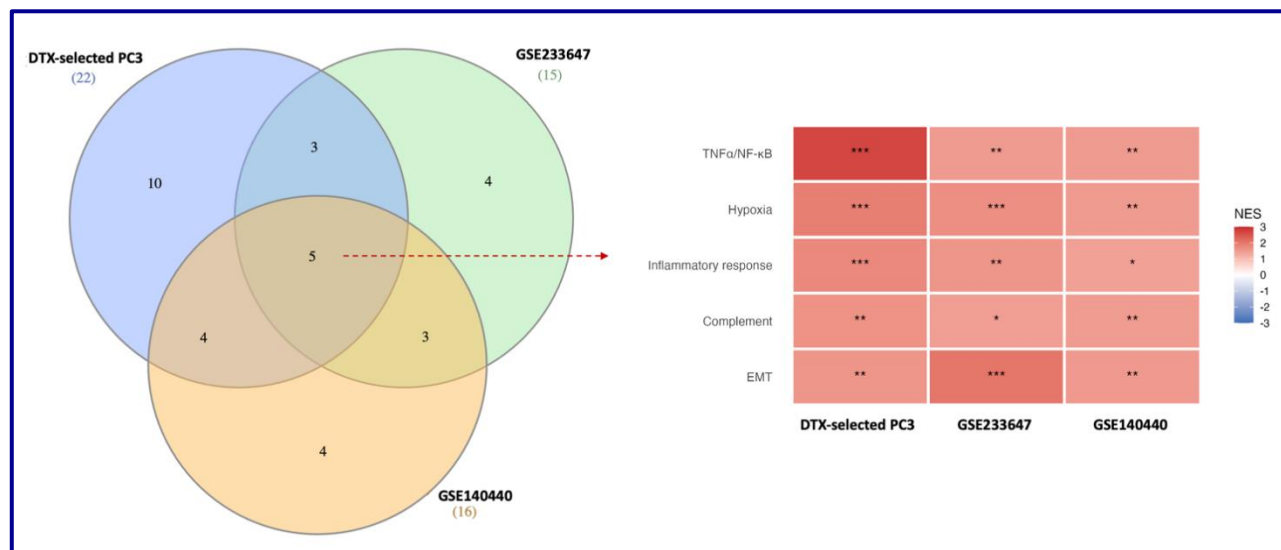
Примечание. (A) Отдельные ведущие гены, связанные с сигнатурой NF-κB/IL6/JAK/STAT3. (B) Отдельные ведущие гены из Hallmark сигнатуры «гомеостаз холестерина». Значения экспрессии были нормированы по гену и представлены в виде z-показателей по строкам. Цвета ячеек отражают относительный уровень экспрессии каждого гена в образцах: синий цвет соответствует экспрессии ниже среднего значения для данного гена, жёлтый - промежуточной экспрессии, а оранжевый - экспрессии выше среднего значения для данного гена.

To further evaluate the NF-κB/IL6/JAK/STAT3-associated inflammatory-stress signature, a heatmap of selected leading-edge genes was constructed (fig. 2A). The selected genes included: *IL6*, *TNFRSF1A*, *TNFRSF12A*, *RELA*, *NFKB1*, *NFKB2*, *NFKBIA*, *NFKBIE*, *TNFAIP3*, *CCL2*, *CCL20*, *CXCL8*, *CSF1*, *RIPK2*, *MYD88*, *TRAF1*, *BIRC3*, and *PIM1*. Most of these genes showed higher VST-normalized expression values in DTX-selected cells compared to control samples. Together, these data support the presence of an inflammatory-stress transcriptional signature consistent with NF-κB/IL6/JAK/STAT3-associated signaling in DTX-selected cells. Also of particular interest was the enrichment of the «Cholesterol homeostasis» pathway (NES = 2.12; FDR = 6×10^{-6}) in DTX-selected PC3 cells. To visualize this metabolic signature, a heatmap of selected leading-edge genes from the Hallmark cholesterol homeostasis gene set was constructed (Fig. 2B). The genes included: *MVD*, *NSDHL*, *SQLE*, *FDFT1*, *LDLR*, *DHCR7*, *EBP*, *FADS2*, *TMEM97*, *SCD*, *CHKA*, and *PLSCR1*. These genes are involved in sterol/cholesterol biosynthesis, uptake, and lipid metabolism. This concerted change likely reflects a rewiring of the cholesterol-associated metabolic program, which may be related to cellular adaptation to stepwise DTX selection.

To assess whether the identified PC3-associated transcriptomic signatures are reproducible at the pathway level, we additionally analyzed two independent public RNA-seq datasets of PC3 cells after DTX treatment, GSE233647 and GSE140440. Comparison of significantly enriched Hallmark signatures revealed five pathways shared across all three datasets: TNFα signaling via NF-κB, hypoxia, inflammatory response, complement, and epithelial–mesenchymal transition (fig. 3, table 2).

Figure 3. External in silico assessment of pathway-level concordance between the PC3 datasets

Рисунок 3. Внешняя in silico оценка согласованности на уровне сигнальных путей между PC3 наборами данных



Note. The Venn diagram shows the overlap of significantly enriched Hallmark signatures among the three datasets. The heatmap shows the normalized enrichment score (NES) for these common pathways. Red indicates positive enrichment, whereas blue indicates negative enrichment. *FDR < 0.05, **FDR < 0.01, ***FDR < 0.001 - statistical significance.

Примечание. Диаграмма Венна показывает перекрытие значимо обогащённых Hallmark сигнатур между тремя наборами данных. Тепловая карта показывает нормализованный показатель обогащения (NES) для этих общих путей. Красный цвет указывает на положительное обогащение, тогда как синий цвет указывает на отрицательное обогащение. *FDR < 0,05, **FDR < 0,01, ***FDR < 0,001 - статистическая значимость.

All five signatures demonstrated concordant positive enrichment across all datasets, supporting the reproducibility of inflammatory/stress-associated transcriptional remodeling in PC3 cells under DTX-associated selective pressure.

Table 2. Concordantly enriched Hallmark signatures in the DTX-selected PC3 dataset and two independent public PC3 datasets

Таблица 2. Согласованно обогащённые Hallmark сигнатуры в наборе данных DTX-отобранных клеток PC3 и двух независимых общедоступных PC3 наборах данных

Pathway	DTX-selected PC3		GSE233647		GSE140440	
	NES	FDR	NES	FDR	NES	FDR
TNFα signaling via NF-κB	2.69	4.70 × 10 ⁻²¹	1.50	8.10 × 10 ⁻³	1.50	3.50 × 10 ⁻³
Hypoxia	1.91	1.79 × 10 ⁻⁵	1.67	9.70 × 10 ⁻⁴	1.50	3.50 × 10 ⁻³
Inflammatory response	1.76	5.93 × 10 ⁻⁴	1.57	8.10 × 10 ⁻³	1.39	2.50 × 10 ⁻²
Complement	1.62	2.79 × 10 ⁻³	1.44	2.40 × 10 ⁻²	1.48	4.40 × 10 ⁻³
Epithelial-mesenchymal transition	1.57	3.96 × 10 ⁻³	2.05	5.70 × 10 ⁻⁷	1.53	2.60 × 10 ⁻³

Note. NES, normalized enrichment score; FDR, false discovery rate. Positive NES values indicate enrichment in DTX-selected PC3 cells, whereas negative NES values indicate negative enrichment relative to control PC3 cells.

Примечание. NES - нормализованный показатель обогащения; FDR - частота ложноположительных результатов. Положительные значения NES указывают на обогащение в DTX-отобранных клетках PC3, тогда как отрицательные значения NES указывают на отрицательное обогащение относительно контрольных клеток PC3.

DISCUSSION

One of the main findings of this study was the identification of an inflammatory/stress-associated transcriptomic signature in DTX-selected PC3 cells. At the GSEA level, this program was represented by a consistent positive enrichment of the TNFα signaling via NF-κB, inflammatory response, and IL6/JAK/STAT3 signaling pathways. The most pronounced signal was observed for the TNFα/NF-κB signature, suggesting activation of an NF-κB-associated transcriptional program in PC3

cells surviving and recovering after stepwise DTX selection. These findings should be interpreted as pathway-level transcriptomic associations rather than direct evidence of a causal role of NF- κ B/IL6/JAK/STAT3 signaling in DTX resistance. Various studies have previously shown an association between NF- κ B/IL6 signaling and the response to DTX and the development of a resistant phenotype in PCa models. Subsequent studies have also demonstrated the involvement of the NF- κ B–IL6–STAT3 axis in PCa progression and DTX chemoresistance. Furthermore, inhibition of NF- κ B–STAT3 dependent programs can enhance the effect of DTX, highlighting the potential for targeting this axis [Codony-Servat *et al.* 2013; Zhong *et al.* 2022; Cruz-Lozano *et al.* 2024].

The relevance of the inflammatory/stress-associated remodeling was further supported by an external *in silico* analysis of two independent public PC3 RNA-seq datasets, GSE233647 and GSE140440. Across the DTX-selected PC3 dataset and both public PC3 datasets, five Hallmark signatures showed concordant positive enrichment: TNF α signaling via NF- κ B, hypoxia, inflammatory response, complement, and epithelial–mesenchymal transition. This overlap supports the reproducibility of a broader inflammatory/stress-related transcriptional state in PC3 cells under DTX-associated selective pressure. Importantly, the public dataset analysis was used to assess pathway-level concordance and should not be interpreted as direct functional validation of DTX resistance.

The IL6/JAK/STAT3-associated axis emphasizes the search for secondary fungal metabolites with anti-inflammatory signaling activity. Such compounds may include metabolites of various structural groups - lactone derivatives, triterpenoids, polyketides, alkaloids, and other compounds, whose antitumor effects may be linked to the regulation of key tumor-associated signaling cascades [Evidente 2024]. The best characterized compound is galiellalactone, a secondary metabolite with documented STAT3-inhibitory activity, first isolated from the ascomycete *Galiella rufa* strain A111-95 [Köpcke *et al.* 2002]. This metabolite has been characterized as a direct STAT3 inhibitor, and galiellalactone has also been shown to inhibit the growth of STAT3-activated cells *in vitro* and *in vivo* in PCa models [Don-Doncow *et al.* 2014; Thaper *et al.* 2018]. It is worth noting that galiellalactone activity has also been demonstrated in other cancer types, such as in a breast cancer model where analogs capable of inhibiting STAT3 phosphorylation and inducing apoptosis in tumor cells were developed based on the structure of natural galiellalactone [Ko *et al.* 2019]. These results indicate the possibility of further chemical optimization of this compound for further studies.

Triterpenoids, particularly ganoderic acids produced by fungi of the genus *Ganoderma*, including *Ganoderma lucidum*, may be of interest as an additional direction for exploring fungal secondary metabolites capable of modulating the NF- κ B/IL6/JAK/STAT3 axis. Proapoptotic, cytotoxic, and anti-invasive effects have been described for this class of compounds in tumor models [García-Estrada *et al.* 2025].

The cholesterol-associated metabolic program emerged as another transcriptomic signature relevant to the subsequent selection of fungal metabolite classes. In our data, cholesterol homeostasis was positively enriched, and this enrichment was also observed in GSE140440 public PC3 dataset (NES = 1.52, FDR = 0.018), suggesting that cholesterol-associated remodeling may represent a reproducible but context-dependent component of the PC3 adaptive response. The biological significance of cholesterol metabolism is consistent with studies on the role of lipid metabolism in PCa progression, which indicate that dysregulation of lipid and cholesterol metabolism may serve as a tumor cell survival strategy and a potential therapeutic vulnerability [Guerrero-Ochoa *et al.* 2024]. In addition, remodeling of fatty acid, cholesterol, and phospholipid metabolism has been described as one of the key features of tumor progression and metabolic adaptation [Zhang *et al.* 2023].

Given the enrichment of cholesterol homeostasis in DTX-selected PC3 cells, statin-like fungal metabolites can be considered one of the promising classes of compounds for further screening of potential modifiers of drug tolerance [Tripathi *et al.* 2024]. Fungal statin-like metabolites, such as lovastatin produced by *Aspergillus terreus* and *Monascus sp.* and compactin/mevastatin produced by *Penicillium sp.*, may be considered for future screening. Moreover, lovastatin has been shown to exhibit antitumor effects through the induction of apoptosis, suppression of proliferation, inhibition of angiogenesis, and potential enhancement of tumor cell sensitivity to chemotherapeutic drugs [García-Estrada *et al.* 2025]. Thus, this class of fungal secondary metabolites can be considered a promising pool of compounds for subsequent screening of drug tolerance modifiers. It is important to note that the cholesterol-associated program should be considered a second, metabolically oriented direction for experimental targeting, complementing the central NF- κ B/IL6/JAK/STAT3-associated axis.

Overall, our results suggest that PC3 cells surviving and recovering after stepwise DTX selection are characterized by adaptive changes in inflammatory and metabolic transcriptomic programs. The identified NF- κ B/IL6/JAK/STAT3- and cholesterol homeostasis-associated signatures may serve as reference points for subsequent targeted searches for candidate compounds potentially capable of modulating DTX-associated adaptive programs in tumor cells. However, several limitations of this study should be considered, including the use of a single PC3-based model, which limits the generalizability of the findings to other PCa cell lines with different molecular backgrounds, such as DU145 or LNCaP, and the lack of validation of the identified pathways at the protein and functional levels. Finally, the fungal secondary metabolites discussed here were selected based on literature data and were not tested experimentally in this model. Therefore, they should be considered candidate compounds for future experimental validation.

FINANCIAL SUPPORT | ФИНАНСОВАЯ ПОДДЕРЖКА

This work was financially supported by the Russian Science Foundation, grant 25-24-01217.

Conflicts of Interest | Конфликт интересов

The authors declare no actual or potential conflicts of interest related to the publication of this article.

REFERENCES

- Bills G.F., Gloer J.B. (2016) Biologically Active Secondary Metabolites from the Fungi. *Microbiology Spectrum*. **4**(6) <https://doi.org/10.1128/microbiolspec.FUNK-0009-2016>
- Candia J., Ferrucci L. (2024) Assessment of Gene Set Enrichment Analysis using curated RNA-seq-based benchmarks. *PLoS One*. **19**(5): e0302696. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0302696> EDN: WXMAVI
- Codony-Servat J., Marín-Aguilera M., Visa L., García-Albéniz X., Pineda E., Fernández P.L., Filella X., Gascón P., Mellado B. (2013) Nuclear factor-kappa B and interleukin-6 related docetaxel resistance in castration-resistant prostate cancer. *The Prostate*. **73**(5): 512–521. <https://doi.org/10.1002/pros.22591>
- Cruz-Lozano J.R., Hernández-Flores G., Ortiz-Lazareno P.C., Palafox-Mariscal L.A., Vázquez-Ibarra K.C., González-Martínez K.L., Villaseñor-García M.M., Bravo-Cuellar A. (2024) Improvement of Docetaxel Efficacy through Simultaneous Blockade of Transcription Factors NF- κ B and STAT-3 Using Pentoxifylline and Stattic in Prostate Cancer Cells. *Current Issues in Molecular Biology*. **46**(9): 10140–10159. <https://doi.org/10.3390/cimb46090605> EDN: ARLBOY
- Dhiman V.K., Kumari M., Singh D. (2026) Chemoresistance: The hidden barrier in cancer treatment. *Cancer Pathogenesis and Therapy*. **4**(2): 98–109. <https://doi.org/10.1016/j.cpt.2025.07.001> EDN: ENZRJL

- Don-Doncow N., Escobar Z., Johansson M., Kjellström S., Garcia V., Munoz E., Sterner O., Bjartell A., Hellsten R. (2014) Galiellalactone is a direct inhibitor of the transcription factor STAT3 in prostate cancer cells. *The Journal of Biological Chemistry*. **289**(23): 15969–15978. <https://doi.org/10.1074/jbc.M114.564252>
- Ergin S., Kherad N., Alagoz M. (2022) RNA sequencing and its applications in cancer and rare diseases. *Molecular Biology Reports*. **49**(3): 2325–2333. <https://doi.org/10.1007/s11033-021-06963-0> EDN: NJOMCK
- Evidente A. (2024) Advances on anticancer fungal metabolites: sources, chemical and biological activities in the last decade (2012-2023). *Natural Products and Bioprospecting*. **14**(1): 31. <https://doi.org/10.1007/s13659-024-00452-0> EDN: KBIIXM
- García-Estrada C., Barreiro C., Martín J.F. (2025) Anticancer Secondary Metabolites Produced by Fungi: Potential and Representative Compounds. *International Journal of Molecular Sciences*. **27**(1): 101. <https://doi.org/10.3390/ijms27010101> EDN: KNCJYK
- Gu Y., Yang R., Zhang Y., Guo M., Takehiro K., Zhan M., Yang L., Wang H. (2025) Molecular mechanisms and therapeutic strategies in overcoming chemotherapy resistance in cancer. *Molecular Biomedicine*. **6**(1): 2. <https://doi.org/10.1186/s43556-024-00239-2> EDN: VIOHEJ
- Guerrero-Ochoa P., Rodríguez-Zapater S., Anel A., Esteban L.M., Camón-Fernández A., Espilez-Ortiz R., Gil-Sanz M.J., Borque-Fernando A. (2024) Prostate Cancer and the Mevalonate Pathway. *International Journal of Molecular Sciences*. **25**(4): 2152. <https://doi.org/10.3390/ijms25042152> EDN: VYHOZP
- Hussain M., Fizazi K., Shore N.D., Heidegger I., Smith M.R., Tombal B., Saad F. (2024) Metastatic Hormone-Sensitive Prostate Cancer and Combination Treatment Outcomes: A Review. *JAMA Oncology*. **10**(6): 807. <https://doi.org/10.1001/jamaoncol.2024.0591> EDN: ZXOZHM
- Ko H., Lee J., Kim H., Kim T., Han Y., Suh Y.-G., Chun J., Kim Y., Ahn K. (2019) Novel Galiellalactone Analogues Can Target STAT3 Phosphorylation and Cause Apoptosis in Triple-Negative Breast Cancer. *Biomolecules*. **9**(5): 170. <https://doi.org/10.3390/biom9050170> EDN: KKWWNS
- Köpcke B., Weber R.W.S., Anke H. (2002) Galiellalactone and its biogenetic precursors as chemotaxonomic markers of the Sarcosomataceae (Ascomycota). *Phytochemistry*. **60**(7): 709–714. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(02\)00193-0](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(02)00193-0) EDN: AYCYPD
- Le T.K., Duong Q.H., Baylot V., Fargette C., Baboudjian M., Colleaux L., Taïeb D., Rocchi P. (2023) Castration-Resistant Prostate Cancer: From Uncovered Resistance Mechanisms to Current Treatments. *Cancers*. **15**(20): 5047. <https://doi.org/10.3390/cancers15205047> EDN: YMLWYS
- Menyhart O., Kothalawala W.J., Györfy B. (2025) A gene set enrichment analysis for cancer hallmarks. *Journal of Pharmaceutical Analysis*. **15**(5): 101065. <https://doi.org/10.1016/j.jpha.2024.101065> EDN: QVPJXK
- Pudova E., Kobelyatskaya A., Katunina I., Snezhkina A., Nyushko K., Fedorova M., Pavlov V., Bulavkina E., Dalina A., Tkachev S. et al. (2022) Docetaxel Resistance in Castration-Resistant Prostate Cancer: Transcriptomic Determinants and the Effect of Inhibiting Wnt/ β -Catenin Signaling by XAV939. *International Journal of Molecular Sciences*. **23**(21): 12837. <https://doi.org/10.3390/ijms232112837> EDN: CPGOLC
- Sekino Y., Teishima J. (2020) Molecular mechanisms of docetaxel resistance in prostate cancer. *Cancer Drug Resistance*. <https://doi.org/10.20517/cdr.2020.37> EDN: GIONCE
- Siegel R.L., Kratzer T.B., Giaquinto A.N., Sung H., Jemal A. (2025) Cancer statistics, 2025. *CA: A Cancer Journal for Clinicians*. **75**(1): 10–45. <https://doi.org/10.3322/caac.21871> EDN: MHQXTB
- Sonowal S., Gogoi U., Buragohain K., Nath R. (2024) Endophytic fungi as a potential source of anti-cancer drug. *Archives of Microbiology*. **206**(3): 122. <https://doi.org/10.1007/s00203-024-03829-4> EDN: FYOTSP
- Thaper D., Vahid S., Kaur R., Kumar S., Nouruzi S., Bishop J.L., Johansson M., Zoubeidi A. (2018) Galiellalactone inhibits the STAT3/AR signaling axis and suppresses Enzalutamide-resistant Prostate Cancer. *Scientific Reports*. **8**(1): 17307. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-35612-z> EDN: ODCBXT
- Tripathi S., Gupta E., Galande S. (2024) Statins as anti-tumor agents: A paradigm for repurposed drugs. *Cancer Reports*. **7**(5): e2078. <https://doi.org/10.1002/cnr2.2078> EDN: XJKYLE
- Zafar A., Khatoun S., Khan M.J., Abu J., Naeem A. (2025) Advancements and limitations in traditional anti-cancer therapies: a comprehensive review of surgery, chemotherapy,

- radiation therapy, and hormonal therapy. *Discover Oncology*. **16**(1): 607. <https://doi.org/10.1007/s12672-025-02198-8> EDN: GYFUOZ
- Zhang S., Shi G., Xu X., Guo X., Li S., Li Z., Wu Q., Yin W.-B. (2024) Global Analysis of Natural Products Biosynthetic Diversity Encoded in Fungal Genomes. *Journal of Fungi*. **10**(9): 653. <https://doi.org/10.3390/jof10090653> EDN: XOUNOO
- Zhang Z., Wang W., Kong P., Feng K., Liu C., Sun T., Sang Y., Duan X., Tao Z., Liu W. (2023) New insights into lipid metabolism and prostate cancer (Review). *International Journal of Oncology*. **62**(6): 74. <https://doi.org/10.3892/ijo.2023.5522> EDN: EXURLP
- Zhong W., Wu K., Long Z., Zhou X., Zhong C., Wang S., Lai H., Guo Y., Lv D., Lu J. *et al.* (2022) Gut dysbiosis promotes prostate cancer progression and docetaxel resistance via activating NF- κ B-IL6-STAT3 axis. *Microbiome*. **10**(1): 94. <https://doi.org/10.1186/s40168-022-01289-w> EDN: LSXOUU

Cited as

Katunina I.V., Shishkina A.S., Pudova E.A. (2026). Transcriptomic signatures of docetaxeladaptation in the PC3 prostate cancer cell line: NF- κ B/IL6/JAK/STAT3-signaling and cholesterol metabolism as guides for the search for fungal secondary metabolites. *Ecobiotech*. **9**(2): 209-219. DOI: <http://doi.org/10.31163/2618-964X/2026-17> EDN: <https://www.elibrary.ru/nmqllk>

Information About the Author(s)

Irina Vasilievna Katunina, Engelhardt Institute of Molecular Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia. E-mail: i.katunina125@gmail.com, [WoS ResearcherID: OUI-4906-2025](https://orcid.org/0009-0008-8106-2487), [Scopus ID: 57751657100](https://orcid.org/57751657100), [ORCID: 0009-0008-8106-2487](https://orcid.org/0009-0008-8106-2487).

Anna Sergeevna Shishkina, Engelhardt Institute of Molecular Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia. E-mail: Shishkinaanna2020@mail.ru

Elena Anatolevna Pudova, PhD in Biological Sciences, Engelhardt Institute of Molecular Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia. E-mail: pudova_elena@inbox.ru, [SPIN-код: 6520-5505](https://orcid.org/6520-5505), [WoS ResearcherID: P-9299-2017](https://orcid.org/P-9299-2017), [Scopus ID: 57194144947](https://orcid.org/57194144947), [ORCID: 0000-0002-5492-1361](https://orcid.org/0000-0002-5492-1361).

Цитировать как

Катунина И.В., Шишкина А.С., Пудова Е.А. (2026). Транскриптомные сигнатуры адаптации к доцетакселу в клеточной линии рака предстательной железы PC3: NF- κ B/IL6/JAK/STAT3-сигналинг и метаболизм холестерина как ориентиры для поиска вторичных метаболитов грибов. *Экобиотех*. **9**(2): 209-219. DOI: <http://doi.org/10.31163/2618-964X/2026-17> EDN: <https://www.elibrary.ru/nmqllk>

Сведения об авторе/ах

Ирина Васильевна Катунина, Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта РАН, Москва, Россия. E-mail: i.katunina125@gmail.com, [WoS ResearcherID: OUI-4906-2025](https://orcid.org/0009-0008-8106-2487), [Scopus ID: 57751657100](https://orcid.org/57751657100), [ORCID: 0009-0008-8106-2487](https://orcid.org/0009-0008-8106-2487).

Анна Сергеевна Шишкина, Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта РАН, Москва, Россия. E-mail: Shishkinaanna2020@mail.ru

Елена Анатольевна Пудова, к.б.н., Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта РАН, Москва, Россия. E-mail: pudova_elena@inbox.ru, [SPIN-код: 6520-5505](https://orcid.org/6520-5505), [WoS ResearcherID: P-9299-2017](https://orcid.org/P-9299-2017), [Scopus ID: 57194144947](https://orcid.org/57194144947), [ORCID: 0000-0002-5492-1361](https://orcid.org/0000-0002-5492-1361).

LIST OF ABBREVIATIONS

AR - Androgen receptor
CRPC - Castration-resistant prostate cancer
E2F - E2 transcription factor family
FBS - Fetal bovine serum
FDR - False discovery rate
FASTQ - sequencing data format
G2/M - Gap 2/mitosis phase of the cell cycle
GSEA - Gene Set Enrichment Analysis
IL6 - Interleukin 6
JAK - Janus kinase
mRNA - Messenger RNA

NES - Normalized enrichment score
NF- κ B - Nuclear factor kappa-light-chain-enhancer of activated B cells
PCa - Prostate cancer
PC3 - Human prostate cancer cell line PC-3
RNA-seq - RNA sequencing
STAT3 - Signal transducer and activator of transcription 3
TNF α - Tumor necrosis factor alpha
VST - Variance-stabilizing transformation



ПЕРСПЕКТИВЫ ПРИМЕНЕНИЯ ГАЛОТОЛЕРАНТНОГО ШТАММА БИОПЛЕНКООБРАЗУЮЩИХ БАКТЕРИЙ ДЛЯ ПОВЫШЕНИЯ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ К ЗАСОЛЕНИЮ ПОЧВЫ

Кузина Е.В., Мухаматдырова С.Р.,
Искужина М.Г., Рафикова Г.Ф., Кульбаева Л.А.,
Шарипова Ю.Ю., Коршунова Т.Ю.*

Уфимский институт биологии Уфимского федерального
исследовательского центра РАН, Уфа, Россия

*E-mail lab.biotech@yandex.ru

PROSPECTS FOR USING A HALOTOLERANT STRAIN OF BIOFILM-FORMING BACTERIA TO INCREASE PLANT RESISTANCE TO SOIL SALINITY

Kuzina E.V., Mukhamatdyarova S.R.,
Iskuzhina M.G., Rafikova G.F., Kulbaeva L.A.,
Sharipova Yu.Yu., Korshunova T.Yu.*

Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Research Center of the
Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia

*E-mail lab.biotech@yandex.ru

Аннотация

Выделен и идентифицирован новый галотолерантный штамм бактерий *Bacillus atrophaeus* ANT22, обладающий ростстимулирующими свойствами (продукция индолил-3-уксусной кислоты, фосфатмобилизация, антагонистическая активность) и способностью к образованию биопленки. Изучено воздействие солей (сульфата магния, хлорида натрия) на эти свойства. В модельном эксперименте оценено влияние обработки семян люпина этим штаммом на морфологические и биохимические показатели растений при нормальных условиях и при наличии в почве хлорида натрия (0.25% масс.). Показано, что *B. atrophaeus* ANT22 усиливал рост растений, особенно при засолении. В присутствии NaCl инокуляция увеличивала длину и массу корней на 46.5 и 48.3% соответственно, приводила к удлинению побега на 12.0% и повышению его массы на 27.9%, а также способствовала возрастанию количества листьев и их массы (на 36.8 и 30.9% соответственно) относительно неинокулированных растений в засоленной почве. Кроме того, бактеризация усиливала на 21.3% выработку хлорофилла в растениях, посаженных в почву с NaCl, и снижала в них содержание малонового диальдегида в 1.4 раза по сравнению с необработанными вариантами. Полученные результаты свидетельствуют о перспективности использования галотолерантного пленкообразующего штамма *B. atrophaeus* ANT22 для стимулирования роста растений в засоленной почве.

Ключевые слова:

Bacillus atrophaeus ANT22, галотолерантность, ростстимулирующая активность, биопленка, хлорид натрия, сульфат магния, люпин

Поступила в редакцию: 03.06.2026

Принято в печать: 18.06.2026

Abstract

A new halotolerant bacterial strain, *Bacillus atrophaeus* ANT22, was isolated and identified. It possesses growth-promoting properties (i.e., indole-3-acetic acid production, phosphate mobilization, and antagonistic activity) and biofilm-forming capacity. The effects of magnesium sulphate and sodium chloride salts on these properties were studied. A model experiment was conducted to assess the effect of treating lupine seeds with this strain on the morphological and biochemical parameters of plants under normal conditions and in the presence of 0.25% sodium chloride in the soil. *B. atrophaeus* ANT22 enhanced plant growth, especially under saline conditions. In the presence of NaCl, inoculation increased root length and weight by 46.5% and 48.3%, respectively, led to shoot elongation by 12.0% and an increase in shoot weight by 27.9%, and also contributed to an increase in the number of leaves and their weight (by 36.8% and 30.9%, respectively) relative to uninoculated plants in saline soil. Furthermore, bacterization increased chlorophyll production by 21.3% in plants planted in soil with NaCl and reduced malondialdehyde levels by 1.4 times compared with untreated samples. These results demonstrate the potential of using the halotolerant film-forming strain *B. atrophaeus* ANT22 to stimulate plant growth in saline soil.

Keywords:

Bacillus, halotolerance, growth-promoting activity, biofilm, sodium chloride, magnesium sulfate, lupine

Received: 03.06.2026

Accepted: 18.06.2026

ВВЕДЕНИЕ

Засоление почв, связанное, в первую очередь, с нерациональной деятельностью человека, приводит к ухудшению или даже потере почвенных функций [Pan *et al.* 2024]. Из-за высокого содержания растворимых солей ограничивается поглощение воды и питательных веществ корнями растений, что вызывает замедление роста и развития, а также снижение урожайности агрономически ценных культур [Tomaz *et al.* 2026]. При этом площадь засоленных земель во всем мире продолжает увеличиваться и это становится основным экологическим фактором, препятствующим эффективному развитию сельского хозяйства и создающим угрозу для продовольственной безопасности и устойчивого социально-экономического развития [Shokri *et al.* 2024].

Существующие агрохимические и технические приемы борьбы с засоленностью почв не способны полностью решить эту проблему из-за низкой эффективности, дороговизны и негативного влияния на окружающую среду [Wang *et al.* 2021]. Использование биологических методов, в частности, галотолерантных ростстимулирующих (PGP) бактерий может повысить устойчивость растений к солям и улучшить их продуктивность при избыточном содержании токсичных ионов. По сравнению с традиционными мерами, применение микробных агентов требует меньших материальных и финансовых затрат и является экологически чистым [Pan *et al.* 2022]. Помимо свойств, усиливающих рост и развитие растений (азотфиксация, фосфатмобилизация, антагонизм в отношении фитопатогенов, продукция различных метаболитов, индукция системной устойчивости и пр.) многие бактерии обладают широкими адаптивными возможностями, связанными, в первую очередь, с их способностью к формированию биопленок. Последние представляют собою сложные сообщества микроорганизмов, инкапсулированных в матрицу, состоящую из полисахаридов, нуклеиновых кислот, белков и липидов. Находясь внутри биопленки и взаимодействуя друг с другом посредством внутриклеточной коммуникации, микроорганизмы могут прикрепляться к любым поверхностям (в том числе, корням), сохраняя, тем самым, свою жизнеспособность при наличии многообразных стрессовых факторов внешней среды, а также способствуя защите растений от токсического действия солей [Ramasamy, Mahawar 2023; Brokate *et al.* 2024].

Люпин является ценной зернобобовой культурой, которая содержит большое количество белка, витаминов и минералов и идет на производство кормов для животноводства – зерна и зеленой массы. Также он широко используется в качестве сидерата – его посевы обогащают почву азотом и, благодаря мощной корневой системе, улучшают ее структуру. Продукты переработки люпина – мука, масло, белковые изоляты и гидролизаты используются в пищевой промышленности для изготовления функциональных продуктов питания и биологически активных добавок [Shaaban *et al.* 2022]. Люпин умеренно терпим к засухе, но очень чувствителен к солености среды [Hashem *et al.* 2023; Ihsan *et al.* 2024]. Инокуляция галотолерантными PGP бактериями могла бы способствовать повышению урожайности этой важной сельскохозяйственной культуры при выращивании в условиях засоления.

Целью данной работы было выделение нового галотолерантного штамма бактерий и изучение его ростстимулирующих свойств и способности к образованию биопленки, в том числе в присутствии солей, а также оценка его влияния на биохимические и морфологические показатели растений люпина при засолении почвы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Штамм бактерий ANT22 был выделен из образца пахотной почвы с территории Республики Башкортостан (Россия) методом накопительных культур путем посева почвенной суспензии на среду МПА (ФБУН ГНЦ ПМБ, Россия) с 5% NaCl. Вид микроорганизмов устанавливали

секвенированием фрагмента гена 16S рРНК. Тотальную ДНК из бактериальных клеток выделяли с помощью набора реактивов «diaGene» («Диаэм», Россия). Амплификацию проводили с универсальными праймерами 27F и 1492R [Lane 1991]. Секвенирование выполняли на автоматическом секвенаторе Нанофор 05 («Синтол», Россия) с применением набора реактивов «GenSeq-100» («Синтол», Россия). Поиск гомологичных нуклеотидных последовательностей проводили в базе данных EzBioCloud (<http://www.ezbiocloud.net/taxonomy>).

Устойчивость штамма к засолению проверяли по визуальным параметрам роста по штриху на МПА с добавлением NaCl до конечной концентрации 1–15%.

Фосфатмобилизирующую активность оценивали на среде Пиковской с ортофосфатом кальция [Пиковская 1948], через расчет индекса солюбилизации, т.е. отношения диаметра зоны просветления вокруг колонии бактерий к диаметру колонии.

Для анализа количества индолил-3-уксусной кислоты (ИУК) в ультрафильтрате культуральной жидкости штамма его культивировали на среде следующего состава (г/л): пептон – 10.0, дрожжевой экстракт – 3.0, глюкоза – 1.0, NaCl – 5.0. Содержание ИУК устанавливали с помощью высокоэффективной жидкостной хроматографии в системе LC-20 Prominence с диодно-матричным детектором SPD-M20A («Shimadzu», Япония) [Стариков, Четвериков 2020].

О наличии у штамма антагонизма в отношении фитопатогенных микромицетов судили по величине диаметра (мм) зоны ингибирования роста гриба вокруг колонии бактерии, выращенной на картофельно-глюкозном агаре (HiMedia Laboratories, Индия). В качестве тест-объектов использовали *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoemaker (UIB F-9), *Fusarium culmorum* (W.G. Sm.) Sacc. (ВКМ 844), *Alternaria alternata* (Fr.) Keissl. (ВКМ F-3047).

Влияние хлорида натрия и сульфата магния на ростстимулирующие свойства штамма оценивали путем их добавления в среды для культивирования (3% масс.).

Для количественного выявления способности бактерий к образованию биопленок, в том числе в присутствии хлорида натрия или сульфата магния (1–6% масс.), их выращивали на среде LB в модификации Lennox [Юшин и др. 2019] в полистироловых планшетах (Corning, США) в течении 3 или 6 сут. Биопленки окрашивали кристаллическим фиолетовым [Coffey, Anderson 2014], после чего оценивали уровень его абсорбции по величине оптической плотности (OD) на планшетном ридере «Feyond-A300» с функциями спектрофотометра, люминометра и флуориметра («Allsheng», КНР) при длине волны 570 нм.

Способность микроорганизмов к усилению роста растений люпина белого (*Lupinus albus* L., сем. *Fabaceae*) сорта Дега при засолении NaCl проверяли в лабораторном опыте в условиях светоплощадки (плотность потока фотонов ФАР 240 мкмоль/м²/с, фотопериод 14 ч). Трехсуточные проростки люпина замачивали на 20 мин в культуральной жидкости штамма (титр 10⁵ КОЕ/мл), полученной на модифицированной среде LB. Контрольные проростки обрабатывали дистиллированной водой. Далее проростки по 5 шт. помещали в пластиковые сосуды с 400 г почвенно-песчаной смеси (9:1), содержащей NaCl (0.25% масс.). Продолжительность эксперимента 14 сут. Влажность почвы поддерживали на уровне 60% от полной влагоемкости.

На 10 сут опыта анализировали биохимические показатели растений. Содержание малонового диальдегида (МДА) устанавливали спектрофотометрическим методом путем реакции экстракта из листьев (экстрагент 10% трихлоруксусная кислота) с тиобарбитуровой кислотой [Uchiyama, Mihara 1978].

Количество хлорофилла (*a+b*) и индекс азотного баланса (NBI) определяли с помощью портативного оптического анализатора DUALEX Scientific + (FORCE-A, Франция).

После завершения эксперимента измеряли длину и сырую массу корней и побегов, а также сырую массу и количество листьев.

Эксперименты выполняли в трехкратной повторности. Статистическую обработку проводили с применением программ MS Excel 2010. Данные представлены как среднее \pm стандартная ошибка. Достоверность различий оценивали по t-критерию Стьюдента ($p < 0.05$).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На сегодняшний день во всем мире засоленность почвы является одним из основных препятствий для производства продуктов питания. Для минимизации негативных последствий этого явления были разработаны многочисленные стратегии, такие как селекция и генная инженерия растений, агрохимические мероприятия, а также применение галотолерантных бактерий, способствующих росту растений [Ha-Tran *et al.* 2021]. Так, при солевом стрессе показано стимулирующее влияние солеустойчивых штаммов *Pseudomonas paraalactis*, *Bacillus cereus*, *Sinorhizobium meliloti* и *Acinetobacter radioresistens* на растения огурца [Pérez-García *et al.* 2025], а штамма *Kocuria rhizophila* Y1 – на растения кукурузы [Li *et al.* 2020].

В настоящей работе в результате секвенирования фрагмента гена, кодирующего 16S рРНК (номер нуклеотидной последовательности в GenBank PZ142597), установлено, что изолят ANT22, выделенный на среде с 5% NaCl, имеет 100% сходства со типовым штаммом *Bacillus atrophaeus* JCM 9070. Микроорганизм может расти в присутствии хлорида натрия в количестве 1–14% и является галотолерантным штаммом, что свидетельствует о возможности его интродукции в почву с повышенным содержанием солей.

Однако для оценки перспективы применения в сельском хозяйстве следовало изучить, относится ли выделенный штамм к группе PGP микроорганизмов. Обычно обращают внимание на такие характеристики бактерий, как способность к улучшению минерального питания растений и синтезу веществ, непосредственно усиливающих их рост и развитие, а также к подавлению жизнедеятельности фитопатогенных микроорганизмов, микромицетов, в частности [Gómez-Godínez *et al.* 2023; Hasan *et al.* 2024]. У *B. atrophaeus* ANT22 выявлен ряд свойств, положительно влияющих на растения, таких как: продукция ИУК, растворение неорганического фосфата, антагонизм в отношении фитопатогенных микромицетов разных родов. Кроме того, штамм способен к пленкообразованию (таблица 1).

Таблица 1. Свойства штамма *B. atrophaeus* ANT22 и влияние на них солей **Table 1. Properties of strain *B. atrophaeus* ANT22 and the effect of salts on them**

Свойство	Среда LB	Среда LB с NaCl (3% масс.)	Среда LB с MgSO ₄ (3% масс.)
Индекс солюбилизации	1.5 \pm 0.1	1.5 \pm 0.1	1.1 \pm 0.1
Производство ИУК, нг/мл	586.3 \pm 32.4	не обнаружена	не обнаружена
Диаметр зоны задержки роста, мм	<i>B. sorokiniana</i>	25.2 \pm 1.3	15.1 \pm 0.9
	<i>F. culmorum</i>	10.4 \pm 0.8	10.6 \pm 0.9
	<i>A. alternata</i>	10.4 \pm 0.7	10.2 \pm 0.8
Плотность биопленки при OD ₅₇₀	0.463 \pm 0.025	0.468 \pm 0.029	0.373 \pm 0.021

Так как предполагается, что штамм может быть использован для стимуляции роста растений при засолении, то было интересно изучить как проявляются его PGP свойства в этих условиях. Наличие в среде хлорида натрия резко снижало синтез ИУК до полного отсутствия при детекции используемым методом, но не оказывало какого-либо эффекта на способность к растворению фосфата (индекс солюбилизации оставался равным 1.5) (таблица 1). Ранее показано, что присутствие NaCl может по-разному влиять на ростостимулирующие свойства галотолерантных микроорганизмов, в том числе как усиливать, так и подавлять фосфатмобилизацию и продукцию

ИУК [Saleem *et al.* 2021; Kapadia *et al.* 2022; Radhakrishnan, Krishnasamy 2024; Loganathan *et al.* 2026]. Воздействие соли на антагонистическую активность штамма было неоднозначным – диаметр зоны задержки роста *F. culmorum* и *A. alternata* не изменился, однако в случае с *B. sorokiniana* произошло уменьшение этого показателя на 60%. Внесение NaCl не влияло на образование биопленки (OD_{570} составляла 0.468 и 0.463 соответственно) (таблица 1).

Что касается сульфата магния, то он оказывал более выраженный отрицательный эффект на все изученные свойства ANT22 (таблица 1). Его добавление в среду приводило к полному ингибированию выработки ИУК, снижению индекса солюбилизации, уменьшению антагонистической активности, а также плотности биопленки.

При более подробном исследовании процесса пленкообразования в присутствии различных концентраций хлорида натрия и сульфата магния показано, что независимо от длительности культивирования наличие 1–2% NaCl или $MgSO_4$ увеличивало интенсивность пленкообразования по сравнению с исходной средой (таблица 2). Более значительное засоление (4–6%) ингибировало образование биопленки, однако при данных концентрациях хлорида натрия она была более стабильной.

Таблица 2. Влияние концентрации NaCl и $MgSO_4$ и времени культивирования на образование биопленки ($OD_{опыт}/OD_{контроль}$)*

Table 2. Effect of NaCl and $MgSO_4$ concentrations and cultivation time on biofilm formation ($OD_{test}/OD_{control}$)*

Вариант	Время культивирования, сут			
	3		6	
Среда LB	5.79±0.31		2.75±0.16	
Содержание соли в среде, %	NaCl	$MgSO_4$	NaCl	$MgSO_4$
1	7.44±0.35	9.16±0.67	4.81±0.29	4.00±0.24
2	7.33±0.40	6.51±0.43	3.95±0.20	3.88±0.22
3	5.85±0.31	4.66±0.24	2.93±0.18	3.33±0.19
4	2.53±0.12	2.81±0.18	2.90±0.17	2.12±0.15
5	2.33±0.15	2.04±0.15	2.94±0.20	1.75±0.14
6	1.40±0.09	1.66±0.11	2.91±0.16	1.26±0.08

Примечание. * – отношение OD, измеренной в вариантах с инокуляцией, к OD контрольного варианта (без инокуляции).

Note. * is the ratio of the OD measured in variants with inoculation to the OD of the control variant (without inoculation).

Оценку влияния бактериализации на рост и развитие люпина проводили при его выращивании в сосудах с хлоридно-натриевым типом засоления почвы. NaCl негативно влиял на морфологические параметры растения – наблюдалось подавление роста корней (на 29.9%) и уменьшение их массы (на 23.6%) (таблица 3). Как уже писалось выше, люпин не является солеустойчивой культурой и в условиях засоления его рост угнетается [Hussien 2022; Hashem *et al.* 2023; Ihsan *et al.* 2024]. Наиболее вероятной причиной этого может быть, как уменьшение доступности влаги за счет снижения водного потенциала почвенного раствора, что вызывает дегидратацию клеток растений, так и непосредственное токсическое действие повышенного содержания ионов натрия и хлора. Последнее проявляется в подавлении активности ферментов, возрастании количества активных форм кислорода, развитии окислительного стресса и уменьшении поглощения необходимых питательных элементов, таких как кальций и калий. Считается что, в общем, угнетающее действие хлорида натрия на растения связано с нарушением водного баланса и ионного гомеостаза [Saddiq *et al.* 2021; Balasubramaniam *et al.* 2023].

Сравнение ростовых характеристик бактеризованных и не бактеризованных растений люпина свидетельствует о том, что ANT22 усиливал их рост, что наиболее заметно проявилось

при засолении (таблица 3). Так, не оказывая значимого эффекта на длину и массу корней при нормальных условиях, инокуляция увеличивала эти показатели в присутствии NaCl на 46.5 и 48.3% соответственно (по сравнению с аналогичным вариантом с засолением, но без внесения бактерий), доводя их до контрольных значений и выше. Возможной причиной этого может быть способность изучаемого микроорганизма к образованию биопленки на корнях, которая защищает их от токсического действия хлорида натрия [Çam *et al.* 2023; Thakur, Yadav 2024]. В дальнейшем хорошо развитая корневая система будет содействовать успешному росту растений за счет обеспечения им доступа к воде и питательным веществам, залегающим в более глубоких слоях почвы.

Таблица 3. Морфологические и биохимические параметры растений

Table 3. Morphological and biochemical parameters of plants

Параметр		Контроль	ANT22	NaCl	NaCl + ANT22
Длина, см	корень	19.17±1.23 ^b	19.13±1.31 ^b	13.43±0.91 ^a	19.67±1.22 ^b
	побег	11.25±0.70 ^a	13.67±0.89 ^b	11.47±0.55 ^a	12.85±0.67 ^b
Масса, г	корень	0.72±0.05 ^b	0.71±0.05 ^b	0.60±0.03 ^a	0.89±0.07 ^c
	побег	2.12±0.12 ^a	2.58±0.13 ^b	2.29±0.14 ^a	2.93±0.18 ^c
Количество листьев, шт.		4.02±0.26 ^a	4.01±0.23 ^a	3.70±0.18 ^a	5.06±0.34 ^b
Масса листьев, г		1.06±0.06 ^b	1.53±0.09 ^c	0.81±0.05 ^a	1.06±0.07 ^b
Хлорофилл, мкг/см ²		35.98±2.61 ^b	37.49±2.85 ^b	31.21±2.10 ^a	37.87±2.90 ^b
NBI, у.е.		90.03±4.06 ^a	89.39±5.43 ^a	87.05±5.10 ^a	90.65±5.89 ^a
МДА, мкмоль/г		29.11±1.71 ^a	36.23±2.12 ^b	47.85±3.05 ^c	34.68±2.34 ^b

Примечание. Статистически значимые различия средних значений для каждого показателя отмечены разными буквами ($p \leq 0.05$). Сравниваются значения в строках.

Note. Statistically significant differences in the average values for each indicator are marked with different letters ($p < 0.05$). The values are compared in rows.

Так как люпин является важной кормовой культурой, то значимым критерием эффективности бактериальной обработки является величина его наземной биомассы. В варианте без солевой нагрузки инокуляция штаммом ANT22 увеличивала длину и массу побега (на 21.5 и 21.7%), а также массу листьев (на 44.3%) по сравнению с контролем (таблица 3). При засолении интродукция микроорганизмов приводила к удлинению побега на 12.0% и возрастанию его массы на 27.9%, а также положительно влияла на количество листьев и их массу. Прибавка этих показателей относительно неинокулированных растений в почве с NaCl составила 36.8 и 30.9% соответственно.

Угнетающее действие хлоридного засоления на ассимиляционный аппарат растений наиболее заметно проявляется в ингибировании синтеза фотосинтетических пигментов. Снижение уровня хлорофилла вызвано увеличением активности фермента хлорофиллазы, что, в свою очередь, приводит к нарушению структуры хлоропласта и дестабилизации пигмент-белкового комплекса. Окисление фотосинтетических пигментов является дополнительной причиной образования активных форм кислорода и способствует развитию окислительного стресса у растений [Wungrampha *et al.* 2018; Hannachi *et al.* 2022]. Имеется много сообщений, в которых подчеркивается важность определения содержания хлорофилла в оценке реакции растений на экологические стрессы и, в частности, стресса, связанного с засолением [Agha *et al.* 2023; Koźmińska *et al.* 2024]. В настоящем исследовании присутствие соли подавляло образование хлорофилла на 13.3% по сравнению с контролем. При этом отмечена тенденция усиления его выработки у инокулированных штаммом ANT22 растений в почве без NaCl, но достоверное увеличение

синтеза пигмента на 21.3% наблюдалось только у бактеризованных растений, которые росли в засоленной почве (таблица 3).

Соотношение между количеством хлорофилла и флавоноидов описывается индексом азотного баланса растений, который является показателем изменения соотношения N : C в листьях и напрямую коррелирует с содержанием азота в зеленой массе. Его считают индикатором азотного статуса растений – чем выше значения NBI, тем значительнее содержание азота [Fan *et al.* 2022]. В данной работе не было обнаружено достоверных отличий между этим показателем в различных вариантах опыта.

Вызванный соленостью окислительный стресс часто измеряется с помощью малонового диальдегида, который является конечным продуктом перекисного окисления липидов. При избыточных количествах NaCl происходит образование свободных радикалов, которые индуцируют распад полиненасыщенных жирных кислот клеточной мембраны и накопление МДА в растительных тканях увеличивается [Villalobos-López *et al.* 2022]. В описываемом эксперименте засоление привело к росту содержания этого соединения в листьях люпина в 1.6 раза, что указывает на наличие сильного окислительного стресса (таблица 3). Несмотря на то, что у растений в почве без соли бактеризация штаммом ANT22 вызвала повышение количества МДА, использование микроорганизмов на растениях, посаженных в почву с NaCl, снижало в них его уровень в 1.4 раза по сравнению с необработанными вариантами. Вероятно, это происходило за счет сокращения накопления активных форм кислорода и ослабления окислительного повреждения клеток. Аналогичное уменьшение накопления МДА при солевом стрессе в результате бактеризации также зафиксировано у других растений [Khan *et al.* 2021; Neshat *et al.* 2022].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выделен штамм галотолерантных бактерий *Bacillus atrophaeus* ANT22, обладающий антагонистической активностью в отношении фитопатогенных микромицетов (*B. Sorokiniana*, *F. culmorum*, *A. alternata*), способностью к растворению фосфата (индекс солиubilизации 1.5), продукции ИУК (586.3 нг/мл) и образованию биопленки. В модельном эксперименте с засолением почвы хлоридом натрия (0.25% масс.) показано, что инокуляция семян люпина этим штаммом приводила к улучшению морфологических показателей растений (возрастанию массы и длины корней (на 48.3 и 46.5% соответственно) и побегов (на 27.9 и 36.8% соответственно), увеличению числа листьев на 36.8% и их массы на 30.9%), а также к снижению окислительного стресса за счет активизации образования хлорофилла (его содержание повысилось на 21.3%) и уменьшения уровня МДА в 1.4 раза.

Таким образом, галотолерантный пленкообразующий PGP штамм *B. atrophaeus* ANT22 имеет определенные перспективы для применения в качестве средства для повышения устойчивости чувствительных растений к солевому стрессу и стимулирования их роста в условиях засоления почв.

ФИНАНСОВАЯ ПОДДЕРЖКА

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 25-24-00879, <https://rscf.ru/project/25-24-00879/>.

Конфликт интересов | Conflicts of Interest

Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией настоящей статьи (The authors declare no actual or potential conflicts of interest related to the publication of this article).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Пиковская С.И. (1948) Мобилизация фосфора в почве в связи с жизнедеятельностью некоторых видов микробов. *Микробиология*. **17**(5): 362–370.
- Стариков С.Н., Четвериков С.П. (2020) Штамм *Enterobacter* sp. УОМ-3 способен к синхронной деструкции галогенсодержащих гербицидов и синтезу индол-3-уксусной кислоты. *Экобиотех.* **3**(4): 716–721. <https://doi.org/10.31163/2618-964X-2020-3-4-716-721> EDN: [SJBVGB](#)
- Юшин Ю.В., Подкопайло Р.В., Петрова Д.А., Егоров К.А., Трухин В.П. (2019) Обзор питательных сред, используемых для культивации рекомбинантной *Escherichia coli*. *Медицина экстремальных ситуаций*. **21**(3): 444–453.
- Agha M.S., Haroun S.A., Abbas M.A., Sofy M.R., Mowafy A.M. (2023) Growth and metabolic response of *Glycine max* to the plant growth-promoting *Enterobacter delta* PSK and *Bradyrhizobium japonicum* under salinity stress. *Journal of Plant Growth Regulation*. **42**(9): 5816–5830. <https://doi.org/10.1007/s00344-023-10967-4> EDN: [AARQXP](#)
- Balasubramaniam T., Shen G., Esmaeili N., Zhang H. (2023) Plants' response mechanisms to salinity stress. *Plants*. **12**(12): 2253. <https://doi.org/10.3390/plants12122253> EDN: [MWRZWW](#)
- Brokate O., Papenbrock J., Turcios A.E. (2024) Biofilm-forming microorganisms in the rhizosphere to improve plant growth: Coping with abiotic stress and environmental pollution. *Applied Soil Ecology*. **202**: 105591. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2024.105591> EDN: [EPCPLD](#)
- Çam S., Küçük Ç., Almaca A. (2023) Bacillus strains exhibit various plant growth promoting traits and their biofilm-forming capability correlates to their salt stress alleviation effect on maize seedlings. *Journal of Biotechnology*. **369**: 35–42. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2023.05.004> EDN: [XXVLKN](#)
- Coffey B.M., Anderson G.G. (2014) Biofilm formation in the 96-well microtiter plate. In: Filloux A., Ramos J.L. (eds.) *Pseudomonas Methods and Protocols. Methods in Molecular Biology*, vol 1149. Humana. New York, NY: 631–641. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-0473-0_48
- Fan K., Li F., Chen X., Li Z., Mulla D. (2022) Nitrogen balance index prediction of winter wheat by canopy hyperspectral transformation and machine learning. *Remote Sensing*. **14**(14): 3504. <https://doi.org/10.3390/rs14143504> EDN: [UUCRAN](#)
- Gómez-Godínez L.J., Aguirre-Noyola J.L., Martínez-Romero E., Arteaga-Garibay R.I., Ireta-Moreno J., Ruvalcaba-Gómez J.M. (2023) A look at plant-growth-promoting bacteria. *Plants*. **12**(8): 1668. <https://doi.org/10.3390/plants12081668> EDN: [FOXZEY](#)
- Hannachi S., Steppe K., Eloudi M., Mechi L., Bahrini I., Van Labeke M.-C. (2022) Salt stress induced changes in photosynthesis and metabolic profiles of one tolerant ('Bonica') and one sensitive ('Black beauty') eggplant cultivars (*Solanum melongena* L.). *Plants*. **11**(5): 590. <https://doi.org/10.3390/plants11050590> EDN: [DDCILS](#)
- Hasan A., Tabassum B., Hashim M., Khan N. (2024) Role of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) as a plant growth enhancer for sustainable agriculture: A review. *Bacteria*. **3**(2): 59–75. <https://doi.org/10.3390/bacteria3020005> EDN: [LPIIIX](#)
- Hashem H.A., Esmail N.Y., Hassanein A.A. (2023) Physiological changes in lupine plants in response to salt stress and nitric oxide signal. *Plant Physiology Reports*. **28**(2): 299–311. <https://doi.org/10.1007/s40502-023-00720-0> EDN: [QXKCPP](#)
- Ha-Tran D.M., Nguyen T.T.M., Hung S.-H., Huang E., Huang C.-C. (2021) Roles of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) in stimulating salinity stress defense in plants: A review. *International Journal of Molecular Sciences*. **22**(6): 3154. <https://doi.org/10.3390/ijms22063154>
- Hussien E.T. (2022) Salinity stress affecting viability and genetic stability of *Lupinus albus* L. *Vegetos*. **35**(3): 674–680. <https://doi.org/10.1007/s42535-022-00344-z> EDN: [XVEFZP](#)
- Ihsan M.Z., Kanwal S., Fahad S., Chattha W.S., Hashem A., Abd-Allah E.F., Hussain M., Bajwa A.A. (2024) Plant growth regulators improve the yield of white lupin (*Lupinus albus*) by enhancing the plant morpho-physiological functions and photosynthesis under salt stress. *BMC Plant Biology*. **24**(1): 1020. <https://doi.org/10.1186/s12870-024-05676-3> EDN: [KLTLLJL](#)
- Kapadia C., Patel N., Rana A., Vaidya H., Alfarraj S., Ansari M.J., Gafur A., Poczai P., Sayyed R.Z. (2022) Evaluation of plant growth-promoting and salinity ameliorating potential of halophilic bacteria isolated from saline soil. *Frontiers in Plant Science*. **13** <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.946217> EDN: [PYNZRC](#)
- Khan M.A., Sahile A.A., Jan R., Asaf S., Hamayun M., Imran M., Adhikari A., Kang S.-M., Kim K.-M., Lee I.-J. (2021) Halotolerant bacteria mitigate the effects of salinity stress on soybean growth by regulating secondary metabolites and molecular responses. *BMC Plant Biology*. **21**(1): 176. <https://doi.org/10.1186/s12870-021-02937-3> EDN: [FPGZDH](#)

- Koźmińska A., Hassan M. Al, Halecki W., Kruszyna C., Hanus-Fajerska E. (2024) Beneficial microorganisms: sulfur-oxidizing bacteria modulate salt and drought stress responses in the halophyte *Plantago coronopus* L. *Sustainability*. **16**(24): 10866. <https://doi.org/10.3390/su162410866> EDN: IURXCO
- Lane D.J. (1991) 16S/23S rRNA sequencing. In: Stackebrandt E., Goodfellow M. (eds.) *Nucleic acid techniques in bacterial systematics*. John Wiley & Sons. Chichester: 115–175.
- Li X., Sun P., Zhang Y., Jin C., Guan C. (2020) A novel PGPR strain *Kocuria rhizophila* Y1 enhances salt stress tolerance in maize by regulating phytohormone levels, nutrient acquisition, redox potential, ion homeostasis, photosynthetic capacity and stress-responsive genes expression. *Environmental and Experimental Botany*. **174**: 104023. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.104023> EDN: FXADVW
- Loganathan P., Meivelu M., Narenkumar J., Sathishkumar R., Seralathan K.-K. (2026) Biological mitigation of salt stress: Role of halophilic bacteria in exopolysaccharides (EPS) and indole-3-acetic acid (IAA) biosynthesis. *International Microbiology*. **29**(1): 61–73. <https://doi.org/10.1007/s10123-025-00768-y> EDN: UFSGYK
- Neshat M., Abbasi A., Hosseinzadeh A., Sarikhani M.R., Dadashi Chavan D., Rasoulnia A. (2022) Plant growth promoting bacteria (PGPR) induce antioxidant tolerance against salinity stress through biochemical and physiological mechanisms. *Physiology and Molecular Biology of Plants*. **28**(2): 347–361. <https://doi.org/10.1007/s12298-022-01128-0> EDN: TDZOTC
- Pan J., Huang C., Peng F., Wang T., Liao J., Ma S., You Q., Xue X. (2022) Synergistic combination of arbuscular mycorrhizal fungi and plant growth-promoting rhizobacteria modulates morpho-physiological characteristics and soil structure in *Nitraria tangutorum* bobr. Under saline soil conditions. *Research in Cold and Arid Regions*. **14**(6): 393–402. <https://doi.org/10.1016/j.rcar.2023.02.002> EDN: WFRTRH
- Pan J., Xue X., Huang C., You Q., Guo P., Yang R., Da F., Duan Z., Peng F. (2024) Effect of salinization on soil properties and mechanisms beneficial to microorganisms in salinized soil remediation—a review. *Research in Cold and Arid Regions*. **16**(3): 121–128. <https://doi.org/10.1016/j.rcar.2024.07.001> EDN: NUJRRJ
- Pérez-García L.A., Sáenz-Mata J., Palacio-Rodríguez R., Rueda-Puente E.O., Torres-Rodríguez J.A., Preciado-Rangel P. (2025) Plant growth promoting rhizobacteria enhances germination and bioactive compound in cucumber seedlings under saline stress. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*. **12**(2): e4276. <https://doi.org/10.19136/era.a12n2.4276>
- Radhakrishnan N., Krishnasamy C. (2024) Isolation and characterization of salt-stress-tolerant rhizosphere soil bacteria and their effects on plant growth-promoting properties. *Scientific Reports*. **14**(1): 24909. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-75022-y> EDN: CLZKFU
- Ramasamy K.P., Mahawar L. (2023) Coping with salt stress-interaction of halotolerant bacteria in crop plants: A mini review. *Frontiers in Microbiology*. **14**: 1077561. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1077561> EDN: RLDIBU
- Saddiq M.S., Iqbal S., Hafeez M.B., Ibrahim A.M.H., Raza A., Fatima E.M., Baloch H., Jahanzaib, Woodrow P., Ciarmiello L.F. (2021) Effect of salinity stress on physiological changes in winter and spring wheat. *Agronomy*. **11**(6): 1193. <https://doi.org/10.3390/agronomy11061193> EDN: HFVXPK
- Saleem S., Iqbal A., Ahmed F., Ahmad M. (2021) Phytobeneficial and salt stress mitigating efficacy of IAA producing salt tolerant strains in *Gossypium hirsutum*. *Saudi Journal of Biological Sciences*. **28**(9): 5317–5324. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2021.05.056> EDN: OYZHXF
- Shaaban A., Al-Elwany O.A.A.I., Abdou N.M., Hemida K.A., El-Sherif A.M.A., Abdel-Razek M.A., Semida W.M., Mohamed G.F., Abd El-Mageed T.A. (2022) Filter mud enhanced yield and soil properties of water-stressed *Lupinus termis* L. in saline calcareous soil. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*. **22**(2): 1572–1588. <https://doi.org/10.1007/s42729-021-00755-y> EDN: PZVIJN
- Shokri N., Hassani A., Sahimi M. (2024) Multi-scale soil salinization dynamics from global to pore scale: A review. *Reviews of Geophysics*. **62**(4): e2023RG000804. <https://doi.org/10.1029/2023RG000804> EDN: OUGGKH
- Thakur R., Yadav S. (2024) Biofilm forming, exopolysaccharide producing and halotolerant, bacterial consortium mitigates salinity stress in *Triticum aestivum*. *International Journal of Biological Macromolecules*. **262**: 130049. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2024.130049> EDN: JGAFZC
- Tomaz A., Palma P., Alvarenga P., Gonçalves M.C. (2026) Chapter 10 - Soil salinization risk under climate change and its effects on soil health and crop yield. In: *Vara Prasad M.N., Pietrzykowski M., Nunes F.C. (eds.) Climate Change and Soil Interactions (Second Edition)*. Elsevier.: 235–272. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-0-443-40292-0.00014-5>

- Uchiyama M., Mihara M. (1978) Determination of malonaldehyde precursor in tissues by thiobarbituric acid test. *Analytical Biochemistry*. **86**(1): 271–278. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(78\)90342-1](https://doi.org/10.1016/0003-2697(78)90342-1)
- Villalobos-López M.A., Arroyo-Becerra A., Quintero-Jiménez A., Iturriaga G. (2022) Biotechnological advances to improve abiotic stress tolerance in crops. *International Journal of Molecular Sciences*. **23**(19): 12053. <https://doi.org/10.3390/ijms231912053> EDN: BOOKAJ
- Wang Z., Tan W., Yang D., Zhang K., Zhao L., Xie Z., Xu T., Zhao Y., Wang X., Pan X. *et al.* (2021) Mitigation of soil salinization and alkalization by bacterium-induced inhibition of evaporation and salt crystallization. *Science of The Total Environment*. **755**: 142511. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.142511> EDN: PCGTMH
- Wungrampha S., Joshi R., Singla-Pareek S.L., Pareek A. (2018) Photosynthesis and salinity: are these mutually exclusive? *Photosynthetica*. **56**(SPECIAL ISSUE): 366–381. <https://doi.org/10.1007/s11099-017-0763-7> EDN: YETFUL

REFERENCES

- Pikovskaya S.I. (1948) Mobilization of phosphorus in soil in connection with the vital activity of some microbial species [Mobilizatsiya fosfora v pochve v svyazi s zhiznedeyatel'nostyu nekotorykh vidov mikrobov]. *Microbiology [Mikrobiologiya]*. **17**(5): 362–370. (in Russian)
- Starikov S.N., Chetverikov S.P. (2020) Strain *Enterobacter* sp. UOM-3 is able to synchronous destruction of halogen-containing herbicides and synthesis of indol-3-acetic acid. *Ecobiotech*. **3**(4): 716–721. <https://doi.org/10.31163/2618-964X-2020-3-4-716-721> EDN: SJBVGB (in Russian)
- Yushin Yu.V., Podkopailo R.V., Petrova D.A., Egorov K.A., Trukhin V.P. (2019) Review of nutrient media used for cultivation of recombinant *Escherichia coli*. *Medicine of Extreme Situations [Meditsina ekstremal'nykh situatsiy]*. **21**(3): 444–453. (in Russian)
- Agha M.S., Haroun S.A., Abbas M.A., Sofy M.R., Mowafy A.M. (2023) Growth and metabolic response of *Glycine max* to the plant growth-promoting *Enterobacter delta* PSK and *Bradyrhizobium japonicum* under salinity stress. *Journal of Plant Growth Regulation*. **42**(9): 5816–5830. <https://doi.org/10.1007/s00344-023-10967-4> EDN: AAROX
- Balasubramaniam T., Shen G., Esmaeili N., Zhang H. (2023) Plants' response mechanisms to salinity stress. *Plants*. **12**(12): 2253. <https://doi.org/10.3390/plants12122253> EDN: MWRZWW
- Brokate O., Papenbrock J., Turcios A.E. (2024) Biofilm-forming microorganisms in the rhizosphere to improve plant growth: Coping with abiotic stress and environmental pollution. *Applied Soil Ecology*. **202**: 105591. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2024.105591> EDN: EPCPLD
- Çam S., Küçük Ç., Almaca A. (2023) Bacillus strains exhibit various plant growth promoting traits and their biofilm-forming capability correlates to their salt stress alleviation effect on maize seedlings. *Journal of Biotechnology*. **369**: 35–42. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2023.05.004> EDN: XXVLKN
- Coffey B.M., Anderson G.G. (2014) Biofilm formation in the 96-well microtiter plate. In: Filloux A., Ramos J.L. (eds.) *Pseudomonas Methods and Protocols. Methods in Molecular Biology*, vol 1149. Humana. New York, NY: 631–641. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-0473-0_48
- Fan K., Li F., Chen X., Li Z., Mulla D. (2022) Nitrogen balance index prediction of winter wheat by canopy hyperspectral transformation and machine learning. *Remote Sensing*. **14**(14): 3504. <https://doi.org/10.3390/rs14143504> EDN: UUCRAN
- Gómez-Godínez L.J., Aguirre-Noyola J.L., Martínez-Romero E., Arteaga-Garibay R.I., Ireta-Moreno J., Ruvalcaba-Gómez J.M. (2023) A look at plant-growth-promoting bacteria. *Plants*. **12**(8): 1668. <https://doi.org/10.3390/plants12081668> EDN: FOXZEY
- Hannachi S., Steppe K., Eloudi M., Mechi L., Bahrini I., Van Labeke M.-C. (2022) Salt stress induced changes in photosynthesis and metabolic profiles of one tolerant ('Bonica') and one sensitive ('Black beauty') eggplant cultivars (*Solanum melongena* L.). *Plants*. **11**(5): 590. <https://doi.org/10.3390/plants11050590> EDN: DDCILS
- Hasan A., Tabassum B., Hashim M., Khan N. (2024) Role of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) as a plant growth enhancer for sustainable agriculture: A review. *Bacteria*. **3**(2): 59–75. <https://doi.org/10.3390/bacteria3020005> EDN: LPIIIX
- Hashem H.A., Esmail N.Y., Hassanein A.A. (2023) Physiological changes in lupine plants in response to salt stress and nitric oxide signal. *Plant Physiology Reports*. **28**(2): 299–311. <https://doi.org/10.1007/s40502-023-00720-0> EDN: QXKCPP
- Ha-Tran D.M., Nguyen T.T.M., Hung S.-H., Huang E., Huang C.-C. (2021) Roles of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) in stimulating salinity stress defense in plants: A review. *International Journal of Molecular Sciences*. **22**(6): 3154. <https://doi.org/10.3390/ijms22063154>

- Hussien E.T. (2022) Salinity stress affecting viability and genetic stability of *Lupinus albus* L. *Vegetos.* **35**(3): 674–680. <https://doi.org/10.1007/s42535-022-00344-z> EDN: XVEFZP
- Ihsan M.Z., Kanwal S., Fahad S., Chattha W.S., Hashem A., Abd-Allah E.F., Hussain M., Bajwa A.A. (2024) Plant growth regulators improve the yield of white lupin (*Lupinus albus*) by enhancing the plant morpho-physiological functions and photosynthesis under salt stress. *BMC Plant Biology.* **24**(1): 1020. <https://doi.org/10.1186/s12870-024-05676-3> EDN: KLTJLJ
- Kapadia C., Patel N., Rana A., Vaidya H., Alfarraj S., Ansari M.J., Gafur A., Pocza P., Sayyed R.Z. (2022) Evaluation of plant growth-promoting and salinity ameliorating potential of halophilic bacteria isolated from saline soil. *Frontiers in Plant Science.* **13** <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.946217> EDN: PYNZRC
- Khan M.A., Sahile A.A., Jan R., Asaf S., Hamayun M., Imran M., Adhikari A., Kang S.-M., Kim K.-M., Lee I.-J. (2021) Halotolerant bacteria mitigate the effects of salinity stress on soybean growth by regulating secondary metabolites and molecular responses. *BMC Plant Biology.* **21**(1): 176. <https://doi.org/10.1186/s12870-021-02937-3> EDN: FPGZDH
- Koźmińska A., Hassan M. Al, Halecki W., Kruszyna C., Hanus-Fajerska E. (2024) Beneficial microorganisms: sulfur-oxidizing bacteria modulate salt and drought stress responses in the halophyte *Plantago coronopus* L. *Sustainability.* **16**(24): 10866. <https://doi.org/10.3390/su162410866> EDN: IURXCO
- Lane D.J. (1991) 16S/23S rRNA sequencing. In: *Stackebrandt E., Goodfellow M. (eds.) Nucleic acid techniques in bacterial systematics.* John Wiley & Sons. Chichester: 115–175.
- Li X., Sun P., Zhang Y., Jin C., Guan C. (2020) A novel PGPR strain *Kocuria rhizophila* Y1 enhances salt stress tolerance in maize by regulating phytohormone levels, nutrient acquisition, redox potential, ion homeostasis, photosynthetic capacity and stress-responsive genes expression. *Environmental and Experimental Botany.* **174**: 104023. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.104023> EDN: FXADVW
- Loganathan P., Meivelu M., Narenkumar J., Sathishkumar R., Seralathan K.-K. (2026) Biological mitigation of salt stress: Role of halophilic bacteria in exopolysaccharides (EPS) and indole-3-acetic acid (IAA) biosynthesis. *International Microbiology.* **29**(1): 61–73. <https://doi.org/10.1007/s10123-025-00768-y> EDN: UFSGYK
- Neshat M., Abbasi A., Hosseinzadeh A., Sarikhani M.R., Dadashi Chavan D., Rasoulnia A. (2022) Plant growth promoting bacteria (PGPR) induce antioxidant tolerance against salinity stress through biochemical and physiological mechanisms. *Physiology and Molecular Biology of Plants.* **28**(2): 347–361. <https://doi.org/10.1007/s12298-022-01128-0> EDN: TDZOTC
- Pan J., Huang C., Peng F., Wang T., Liao J., Ma S., You Q., Xue X. (2022) Synergistic combination of arbuscular mycorrhizal fungi and plant growth-promoting rhizobacteria modulates morpho-physiological characteristics and soil structure in *Nitraria tangutorum* bobr. Under saline soil conditions. *Research in Cold and Arid Regions.* **14**(6): 393–402. <https://doi.org/10.1016/j.rcar.2023.02.002> EDN: WFRTRH
- Pan J., Xue X., Huang C., You Q., Guo P., Yang R., Da F., Duan Z., Peng F. (2024) Effect of salinization on soil properties and mechanisms beneficial to microorganisms in salinized soil remediation—a review. *Research in Cold and Arid Regions.* **16**(3): 121–128. <https://doi.org/10.1016/j.rcar.2024.07.001> EDN: NUJRRJ
- Pérez-García L.A., Sáenz-Mata J., Palacio-Rodríguez R., Rueda-Puente E.O., Torres-Rodríguez J.A., Preciado-Rangel P. (2025) Plant growth promoting rhizobacteria enhances germination and bioactive compound in cucumber seedlings under saline stress. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios.* **12**(2): e4276. <https://doi.org/10.19136/era.a12n2.4276>
- Radhakrishnan N., Krishnasamy C. (2024) Isolation and characterization of salt-stress-tolerant rhizosphere soil bacteria and their effects on plant growth-promoting properties. *Scientific Reports.* **14**(1): 24909. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-75022-y> EDN: CLZKFU
- Ramasamy K.P., Mahawar L. (2023) Coping with salt stress-interaction of halotolerant bacteria in crop plants: A mini review. *Frontiers in Microbiology.* **14**: 1077561. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1077561> EDN: RLDIBU
- Saddiq M.S., Iqbal S., Hafeez M.B., Ibrahim A.M.H., Raza A., Fatima E.M., Baloch H., Jahanzaib, Woodrow P., Ciarmiello L.F. (2021) Effect of salinity stress on physiological changes in winter and spring wheat. *Agronomy.* **11**(6): 1193. <https://doi.org/10.3390/agronomy11061193> EDN: HFVXPK
- Saleem S., Iqbal A., Ahmed F., Ahmad M. (2021) Phytobeneficial and salt stress mitigating efficacy of IAA producing salt tolerant strains in *Gossypium hirsutum*. *Saudi Journal of Biological Sciences.* **28**(9): 5317–5324. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2021.05.056> EDN: OYZHXF
- Shaaban A., Al-Elwany O.A.A.I., Abdou N.M., Hemida K.A., El-Sherif A.M.A., Abdel-Razek M.A., Semida W.M., Mohamed G.F., Abd El-Mageed T.A. (2022) Filter mud enhanced yield and soil properties

- of water-stressed *Lupinus termis* L. in saline calcareous soil. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*. **22**(2): 1572–1588. <https://doi.org/10.1007/s42729-021-00755-y> EDN: PZVIJN
- Shokri N., Hassani A., Sahimi M. (2024) Multi-scale soil salinization dynamics from global to pore scale: A review. *Reviews of Geophysics*. **62**(4): e2023RG000804. <https://doi.org/10.1029/2023RG000804> EDN: OUGGKH
- Thakur R., Yadav S. (2024) Biofilm forming, exopolysaccharide producing and halotolerant, bacterial consortium mitigates salinity stress in *Triticum aestivum*. *International Journal of Biological Macromolecules*. **262**: 130049. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2024.130049> EDN: JGAFZC
- Tomaz A., Palma P., Alvarenga P., Gonçalves M.C. (2026) Chapter 10 - Soil salinization risk under climate change and its effects on soil health and crop yield. In: *Vara Prasad M.N., Pietrzykowski M., Nunes F.C. (eds.) Climate Change and Soil Interactions (Second Edition)*. Elsevier.: 235–272. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-0-443-40292-0.00014-5>
- Uchiyama M., Mihara M. (1978) Determination of malonaldehyde precursor in tissues by thiobarbituric acid test. *Analytical Biochemistry*. **86**(1): 271–278. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(78\)90342-1](https://doi.org/10.1016/0003-2697(78)90342-1)
- Villalobos-López M.A., Arroyo-Becerra A., Quintero-Jiménez A., Iturriaga G. (2022) Biotechnological advances to improve abiotic stress tolerance in crops. *International Journal of Molecular Sciences*. **23**(19): 12053. <https://doi.org/10.3390/ijms231912053> EDN: BOOKAJ
- Wang Z., Tan W., Yang D., Zhang K., Zhao L., Xie Z., Xu T., Zhao Y., Wang X., Pan X. *et al.* (2021) Mitigation of soil salinization and alkalization by bacterium-induced inhibition of evaporation and salt crystallization. *Science of The Total Environment*. **755**: 142511. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.142511> EDN: PCGTMH
- Wungrampha S., Joshi R., Singla-Pareek S.L., Pareek A. (2018) Photosynthesis and salinity: are these mutually exclusive? *Photosynthetica*. **56**(SPECIAL ISSUE): 366–381. <https://doi.org/10.1007/s11099-017-0763-7> EDN: YETFUL

Цитировать как

Кузина Е.В., Мухаматдырова С.Р., Искужина М.Г., Рафикова Г.Ф., Кульбаева Л.А., Шарипова Ю.Ю., Коршунова Т.Ю. (2026) Перспективы применения галотолерантного штамма биопленкообразующих бактерий для повышения устойчивости растений к засолению почвы. *Экобиотех.* **9**(2): 220-232.. DOI: <http://doi.org/10.31163/2618-964X/2026-18> EDN: <https://www.elibrary.ru/nsxnux>

Сведения об авторе/ах

Елена Витальевна Кузина, к.б.н., Уфимский Институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Уфа, Россия. E-mail: misshalen@mail.ru, SPIN: 3907-0876, ORCID: 0000-0002-6905-0108, Scopus: 56989541300.

Светлана Ринатовна Мухаматдырова, к.б.н., Уфимский Институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Уфа, Россия. E-mail: svetrm83@gmail.com, SPIN: 9278-3684, ORCID: 0000-0001-7641-7943, Scopus: 56663179000.

Миляуша Галимьяновна Искужина, к.б.н., Уфимский Институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Уфа, Россия. E-mail: ishmurzina82@mail.ru, SPIN: 7846-6009, ORCID: 0000-0003-0196-9596, Scopus: 58418495500.

Cited as

Kuzina E.V., Mukhamatdyarova S.R., Iskuzhina M.G., Rafikova G.F., Kulbaeva L.A., Sharipova Yu.Yu., Korshunova T.Yu. (2026) Prospects for using a halotolerant strain of biofilm-forming bacteria to increase plant resistance to soil salinity. *Ecobiotech.* **9**(2): 220-232. DOI: <http://doi.org/10.31163/2618-964X/2026-18> EDN: <https://www.elibrary.ru/nsxnux> (In Rus.)

Information About the Author(s)

Elena Vitalievna Kuzina, PhD in Biological Sciences, Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Research Center, Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia. E-mail: misshalen@mail.ru, SPIN: 3907-0876, ORCID: 0000-0002-6905-0108, Scopus: 56989541300.

Svetlana Rinatovna Mukhamatdyarova, PhD in Biological Sciences, Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Research Center, Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia. E-mail: svetrm83@gmail.com, SPIN: 9278-3684, ORCID: 0000-0001-7641-7943, Scopus: 56663179000.

Milyausha Galim'yanovna Iskuzhina, PhD in Biological Sciences, Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Research Center, Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia. E-mail: ishmurzina82@mail.ru, SPIN: 7846-6009, ORCID: 0000-0003-0196-9596, Scopus: 58418495500.

Гульназ Фаилевна Рафикова к.б.н., Уфимский Институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Уфа, Россия. E-mail: rgf07@mail.ru, [SPIN: 3610-3588](#), [ORCID: 0000-0001-7655-5588](#), [Scopus: 23996192800](#).

Лилия Ахметовна Кульбаева, Уфимский Институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Уфа, Россия. E-mail: L.kulbaeva78@mail.ru, [SPIN: 7213-8044](#), [ORCID: 0009-0007-0999-7125](#), [Scopus: 59491417600](#).

Юлияна Юпитеровна Шарипова, Уфимский Институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Уфа, Россия. E-mail: gerda.666_09@mail.ru, [SPIN: 5186-9759](#), [ORCID: 0000-0002-1794-5137](#), [Scopus: 57998372700](#).

Татьяна Юрьевна Коршунова, д.б.н., Уфимский Институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Уфа, Россия. E-mail: korshunovaty@mail.ru, [SPIN: 9960-5134](#), [ORCID: 0000-0002-6186-0827](#), [Scopus: 7004148582](#).

Gulnaz Failevna Rafikova, PhD in Biological Sciences, Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Research Center, Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia. E-mail: rgf07@mail.ru, [SPIN: 3610-3588](#), [ORCID: 0000-0001-7655-5588](#), [Scopus: 23996192800](#).

Liliya Akhmetovna Kulbaeva, Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Research Center, Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia. E-mail: L.kulbaeva78@mail.ru, [SPIN: 7213-8044](#), [ORCID: 0009-0007-0999-7125](#), [Scopus: 59491417600](#).

Yuliyana Yupiterovna Sharipova, Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Research Center, Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia. E-mail: gerda.666_09@mail.ru, [SPIN: 5186-9759](#), [ORCID: 0000-0002-1794-5137](#), [Scopus: 57998372700](#).

Tatyana Yurievna Korshunova, Doctor in Biology, Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Research Center, Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia. E-mail: korshunovaty@mail.ru, [SPIN: 9960-5134](#), [ORCID: 0000-0002-6186-0827](#), [Scopus: 7004148582](#).



МОРФОМЕТРИЧЕСКИЙ И ЦВЕТОВОЙ АНАЛИЗ СЕМЯН РОДА *ALLIUM* L.

Мусаев Ф.Б.^{1*}, Прияткин Н.С.²,
Иванова М.И.³, Бухаров А.Ф.³

¹ Федеральный научный центр овощеводства, Московская обл., Одинцовский район, Россия

² Агрофизический научно-исследовательский институт, Санкт-Петербург, Россия

³ Всероссийский научно-исследовательский институт овощеводства – филиал Федерального научного центра овощеводства, Раменский район, Московская область, Россия
*E-mail: musayev@bk.ru

Аннотация

Allium L. – один из крупнейших родов класса однодольных растений. Фенотипическая оценка и идентификация видов посредством семян трудоемка и связана субъективизмом оператора. Предложен новый инструментально-цифровой метод морфометрии семян, выгодно отличающийся от традиционных методов информативностью и скоростью исполнения. Проанализирована макро- и микроморфология семян для таксономического различения видов рода *Allium*. В статье представлены результаты исследования морфологии семян рода *Allium* L. – *A. nigrum*, *A. aflatumense*, *A. borszczowii*, *A. schoenoprasum*, *A. suworowii*, *A. stipitatum*, *A. semenowii* из биосборки ВНИИО – филиала ФГБНУ ФНЦО (Московская область). Отмечены значительные различия между видами в размерах (1.4...5.49 мм²) и форме (1.154...2.084 относительных единиц) семян. Цвет поверхности семян также сильно варьировался между видами: 33.660...65.695 единиц яркости и 0.143...0.683 относительных единиц тона. Морфологические признаки семян могут быть полезными в качестве дополнительных таксономических показателей в идентификации и различении таксонов в пределах рода *Allium*.

Ключевые слова:

Allium L., семена, морфология, цифровой анализ изображений, форма семян, цветовая характеристика семян

Поступила в редакцию: 30.04.2026

Принято в печать: 19.06.2026

MORPHOMETRIC AND COLOR ANALYSIS OF *ALLIUM* L. SEEDS

Musaev F. B.^{1*}, Priyatkin N. S.²,
Ivanova M. I.³, Buharov A. F.³

¹ Federal scientific vegetable center, Odintsovskii district, Moscow region, Russia

² Agrophysical Research Institute, Saint-Petersburg, Russia

³ All-Russian Scientific Research Institute of Vegetable Growing – branch of FSBSI “Federal Scientific Vegetable Center”, Ramensky district, Moscow region, Russia
*E-mail: musayev@bk.ru

Abstract

Allium L. is one of the largest monocotyledonous plant genera. Phenotypic assessment and identification of species with seeds are laborious and subject to operator subjectivity. A new instrument-digital method of seed morphometry is proposed, which favorably differs from traditional methods in terms of information content and execution speed. The macro- and micromorphologies of the seeds were analyzed to taxonomically distinguish *Allium* species. The article presents the results of the study of the morphology of seeds of the genus *Allium* L. – *A. nigrum*, *A. aflatumense*, *A. borszczowii*, *A. schoenoprasum*, *A. suworowii*, *A. stipitatum*, and *A. semenowii* from the biocollection of VNIIO – a branch of the Federal State Budgetary Scientific Institution FNTSO (Moscow region). Significant differences were noted in the size (1.4... 5.49 mm²) and shape (1.154... 2.084 relative units) of seeds between species. The color of the surface of the seeds also varied greatly between species: 33.660... 65.695 units of brightness and 0.143... 0.683 relative units of hue. Morphologic traits of seeds may be useful as additional taxonomic indicators in identifying and distinguishing taxa within the genus *Allium*.

Keywords:

Allium L., seeds, morphology, digital image analysis, seed shape, seed color characteristic

Received: 30.04.2026

Accepted: 19.06.2026

Цитировать | Cite as

DOI: <http://doi.org/10.31163/2618-964X/2026-19> EDN: <https://www.elibrary.ru/ogvllk>

ВВЕДЕНИЕ

Семена – базовый элемент продовольственной безопасности, экологической стабильности и сохранения биоразнообразия растений [Pedrini, Dixon 2020]. Точная фенотипическая характеристика и идентификация семян необходимы для широкого спектра применений, включая проверку чистоты семян, борьбу с инвазивными видами, мониторинг биоразнообразия и хранение

семенных банков. Однако традиционные методы фенотипирования и классификации семян основаны на ручных измерениях или экспертной оценке, часто проводимых в лабораторных условиях с использованием линеек, штангенциркулей. Эти подходы трудоемки, подвержены ошибкам и нецелесообразны в больших масштабах, особенно в полевых условиях или в условиях ограниченных ресурсов [Li *et al.* 2025].

Последние достижения в области компьютерного зрения открыли многообещающие возможности для автоматизации фенотипирования и классификации семян. Успешно применяются интроскопические методы оценки качества семенного материала, связанные с особенностями внутренней структуры семян [Бухаров *и др.* 2015; Мусаев *и др.* 2016; Прияткин, Чесноков 2025]. Морфометрические параметры определяют форму семян, что, в свою очередь, характеризует их качество и жизнеспособность, а в итоге, продуктивность и урожайность. Предложены различные эффективные методы компьютерной обработки изображений семян [Granitto *et al.* 2005; Pourreza *et al.* 2012; Tanabata *et al.* 2012]. Большинство из этих подходов реализованы с использованием программного обеспечения для настольных ПК с целью анализа изображений семян на светлом фоне, полученных с помощью цифровой камеры или сканера [Herridge *et al.* 2011; Whan *et al.* 2014]. Это позволяет оценивать большое количество морфометрических параметров семени, описывающих форму и цвет [Bai *et al.* 2013], обеспечивает идентификацию сортов [Dana, Ivo 2008; Chen *et al.* 2010; Zapotoczny 2011], определение влажности и прогнозирование урожайности [Novaro *et al.* 2001; Tahir *et al.* 2007]. Различия в размере семян, форме, цвете и структуре клеток семенной оболочки служили таксономическими и / или филогенетическими маркерами [Bednorz *et al.* 2012]. Возрастает потребность в точных, информативных, быстрых и неразрушающих методах идентификации семян для обеспечения их подлинности, защиты прав селекционеров и поддержки устойчивого развития сельского хозяйства.

В совместной работе сотрудников Федерального научного центра овощеводства, Агрофизического НИИ и ООО «АргусСофт» (Санкт-Петербург) разработан метод цифровой морфометрии семян овощных культур [Мусаев *и др.* 2024].

Allium L. – один из крупнейших и наиболее разнообразных родов семейства лепестковидных однодольных растений Amaryllidaceae, в настоящее время включающий около 1018 признанных видов по всему миру [Friesen *et al.* 2021, 2024; Munavvarov *et al.* 2022; Yusupov *et al.* 2022]. Текущее видовое разнообразие в пределах рода *Allium* увеличивается из-за открытия новых видов [Balos *et al.* 2023; Khassanov *et al.* 2023; Eker 2024]. Более 50 видов *Allium* широко культивируются в мире или локально. Кроме того, многие дикие виды собираются местным населением в природе в качестве овощей, лекарственных или декоративных растений [Иванова *и др.* 2019, 2025].

Соцветие *Allium* представляет собой многоцветковый зонтик, который обычно окружен перепончатыми прицветниками (покрывалом). Завязь верхняя, трёхгнездная или одногнездная, с шестью или многими семяпочками. Плод – цеенокарпная, обычно трехгнездная коробочка. Основные черты строения семени определяются строением семязачатка, форма и размер которого складываются к моменту оплодотворения. Семена обычно овальные, каплевидные или угловатые из-за скученности внутри коробочки, и они обычно черные. Однако форма семян сильно варьируется в зависимости от характеристик коробочки [Baasanmunkh *et al.* 2020].

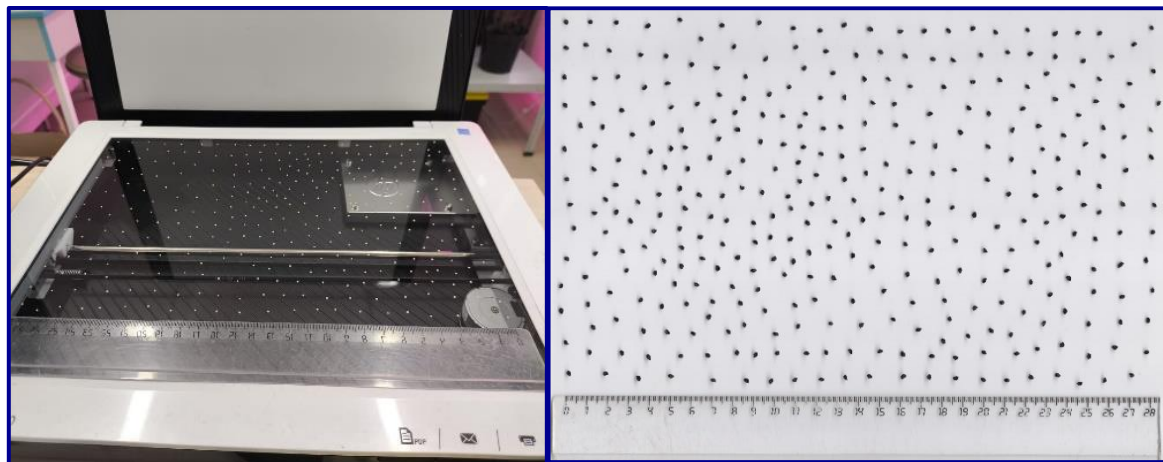
Цель исследования – изучить геометрические параметры и цветковые признаки семян разных видов *Allium* L. из биоколлекции ВНИИО – филиала ФГБНУ ФНЦО методом цифрового морфометрического анализа.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом для исследований явились семена разных видов рода *Allium* L. – *A. nigrum*, *A. aflatunense*, *A. borszczowii*, *A. schoenoprasum*, *A. suworowii*, *A. stipitatum*, *A. semenowii* из биоколлекции ВНИИО – филиала ФГБНУ ФНЦО (Московская область). Растения 4-5 летнего возраста.

Морфологические параметры семян измерены методом цифровой морфометрии семян овощных культур (Мусаев *и др.* 2024). Цифровые изображения семян ($n = 100$) были получены с использованием планшетного сканера HP Scanjet 200, формат сохраняемых файлов BMP, TIFF, JPG, разрешение 600 DPI (рис. 1).

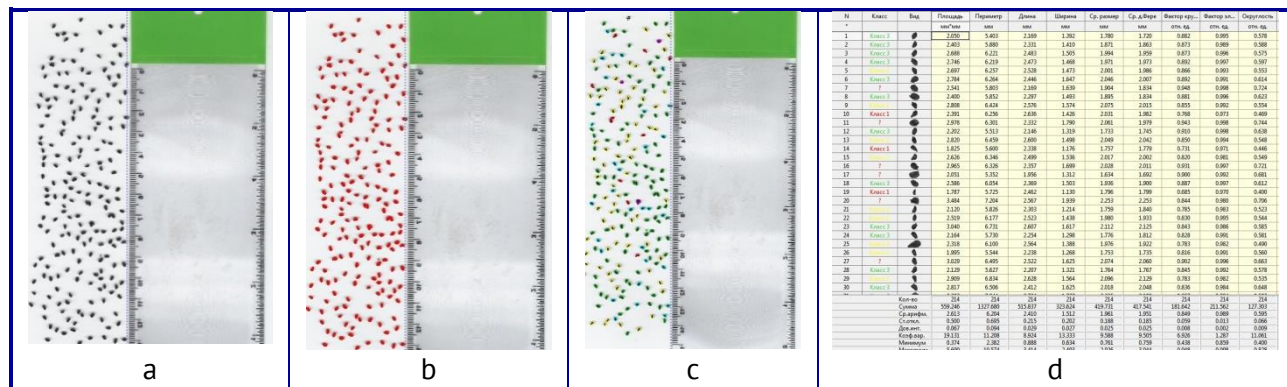
Рис. 1. Сканирование семян *A. fistulosum*: сканер (слева), изображение (справа), 2025 год **Fig. 1. Scanning of *A. fistulosum* seeds: scanner (left), image (right), 2025**



Суть метода: измерение морфометрических и оптических параметров семян осуществляли путем анализа их цифровых изображений с помощью программного обеспечения «ВидеоТест-Морфология». Программное обеспечение позволяет выделить объекты интереса (от фона) по цвету и яркости, либо порогу яркости, измерить в реальных геометрических величинах выделенные объекты (изображения семян), а также получить таблицу измерений по каждому объекту. Алгоритм работы программы представлен на рисунке 2.

Рис. 2. Алгоритм методики компьютерного анализа изображений семян лука в программе «ВидеоТест-Морфология 5.2»: а – исходное изображение; б – выделенные объекты интереса (маски) на изображении; с – контуры измеренных объектов; d- таблица измерений

Fig. 2. Algorithm of the technique of computer analysis of onion seed images in the VideoTest-Morphology 5.2 software: a – the original image; b – selected objects of interest (masks) in the image; c – contours of the measured objects; d - measurement table



Программа с высокой точностью (до 1/1000 долей сантиметра) измеряет линейные параметры семян и выдает более десяти как прямых, так и производных морфометрических параметров семян.

Для описания цветности при анализе цифровых изображений пользовались цветовой моделью RGB. Эта цветовая модель дает возможность разрешить до 256 градаций яркости каждого из трех базовых цветов. Яркость в любом из каналов цифрового изображения в данной точке отражает интенсивность света красной, зеленой и синей областей спектра, попадающего на матрицу регистрирующего устройства фотокамеры. Согласно цветовой модели, R, G и B могут принимать абсолютные значения от 0 до 255. Среднее значение RGB = 1/3 (значение R + значение G + значение B).

Статистическую обработку данных осуществляли в программе MS Excel с расчетом ошибки среднего при p=0.05.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ линейных параметров семян разных видов *Allium* L. выявил большое их разнообразие. Так, по показателю «площадь проекции семян» между относительно мелкими семенами *A. nigrum* (2.613 мм²) и крупными – *A. suworowii* (6.770 мм²) разница составила более чем 2.5 раза (табл. 1). Соответственно, отмечен большой разброс показателей длины и ширины семян, которые позволяют определить их форму. Мы предлагаем два параметра для определения формы семян: округлость – это соотношение периметра семени к периметру круга в очертании семени; удлинённость – это соотношение длины семени к её ширине, выраженное в относительных единицах. Судя по данным таблицы 1, семена *Allium* L. скорее удлинённые, нежели округлые, все же и по этому параметру виды отличаются между собой: семена *A. stipitatum* оказались почти округлыми с коэффициентом удлинённости 1.154, семена *A. schoenoprasum*, напротив, наиболее удлинённой формы, со значением 2.084 единицы. Соответственно, семена разных видов существенно отличаются и по удельной массе. Показатель масса 1000 семян колеблется в пределах: 1.44...5.49 г между видами.

Таблица 1. Основные характеристики семян некоторых видов *Allium* L.

Table 1. Main characteristics of seeds of some *Allium* L. species

Виды	Площадь, мм ²	Периметр, мм	Длина, мм	Ширина, мм	Округлость, отн. ед.	Удлинённость, отн. ед.	Масса 1000 семян, г
<i>A. nigrum</i>	2.613± 0.067	6.204± 0.093	2.410± 0.029	1.51± 0.027	0.595± 0.009	1.609± 0.021	1.44
<i>A. aflatunense</i>	6.697± 0.123	9.969± 0.087	3.655± 0.041	2.50± 0.034	0.655± 0.011	1.466± 0.024	5.31
<i>A. borszczowii</i>	3.758± 0.073	7.373± 0.095	2.837± 0.031	1.83± 0.022	0.621± 0.007	1.554± 0.021	2.48
<i>A. schoenoprasum</i>	3.066 ± 0.452	7.154± 0.077	3.022± 0.036	1.470± 0.027	0.453± 0.006	2.084± 0.034	2.12
<i>A. suworowii</i>	6.770± 0.160	10.037± 0.119	3.652± 0.052	2.533± 0.044	0.663± 0.013	1.464± 0.030	5.49
<i>A. stipitatum</i>	4.546± 0.104	7.837± 0.095	2.709± 0.034	2.288± 0.033	0.809± 0.013	1.192± 0.019	3.09
<i>A. semenowii</i>	4.302± 0.065	7.925± 0.053	3.036± 0.020	1.976± 0.025	0.619± 0.007	1.550± 0.020	2.76
<i>A. ramosum</i>	5.752± 0.118	9.184± 0.089	3.557± 0.036	2.234± 0.033	0.602± 0.011	1.607 ± 0.026	3.64

Программа также способна извлекать и экспортировать информацию о цвете поверхности семян. Цветовой анализ становится все более важным в исследовании растений. Это позволяет идентифицировать вариации в накоплении различных пигментов и диагностику болезней растений, и таксономические вариации [Lazcano-Ramírez *et al.* 2018; Kasajima 2019]. В отношении семян цветовая характеристика может служить показателем вызреваемости и их полноценности. Цветовая характеристика семян анализируемых видов *Allium* L. также получилась разнообразной. В качестве оптического признака мы использовали «среднюю яркость» семян, поскольку её легко интерпретировать. Как по значениям параметра «средняя яркость», так и по значению отдельных спектров наблюдается большая разница: от 33.660 единиц у *A. stipitatum* до 65.695 единиц яркости у *A. borszczowii* (табл. 2). Более тёмные семена могут указывать на изменение состава семенной оболочки. Семенная оболочка обеспечивает определённую механическую защиту от радикалов и барьер для воды и кислорода, и более тёмные семена, по-видимому, находятся в более глубоком состоянии покоя, чем относительно светлые. Тон цветов семян также сильно отличается от вида к виду: от 0.143 относительных единиц у *A. semenowii* до 0.683 относительных единиц у *A. ramosum*.

Таблица 2. Цветовая характеристика семян некоторых видов *Allium* L.Table 2. Color characteristics of seeds of some *Allium* L. species

Виды	Средняя яркость, единицы яркости	Отклонение яркости, единицы яркости	Красный, единицы яркости	Зеленый, единицы яркости	Синий, единицы яркости	Тон, относительные единицы
<i>A. nigrum</i>	62.805± 0.377	18.026± 0.229	62.221± 0.417	63.530± 0.372	64.893± 0.314	0.573
<i>A. aflatanense</i>	46.870± 0.434	14.286± 0.285	45.381± 0.285	47.751± 0.482	50.835± 0.386	0.597
<i>A. borszczowii</i>	65.695± 0.423	17.277± 0.202	65.359± 0.428	66.409± 0.429	66.919± 0.404	0.530
<i>A. schoenoprasum</i>	61.593± 0.412	19.446± 0.267	62.402± 0.496	61.086± 0.455	66.446± 0.502	0.670
<i>A. suworowii</i>	35.665± 0.563	16.134± 0.355	35.437± 0.549	35.991± 0.575	38.585± 0.591	0.642
<i>A. stipitatum</i>	35.198± 0.516	15.562± 0.205	35.135± 0.492	35.528± 0.525	37.586± 0.569	0.642
<i>A. semenowii</i>	64.857± 0.743	28.985± 0.331	66.547± 0.746	64.991± 0.751	63.646± 0.736	0.143
<i>A. ramosum</i>	55.182± 0.681	25.382± 0.404	55.659± 0.723	55.426± 0.673	56.737± 0.652	0.683

В целом, результаты анализа семян могут иметь значения для таксономии, что немаловажно с учетом огромного видового разнообразия рода *Allium* L. Метод еще более успешно применяется для внутривидового анализа семян луковых с ярко выраженной матричной и экологической разнокачественностью, что имеет большое агрономическое значение.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Цифровые морфологические характеристики семян демонстрируют более высокий уровень измерений. Линейные параметры семян измеряются с точностью 0,001 см, что позволяет найти различия по размеру и форме между видами. Цветовые характеристики семян представляют собой дополнительное измерение цвета, выходящее за рамки человеческого восприятия. Спектральная визуализация расширяет количество каналов, позволяя не только различать цвета, а получать ценной информации, не ограничиваясь только видимым светом, что особенно важно для таксономической классификации. Анализ морфометрических характеристик семян *Allium* L. показал большое их разнообразие как по линейным параметрам, так и по цветовым характеристикам. Цифровой морфометрический анализ семян различных видов *Allium*, благодаря своей высокой точности, успешно может применяться для их различения и идентификации, быстрой и объективной оценки посевного материала, отбора жизнеспособных семян и контроля качества в селекции.

Результаты анализа можно документировать и архивировать, что позволит вернуться к ним позднее. Точная оценка качества семян особенно важна перед сбором, хранением, консервацией или использованием. Для того чтобы технология получила признание профильных международных организаций, таких как ISTA и AOSA, заинтересованные стороны должны доказать, что технология, основанная на цифровом анализе, может успешно конкурировать с традиционными методами анализа семян, благодаря своей точности, информативности и скорости исполнения. Дальнейшие исследования должны быть проведены на других видах рода *Allium* L. и с использованием различных платформ визуализации для дальнейшего повышения надежности метода.

Конфликт интересов | Conflicts of Interest

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов. Настоящая работа не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов исследования.

The authors declare that there is no conflict of interest. This work does not contain any studies involving humans and animals as research objects.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бухаров А.Ф., Балеев Д.Н., Мусаев Ф.Б. (2015) Мягколучевая рентгеноскопия эффективный метод выявления «Пустосемянности» овощных зонтичных культур. *Пермский аграрный вестник*. (1 (9)): 6–11. EDN: [TNCFTL](#)
- Иванова М.И., Бухаров А.Ф., Балеев Д.Н., Бухарова А.Р., Кашлева А.И., Середин Т.М., Разин О.А. (2019) Биохимический состав листьев видов *Allium* L. в условиях Московской области. *Достижения науки и техники АПК*. **33**(5): 47–50. <https://doi.org/10.24411/0235-2451-2019-10511> EDN: [ZNDOCX](#)
- Иванова М.И., Поляков А.В., Кашлева А.И. (2025) Генетические ресурсы некоторых представителей рода *Allium* L. *Овощи России*. (3): 30–37. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2025-3-30-37> EDN: [PRKYNP](#)
- Мусаев Ф.Б., Потрахов Н.Н., Архипов М.В. (2016) Рентгенография семян овощных культур. Издательство СПбГЭТУ «ЛЭТИ». Санкт-Петербург: 207. EDN: [ZHEGVN](#)
- Мусаев Ф.Б., Прияткин Н.С., Кузнец С.М., Иванова М.И., Архипов М.В. (2024) Цифровая морфометрия семян овощных культур (научно-методическое руководство). Издательство ФГБНУ ФНЦО. Москва: 72. EDN: [OVXNXX](#)
- Прияткин Н.С., Чесноков Ю.В. (2025) Новый ГОСТ Р 59603-2021 для растениеводства: «Семена сельскохозяйственных культур. Методы цифровой рентгенографии». В: *Сборник материалов V Международной научной конференции «Селекция и семеноводство: новые вызовы и возможности, устойчивое развитие и продовольственная безопасность»*. 27-28 марта 2025 года. Москва: 159–162.
- Baasanmunkh, S.; Lee, J.K.; Jang, J.E.; Park, M.S.; Friesen, N.; Chung, S.; Choi, H.J. (2020) Seed Morphology of *Allium* L. (Amaryllidaceae) from Central Asian Countries and Its Taxonomic Implications. *Plants*. **9**(9): 1239. <https://doi.org/10.3390/plants9091239> EDN: [ADSWZA](#)
- Bai X.D., Cao Z.G., Wang Y., Yu Z.H., Zhang X.F., Li C.N. (2013) Crop segmentation from images by morphology modeling in the CIE L*a*b* color space. *Computers and Electronics in Agriculture*. **99**: 21–34. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2013.08.022>
- Balos M.M., Sonay V., Çeçen C., Akan H. (2023) *Allium murat-sonayii* (Amaryllidaceae), a new species from Türkiye. *Phytotaxa*. **600**(1): 43–51. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.600.1.6> EDN: [TENLUT](#)
- Bednorz L., Krzywińska A., Czarna A. (2012) Seed morphology and testa sculptures of some *Allium* L. species (Alliaceae). *Acta Agrobotanica*. **64**(2): 33–38. <https://doi.org/10.5586/aa.2011.015>
- Chen X., Xun Y., Li W., Zhang J. (2010) Combining discriminant analysis and neural networks for corn variety identification. *Computers and Electronics in Agriculture*. **71**: S48–S53. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2009.09.003>
- Dana W., Ivo W. (2008) Computer image analysis of seed shape and seed color for flax cultivar description. *Computers and Electronics in Agriculture*. **61**(2): 126–135. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.compag.2007.10.001>
- Eker I. (2024) *Allium serpenticola* (A. sect. *Codonoprasum*, Amaryllidaceae), a new species from Türkiye. *Phytotaxa*. **634**(2): 120–130. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.634.2.2> EDN: [HMWCDA](#)
- Friesen N., Herden T., Leweke M., Grützmacher L., Fragman-Sapir O., Hurka H., Blattner F.R., Fritsch R.M. (2024) Dated phylogeny, phylogeography, and classification of *Allium* subgenus *Amerallium* (Amaryllidaceae) from the Old World, based on six DNA fragments. *Taxon*. **73**(4): 971–991. <https://doi.org/10.1002/tax.13217> EDN: [EVSZCN](#)
- Friesen N., Smirnov S. V., Leweke M., Seregin A.P., Fritsch R.M. (2021) Taxonomy and phylogenetics of *Allium* section *Decipientia* (Amaryllidaceae): morphological characters do not reflect the evolutionary history revealed by molecular markers. *Botanical Journal of the Linnean Society*. **197**(2): 190–228. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boab023> EDN: [VLOUPO](#)
- Granitto P.M., Verdes P.F., Ceccatto H.A. (2005) Large-scale investigation of weed seed identification by machine vision. *Computers and Electronics in Agriculture*. **47**(1): 15–24. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2004.10.003>
- Herridge R.P., Day R.C., Baldwin S., Macknight R.C. (2011) Rapid analysis of seed size in *Arabidopsis* for mutant and QTL discovery. *Plant Methods*. **7**(1): 3. <https://doi.org/10.1186/1746-4811-7-3> EDN: [FUCUGC](#)
- Kasajima I. (2019) Measuring plant colors. *Plant Biotechnology*. **36**(2): 63–75. <https://doi.org/10.5511/plantbiotechnology.19.0322a>
- Khassanov F.O., Pulatov S., Asatulloev T., Ergashov I., Tojibaev K.Sh., Yusupov Z. (2023) *Allium sunhangii* – a new species from section *Brevidentia* F.O.Khass. & Iengal. (Amaryllidaceae) from Southern

- Pamir-Alay, Uzbekistan. *PhytoKeys*. **219**: 35–48. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.219.96464> EDN: UJUXFI
- Lazcano-Ramírez H.G., Gómez-Felipe A., Díaz-Ramírez D., Durán-Medina Y., Sánchez-Segura L., de Folter S., Marsch-Martínez N. (2018) Non-destructive plant morphometric and color analyses using an optoelectronic 3D color microscope. *Frontiers in Plant Science*. **9** <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01409> EDN: BXSTRJ
- Li D., Luo Y., Xue H., Sun G. (2025) Estimating radicle length of germinating elm seeds via deep learning. *Sensors*. **25**(16): 5024. <https://doi.org/10.3390/s25165024> EDN: DZNOOZ
- Munavvarov A., Yusupov Z., Ergashov I., Tojibaev K.S., Deng T., Sun H. (2022) Complete chloroplast genomes of ten species from subgenus *Allium* (*Allium*, Amaryllidaceae). *Plant Diversity of Central Asia*. **1**(2): 67–81. https://doi.org/10.54981/PDCA/vol1_iss2/a3 EDN: ZPYXCK
- Novaro P., Colucci F., Venora G., D'Egidio M.G. (2001) Image analysis of whole grains: a noninvasive method to predict semolina yield in durum wheat. *Cereal Chemistry*. **78**(3): 217–221. <https://doi.org/10.1094/CCHEM.2001.78.3.217>
- Pedrini S., Dixon K.W. (2020) International principles and standards for native seeds in ecological restoration. *Restoration Ecology*. **28**(S3): S286–S303. <https://doi.org/10.1111/rec.13155> EDN: PJIVOM
- Pourreza A., Pourreza H., Abbaspour-Fard M.-H., Sadrnia H. (2012) Identification of nine Iranian wheat seed varieties by textural analysis with image processing. *Computers and Electronics in Agriculture*. **83**: 102–108. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2012.02.005>
- Tahir A.R., Neethirajan S., Jayas D.S., Shahin M.A., Symons S.J., White N.D.G. (2007) Evaluation of the effect of moisture content on cereal grains by digital image analysis. *Food Research International*. **40**(9): 1140–1145. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2007.06.009>
- Tanabata T., Shibaya T., Hori K., Ebana K., Yano M. (2012) SmartGrain: High-throughput phenotyping software for measuring seed shape through image analysis. *Plant Physiology*. **160**(4): 1871–1880. <https://doi.org/10.1104/pp.112.205120>
- Whan A.P., Smith A.B., Cavanagh C.R., Ral J.-P.F., Shaw L.M., Howitt C.A., Bischof L. (2014) GrainScan: a low cost, fast method for grain size and colour measurements. *Plant Methods*. **10**(1): 23. <https://doi.org/10.1186/1746-4811-10-23> EDN: IKXWPI
- Yusupov Z., Ergashov I., Volis S., Makhmudjanov D., Dekhkonov D., Khassanov F., Tojibaev K., Deng T., Sun H. (2022) Seed macro- and micromorphology in *Allium* (Amaryllidaceae) and its phylogenetic significance. *Annals of Botany*. **129**(7): 869–911. <https://doi.org/10.1093/aob/mcac067> EDN: RHGTBU
- Zapotoczny P. (2011) Discrimination of wheat grain varieties using image analysis and neural networks. Part I. Single kernel texture. *Journal of Cereal Science*. **54**(1): 60–68. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2011.02.012>

REFERENCES

- Bukharov A.F., Baleev D.N., Musaev F.B. (2015) Soft-ray radiography – effective method of identifying germlessness vegetable umbrella cultures. *Perm agrarian journal*. (1 (9)): 6–11. EDN: TNCFTL (in Russian)
- Ivanova M.I., Bukharov A.F., Baleev D.N., Bukharova A.R., Kashleva A.I., Seredin T.M., Razin O.A. (2019) The Biochemical Composition of *Allium* L. Leaves under the Environmental Conditions of the Moscow Region. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK*. **33**(5): 47–50. <https://doi.org/10.24411/0235-2451-2019-10511> EDN: ZNDOCX (in Russian)
- Ivanova M.I., Polyakov A.V., Kashleva A.I. (2025) Genetic resources of some representatives of the genus *Allium* L. *Vegetable crops of Russia*. (3): 30–37. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2025-3-30-37> EDN: PRKYNP (in Russian)
- Musaev F.B., Potrakhov N.N., Arkhipov M.V. (2016) X-ray of vegetable seeds [Rentgenografiya semyan ovoshchnykh kultur]. St. Petersburg State Electrotechnical University "LETI" Publishing. St. Petersburg: 207. EDN: ZHEGVN (in Russian)
- Musaev F.B., Priyatkin N.S., Kuznets S.M., Ivanova M.I., Arkhipov M.V. (2024) Digital morphometry of vegetable crop seeds (scientific and methodological guide) [Tsifrovaya morfometriya semyan ovoshchnykh kultur (nauchno-metodicheskoe rukovodstvo)]. Federal Scientific Center for Vegetable Growing Publishing. Moscow: 72. EDN: OVXNXX (in Russian)
- Priyatkin N.S., Chesnokov Y.V. (2025) New GOST P 59603-2021 for crop production: «Seeds of agricultural crops. Methods of digital radiography». In: *Proceedings of the V International Scientific Conference "Breeding and seed production: new challenges and opportunities, sustainable development and food security" [Sbornik materialov V Mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii*

- "Selektsiya i semenovodstvo: novye vyzovy i vozmozhnosti, ustoychivoe razvitie i prodovolstvennaya bezopasnost"]. 27–28 March 2025. Moscow: 159–162. (in Russian)
- Baasanmunkh, S.; Lee, J.K.; Jang, J.E.; Park, M.S.; Friesen, N.; Chung, S.; Choi, H.J. (2020) Seed Morphology of *Allium* L. (Amaryllidaceae) from Central Asian Countries and Its Taxonomic Implications. *Plants*. **9**(9): 1239. <https://doi.org/10.3390/plants9091239> EDN: ADSWZA
- Bai X.D., Cao Z.G., Wang Y., Yu Z.H., Zhang X.F., Li C.N. (2013) Crop segmentation from images by morphology modeling in the CIE L*a*b* color space. *Computers and Electronics in Agriculture*. **99**: 21–34. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2013.08.022>
- Balos M.M., Sonay V., Çeçen C., Akan H. (2023) *Allium murat-sonayii* (Amaryllidaceae), a new species from Türkiye. *Phytotaxa*. **600**(1): 43–51. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.600.1.6> EDN: TENLUT
- Bednorz L., Krzysińska A., Czarna A. (2012) Seed morphology and testa sculptures of some *Allium* L. species (Alliaceae). *Acta Agrobotanica*. **64**(2): 33–38. <https://doi.org/10.5586/aa.2011.015>
- Chen X., Xun Y., Li W., Zhang J. (2010) Combining discriminant analysis and neural networks for corn variety identification. *Computers and Electronics in Agriculture*. **71**: S48–S53. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2009.09.003>
- Dana W., Ivo W. (2008) Computer image analysis of seed shape and seed color for flax cultivar description. *Computers and Electronics in Agriculture*. **61**(2): 126–135. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.compag.2007.10.001>
- Eker I. (2024) *Allium serpenticola* (A. sect. *Codonoprasum*, Amaryllidaceae), a new species from Türkiye. *Phytotaxa*. **634**(2): 120–130. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.634.2.2> EDN: HMWCDA
- Friesen N., Herden T., Leweke M., Grützmacher L., Fragman-Sapir O., Hurka H., Blattner F.R., Fritsch R.M. (2024) Dated phylogeny, phylogeography, and classification of *Allium* subgenus *Amerallium* (Amaryllidaceae) from the Old World, based on six DNA fragments. *Taxon*. **73**(4): 971–991. <https://doi.org/10.1002/tax.13217> EDN: EVSZCN
- Friesen N., Smirnov S. V., Leweke M., Seregin A.P., Fritsch R.M. (2021) Taxonomy and phylogenetics of *Allium* section *Decipientia* (Amaryllidaceae): morphological characters do not reflect the evolutionary history revealed by molecular markers. *Botanical Journal of the Linnean Society*. **197**(2): 190–228. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boab023> EDN: VLOUPO
- Granitto P.M., Verdes P.F., Ceccatto H.A. (2005) Large-scale investigation of weed seed identification by machine vision. *Computers and Electronics in Agriculture*. **47**(1): 15–24. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2004.10.003>
- Herridge R.P., Day R.C., Baldwin S., Macknight R.C. (2011) Rapid analysis of seed size in *Arabidopsis* for mutant and QTL discovery. *Plant Methods*. **7**(1): 3. <https://doi.org/10.1186/1746-4811-7-3> EDN: FUCUGC
- Kasajima I. (2019) Measuring plant colors. *Plant Biotechnology*. **36**(2): 63–75. <https://doi.org/10.5511/plantbiotechnology.19.0322a>
- Khassanov F.O., Pulatov S., Asatulloev T., Ergashov I., Tojibaev K.Sh., Yusupov Z. (2023) *Allium sunhangii* – a new species from section *Brevidentia* F.O.Khass. & Iengal. (Amaryllidaceae) from Southern Pamir-Alay, Uzbekistan. *PhytoKeys*. **219**: 35–48. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.219.96464> EDN: UJUXFI
- Lazcano-Ramírez H.G., Gómez-Felipe A., Díaz-Ramírez D., Durán-Medina Y., Sánchez-Segura L., de Folter S., Marsch-Martínez N. (2018) Non-destructive plant morphometric and color analyses using an optoelectronic 3D color microscope. *Frontiers in Plant Science*. **9** <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01409> EDN: BXSTRJ
- Li D., Luo Y., Xue H., Sun G. (2025) Estimating radicle length of germinating elm seeds via deep learning. *Sensors*. **25**(16): 5024. <https://doi.org/10.3390/s25165024> EDN: DZNOOZ
- Munavvarov A., Yusupov Z., Ergashov I., Tojibaev K.S., Deng T., Sun H. (2022) Complete chloroplast genomes of ten species from subgenus *Allium* (*Allium*, Amaryllidaceae). *Plant Diversity of Central Asia*. **1**(2): 67–81. https://doi.org/10.54981/PDCA/vol1_iss2/a3 EDN: ZPYXCK
- Novaro P., Colucci F., Venora G., D'Egidio M.G. (2001) Image analysis of whole grains: a noninvasive method to predict semolina yield in durum wheat. *Cereal Chemistry*. **78**(3): 217–221. <https://doi.org/10.1094/CCHEM.2001.78.3.217>
- Pedrini S., Dixon K.W. (2020) International principles and standards for native seeds in ecological restoration. *Restoration Ecology*. **28**(S3): S286–S303. <https://doi.org/10.1111/rec.13155> EDN: PJIVOM
- Pourreza A., Pourreza H., Abbaspour-Fard M.-H., Sadrnia H. (2012) Identification of nine Iranian wheat seed varieties by textural analysis with image processing. *Computers and Electronics in Agriculture*. **83**: 102–108. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2012.02.005>

- Tahir A.R., Neethirajan S., Jayas D.S., Shahin M.A., Symons S.J., White N.D.G. (2007) Evaluation of the effect of moisture content on cereal grains by digital image analysis. *Food Research International*. **40**(9): 1140–1145. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2007.06.009>
- Tanabata T., Shibaya T., Hori K., Ebana K., Yano M. (2012) *SmartGrain*: High-throughput phenotyping software for measuring seed shape through image analysis. *Plant Physiology*. **160**(4): 1871–1880. <https://doi.org/10.1104/pp.112.205120>
- Whan A.P., Smith A.B., Cavanagh C.R., Ral J.-P.F., Shaw L.M., Howitt C.A., Bischof L. (2014) GrainScan: a low cost, fast method for grain size and colour measurements. *Plant Methods*. **10**(1): 23. <https://doi.org/10.1186/1746-4811-10-23> EDN: IKXWPI
- Yusupov Z., Ergashov I., Volis S., Makhmudjanov D., Dekhkonov D., Khassanov F., Tojibaev K., Deng T., Sun H. (2022) Seed macro- and micromorphology in *Allium* (Amaryllidaceae) and its phylogenetic significance. *Annals of Botany*. **129**(7): 869–911. <https://doi.org/10.1093/aob/mcac067> EDN: RHGTBU
- Zapotoczny P. (2011) Discrimination of wheat grain varieties using image analysis and neural networks. Part I. Single kernel texture. *Journal of Cereal Science*. **54**(1): 60–68. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2011.02.012>

Цитировать как

Мусаев Ф.Б., Прияткин Н.С., Иванова М.И., Бухаров А.Ф. (2026) Морфометрический и цветовой анализ семян рода *Allium* L. *Экобиотех*. **9**(1): 233-241. DOI: <http://doi.org/10.31163/2618-964X/2026-19> EDN: <https://www.elibrary.ru/ogvllk>

Сведения об авторах

Фархад Багадыр оглы Мусаев, д.с.-х.н., ФГБНУ «Федеральный научный центр овощеводства», Московская обл., Одинцовский район, Россия, e-mail: musayev@bk.ru, SPIN: 5918-0757, ORCID: 0000-0001-9323-7741.

Николай Сергеевич Прияткин, д.б.н., ФГБНУ «Агрофизический научно-исследовательский институт», Санкт-Петербург, Россия, e-mail: prini@mail.ru, SPIN: 9407-7573, ORCID: 0000-0002-5974-4288, WoS: C-4300-2017.

Мария Ивановна Иванова, д.с.-х.н., Всероссийский научно-исследовательский институт овощеводства - филиал ФГБНУ «Федеральный научный центр овощеводства», Раменский район, Московская область, Россия, e-mail: ivanova_170@mail.ru, SPIN: 1961-9188, ORCID: 0000-0001-7326-2157, WoS: A-8536-2016, Scopus: 57205541331.

Александр Федорович Бухаров, д.с.-х.н., Всероссийский научно-исследовательский институт овощеводства - филиал ФГБНУ «Федеральный научный центр овощеводства», Московская область, Раменский район, Россия, e-mail: afb@mail.ru, SPIN: 2527-3447, ORCID: 0000-0003-1910-5390, WoS: J-6605-2018, Scopus: 57193127775.

Cited as

Musayev F.B., Priyatkin N.S., Ivanova M.I., Buharov A.F. (2026) Morphometric and color analysis of *Allium* L. seeds. *Ecobiotech*. **9**(1): 233-241. DOI: <http://doi.org/10.31163/2618-964X/2026-19> EDN: <https://www.elibrary.ru/ogvllk>

Information About the Authors

Farkhad Bagadir ogli Musayev, Doctor of Agricultural Science, Federal scientific vegetable center, Odintsovo district, Moscow region, Russia, e-mail: musayev@bk.ru, SPIN: 5918-0757, ORCID: 0000-0001-9323-7741.

Nikolay Sergeevich Priyatkin, Doctor of Biological Sciences, Agrophysical Research Institute, Saint-Petersburg, Russia, e-mail: prini@mail.ru, SPIN: 9407-7573, ORCID: 0000-0002-5974-4288, WoS: C-4300-2017.

Mariya Ivanovna Ivanova, Doctor of Agricultural Science, All-Russian Scientific Research Institute of Vegetable Growing – branch of FSBSI “Federal Scientific Vegetable Center”. Ramensky district, Moscow region, Russia, e-mail: ivanova_170@mail.ru, SPIN: 1961-9188, ORCID: 0000-0001-7326-2157, WoS: A-8536-2016, Scopus: 57205541331.

Alexander Fedorovich Buharov, Doctor of Agricultural Science, All-Russian Scientific Research Institute of Vegetable Growing – branch of “Federal Scientific Vegetable Center”. Ramensky district, Moscow region, Russia, e-mail: afb@mail.ru, SPIN: 2527-3447, ORCID: 0000-0003-1910-5390, WoS: J-6605-2018, Scopus: 57193127775.



INFLUENCE OF WIDE RANGE OF IRON AND MANGANESE CONCENTRATIONS ON THE NUMBER OF CELLS AND PIGMENT CONTENT OF *CHLORELLA VULGARIS*

Sharavin D.Y.*, Belyaeva P.G.

Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms,
Perm, Russia

*E-mail: dima-sharavin@yandex.ru

Abstract

This study investigated the effects of iron and manganese on the green microalga *Chlorella vulgaris* at different exposure times. In the experimental setup *C. vulgaris* IMBR-19 was incubated at the temperatures of +28°C, +20°C, and +10°C. The growth medium was supplemented with 1–500 µM of Fe or Mn. The number of living and dead cells and pigment amount was analyzed during the growth process. The addition of 500 µM Mn or 100–500 µM Fe resulted in the death of most microalgae. Iron had a more toxic effect than manganese in all the experiments. In the range of 75–100 µM Fe at +28°C, +20°C and 100–150 µM Fe at +10°C there was a sharp increase in the number of dead cells. Addition of 100–150 µM Mn at +10°C from 5th day of the experiment led to the adaptive growth of algae cells. With 5–300 µM of Mn at +20°C and +28°C from day 5 a similar addictive effect was observed. In a 1-week experiment with 5–300 µM Mn at +28°C, *C. vulgaris* cells contained an average of 22%, 8%, and 11% less chlorophyll *a*, chlorophyll *b*, and carotenoids than the control, respectively.

Keywords:

Chlorella, heavy metals, iron, manganese, algae pigments, temperature, toxicity

ВЛИЯНИЕ ШИРОКОГО ДИАПАЗОНА КОНЦЕНТРАЦИЙ ЖЕЛЕЗА И МАРГАНЦА НА ЧИСЛО КЛЕТОК И СОДЕРЖАНИЕ ПИГМЕНТОВ *CHLORELLA VULGARIS*

Шаравин Д.Ю.*, Беляева П.Г.

Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН,
Пермь, Россия

*E-mail: dima-sharavin@yandex.ru

Аннотация

Изучено воздействие железа и марганца на зелёную микроводоросль *Chlorella vulgaris* при различной длительности эксперимента. Штамм *C. vulgaris* IMBR-19 инкубировали при температурах +28°C, +20°C и +10°C, с добавлением 1–500 мкМ тяжёлых металлов. В процессе роста анализировали количество живых и мёртвых клеток и содержание фотосинтетических пигментов. Было обнаружено, что добавление 500 мкМ Mn (II) или 100–500 мкМ Fe (III) приводило к гибели большинства клеток. Во всех экспериментах Fe (III) оказывало более токсичное воздействие, чем Mn (II). В диапазоне 75–100 мкМ Fe (III) при температуре +28°C, +20°C, а также 100–150 мкМ Fe (III) при температуре +10°C наблюдалось увеличение количества мёртвых клеток. Добавление 100–150 мкМ Mn (II) при температуре +10°C с 5-го дня эксперимента привело к адаптивному росту клеток водорослей. В диапазоне 5–300 мкМ Mn (II) при температуре +20°C и +28°C с 5-го дня наблюдался аналогичный адаптивный эффект. В недельном эксперименте с внесением 5–300 мкМ Mn (II), при температуре +28°C клетки *C. vulgaris* содержали в среднем на 22%, 8% и 11% меньше хлорофилла *a*, хлорофилла *b* и каротиноидов, чем в контроле, соответственно.

Ключевые слова:

Chlorella, тяжёлые металлы, железо, марганец, фотосинтетические пигменты, температура, токсичность

Received: 26.05.2026

Accepted: 24.06.2026

Поступила в редакцию: 26.05.2026

Принято в печать: 24.06.2026

Cite as | Цитировать

DOI: <http://doi.org/10.31163/2618-964X/2026-20> EDN: <https://www.elibrary.ru/rkgotu>

INTRODUCTION

The term, heavy metal (HM) usually refers to metals with an atomic weight higher than Fe (55.8 g/mol) or density more than 5.0 g/cm³. However, iron and manganese are also often considered as HM. The content of Fe and Mn in soils and aquatic ecosystems often exceeds natural levels, posing risks to both, living beings and human health [Cabala *et al.* 2011; Kacholi, Sahu 2018; Meena *et al.* 2018; Zwolak *et al.* 2019; Nájera-Martínez *et al.* 2021; Yasin *et al.* 2021]. Toxic stress associated with an excess of Fe and Mn negatively affects the metabolic pathways of algae, which leads to suppression of their growth and photosynthesis [Andresen *et al.* 2018; Al-Khiat *et al.* 2019; Rogers *et al.* 2020; Ciurli *et al.* 2021]. At the same time Mn and Fe are an essential micronutrient for many organisms including microalgae. Normal growth, development and reproduction are impossible without HM ions. Influencing enzymatic catalysis, trace elements have an effect on almost all aspects of metabolism (e.g. glycolysis, nucleotide and lipid exchange, assimilation of carbohydrates during photosynthesis, respiration and other processes) [Keren *et al.* 2002; Coelho *et al.* 2015; Fischer *et al.* 2015; Smythers *et al.* 2019; Alho *et al.* 2022].

Despite the long-term study of HMs effects on *Chlorella* enrichment cultures, there is still lack information on the effect of Mn (II) in a wide range of concentrations on the physiological and biochemical state of algae cells, in particular on photosynthesis processes. Due to its unique role in the water oxidizing activity of photosystem II, Mn is required for photosynthetic organisms. However, the mechanism of its biological action is not fully understood yet [Keren *et al.* 2002; Andresen *et al.* 2018; Alho *et al.* 2022]. In the work of Smythers *et al.* [2019] it was shown that cells in lag and early exponential phase adsorb Mn and actively increase the intracellular concentration beyond equilibrium. Algae cells reached their peak, containing 495.0 and 733.3 mM Mn for the 17.5 and 35 mM in culture, respectively, reaching a maximum of 55× the concentration of the surrounding media [Smythers *et al.* 2019]. Manganese chloride (II) at 2 μM, 10 μM and 12 μM increased the lipid content and growth parameters significantly by 14%, 16% and 15%, above the corresponding controls [Battah *et al.* 2015].

The growth of *Chlorella* sp. in the presence of limiting concentrations of Fe has been explicitly studied, nevertheless there is few information about the effect of Fe on physiological state of microalgae at different temperatures. There are also data gaps in the growth characteristics of microalgae in a wide range of Fe concentrations at different time intervals. In the work of Liu *et al.* [2008], the addition of 12 μM of Fe (III) at +20°C in the initial media suppressed the cell growth slightly, but it stimulated lipid storage in *C. vulgaris* up to 56.6%, but within seven days cell numbers were significantly higher than that of the control. The EC50 analysis at +25°C revealed that *Chlorella* sp. was significantly resistant to Fe compared to other microalgae. Fifty percent inhibition in growth was recorded at concentrations of 240 μM for *Chlorella* sp. [Subramaniam *et al.* 2016]. Meanwhile in the study of Pietryczuk *et al.* [2025], Fe (II) at 2–1000 μM under +25°C not only activated the cell division of *C. vulgaris* but also caused an increase in the concentration of chlorophylls *a* and *b* and monosaccharides in the algae. On the contrary, with 2–1000 μM of Fe (III) at +25°C much lower concentration of that HM was needed to inhibit the growth of single-cell algae. According to literature data, excess Fe causes the degradation of chlorophylls and a decline in monosaccharides, which is probably a consequence of a reduction in the rate of photosynthesis [Cudowski, Pietryczuk 2019].

The range of growth temperature within the genus *Chlorella* sp. is variable. Significant fluctuations are observed among different strains of one species. Common representatives of *C. vulgaris* are characterized by optimum +25°C– +28°C and maintain its viability at +30°C – +35°C, in some cases *Chlorella* sp. might be grown at +50°C (*C. pyrenoidosa*) [Serra-Maia *et al.* 2016; Ahmad *et al.* 2020; Deniz

2020]. Low temperature limit is also strain and species-specific. Some strains of *Chlorella* sp. have optimum at +14°C and might be also grown at +4°C [Wang *et al.* 2024]. Temperature directly affects the sensitivity rate of green algae to HMs depending on the HM type, algae strain and temperature range [Yuqin *et al.* 2021; Wang *et al.* 2022].

Thus, our study aimed to establish the effect of wide range of concentrations of Fe (III) and Mn (II) on the number of living and dead cells and pigment content in *Chlorella vulgaris* at 10–28°C, thereby expanding the available data on the combined effect of HMs and temperature.

MATERIALS AND METHODS

Microalgae strain. Freshwater axenic strain of green microalgae *Chlorella vulgaris* IMBR-19, without bacterial contamination, maintained in sterile conditions, obtained from the A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas (Russian Academy of Sciences) was utilized in current study.

Experimental design and growth performance. Experiments were performed in controlled laboratory conditions. The algae were incubated in a growth chamber (accuracy of temperature maintenance $\pm 0.1^\circ\text{C}$) in conical flasks at +28°C – line 1 (L1) and +10°C – line 2 (L2) in an enrichment culture mode using liquid medium BG-11 [Rogers *et al.* 2020]. All the experiments were done in 24-well plates at the temperatures of +28°C, +20°C (with L1) and +10°C (L2) under a light intensity of 6500 lux with 12h:12h light:dark photoperiod on a light panel with evenly arranged LEDs and frosted glass, which gave a uniform, instrumentally measured luminous flux (fig. 1). The empirically established optimal growth temperature for this strain was +28°C, +10°C is the lower limit at which a significant cell growth was visible during the one week of cultivation, +20°C is the midpoint. The initial pH of the culture medium was 7.0. The sowing aliquot of *Chlorella* contained $1.5\text{--}1.6 \times 10^6$ cells/ml in the well with final volume 2.3 ml.

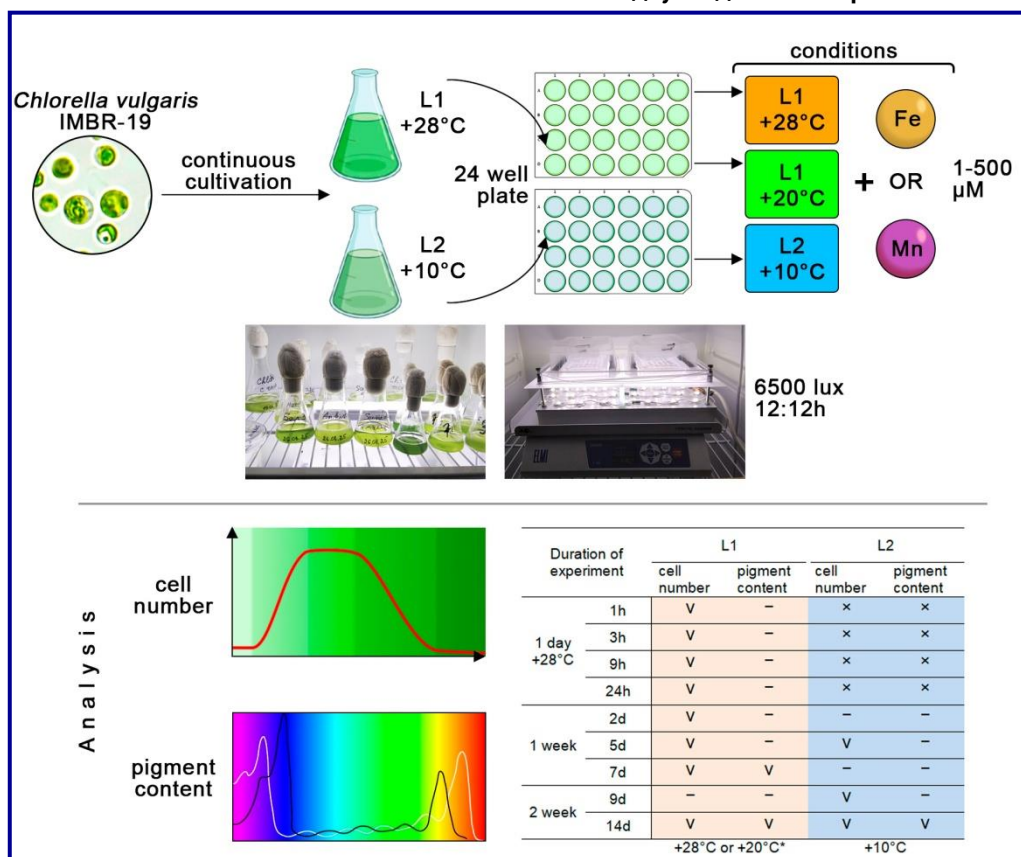
In trials, $\text{MnCl}_2 \times 4\text{H}_2\text{O}$ and $\text{FeCl}_3 \times 6\text{H}_2\text{O}$ of analytical grade were added to the final concentration of 1; 5; 10; 25; 50; 75; 100; 150; 200; 300 and 500 μM of respective metal beyond the 3 and 2 μM of Fe (III) and Mn (II) in the base medium respectively (fig. 1).

Cell count. The number of *Chlorella vulgaris* cells (viable and/or dead) was determined by adding the methylene blue dye with direct counting in the Goryaev chamber using standard light microscopy methods and ZEISS Axiostar Plus microscope (Germany), with further conversion of the results in units of culture density (cells/ml) [Dvoretzky *et al.* 2017]. The suspension was stirred before counting and 100 μl of it was mixed with 2 μl of 1% dye in 96-well immunological plates (Khimmed, Russia) then incubated for 3 minutes. The percentage of dead cells was assessed using the formula: dead cells (%) = dead cells / total number of cells $\times 100$. Experiments were conducted in three biological replicates. Determination of cell number was carried out during the first day (after 1, 3, 9, 24 hours for L1 at +28°C), on the 2nd, 5th, 7th, 14th day for L1 at +20°C and +28°C, and on the 5th, 9th, 14th day for L2.

Photosynthetic pigment assay. For photosynthetic pigment assay, 3 ml samples of cell suspension (from identical variant wells) were harvested on the 7th (L1) and 14th (L1 and L2) day by centrifugation at 10,000 rpm for 10 min. Supernatant was discarded, and 3 ml of pre-cooled acetone (80%) was mixed with the cell pellet. Then the mixture was incubated in darkness at 4°C for 12 hours or longer, until the color of the pellet became white. The absorbance of the supernatant was measured at 470, 663, 645 and 750 nm on Cary 100 (Agilent Technologies, USA). The pigment concentration ($\mu\text{g/ml}$) (chlorophylls *a*, *b* and carotenoids) in algae cells was calculated with the formulas of Lichtenthaler [1987]. The pigment index was evaluated as the ratio of acetone extracts of total chlorophyll to carotenoids ($\Sigma C_{\text{chl}}/C_{\text{car}}$) and chlorophyll *a* and *b* ($C_{\text{chl } a}/C_{\text{chl } b}$).

Figure 1. Schematic illustration of the study. “v” – collected samples; “x” – no experimentation; “–” – no data (sample collection did not take place); “*” – at +20°C, the L1 trials were conducted only in a two-week variant

Рисунок 1. Схема исследования. “v” – отобраны образцы; “x” – экспериментов не проводилось; “–” – нет данных (отбор образцов не проводился); “*” – при температуре +20°C обработка L1 проводилась только в двухнедельном варианте



Statistical analysis. Statistical analysis was done with Microsoft Excel 2010 and Statistica 10.0 software tool packs. All results are considered statistically significant at $p < 0.05$ and expressed as mean values of three replicates with standard deviation. The correlation was analyzed using a Pearson test (two-tailed). The significance of the various parameters was tested using one-way analysis of variance.

RESULTS

Standard growth curves. According to empirically determined growth curves (fig. 2) for L1 a rapid growth rate was recorded during the first 5 days. After 2 days, the algae cell count increased by 11 times (to $11.0-19.7 \times 10^6$ cells/ml), and on the fifth day, L1 cell number expanded by another 1.5-2.0 times (up to 30.3 and 29.7×10^6 cells/ml) at +20°C and +28°C, respectively. From the 5th day the culture entered into a stationary growth phase. Cell number of L2 was increasing gradually and only by the 9th day reached 16.0×10^6 cells/ml (fig. 2). On the 9th day, L2 entered into a stationary growth phase. According to available data, *Chlorella* sp. achieves the best growth rates in "standard conditions" after 7-10 days [Blair *et al.* 2014; Safi *et al.* 2014].

One day experiment. Fe (III) concentrations ranged from 1 to 25 µM within 24 h did not affect apparently the number of algae cells in comparison to the control values. At 50-100 µM of Fe (III) the cell population was slightly decreased, at 150 µM – by 8-17% less than the control within 1-24 h, at 300 and 500 µM – it reduced by almost half in relation to the control variants (fig. 3). The proportion of dead cells in test suspensions that were below 50 µM of Fe (III) was identical to that of controls. At 100-150 µM it reached 5-8% of the total number after 9 h and 17% after 24 hours (at 100 µM).

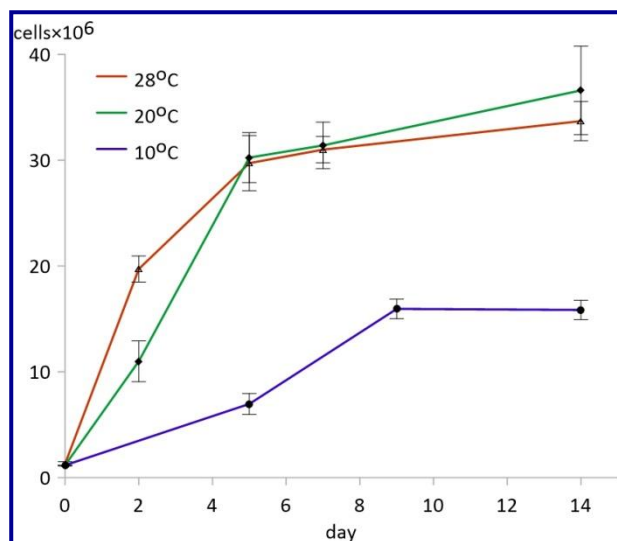


Figure 2. Standard curve of *Chlorella* growth at +28°C, +20°C (L1), and +10°C (L2)

Рисунок 2. Стандартная кривая роста хлореллы при температуре +28°C, +20°C (L1) и +10°C (L2)

Microalgae exposed to 50-150 μM of Mn(II) during the first 1-3 h showed no significant differences in the cell number between the control and test samples (fig. 4). Faint increase in dead cell proportion occurred in variants supplemented with 150 μM of Mn(II) meanwhile at 500 μM it was 6 times higher than control one (fig. 4). Due to low growth rate at +10°C (fig. 2) there were no experiments with L2 during the first day and up to a week. Also in

the initial period, the differences between +20°C and +28°C were small, for this reason only data for L1 at +28°C is given hereafter for trials with duration less than a week.

Figure 3. The effect of 1-500 μM of Fe(III) on the cell number (left) and dead cell proportion (% , right) of L1+28°C in the stationary growth phase in a daily experiment (concentrations below 50 μM are omitted), “C”-control

Рисунок 3. Влияние 1-500 мкМ Fe(III) на количество клеток (слева) и долю мертвых клеток (% , справа) при температуре L1+28°C в стационарной фазе роста в суточном эксперименте (концентрации ниже 50 мкм не учитываются), “С” -контроль

One week experiment, Fe(III). Evaluation of the effect of Fe(III) on the number of *C. vulgaris* showed no changes after 2 and 5 days with the addition of 1 μM of Fe(III). At 5-75 μM, a reduction in cell number was observed in accordance with Fe(III) concentration rise (correlation coefficients: -0.93, -0.88 and -0.99; $p \leq 0.01$ for 2, 5 and 7th day). Meanwhile, the number of dead cells was higher than the control starting with 5 μM. At 100 μM of Fe(III), the number of cells after 2 and 5 days was 2.2% and 4.8% of the respective control. In the case of 150 μM and higher concentrations, there was no cell growth. On day 7, the effect of Fe(III) could be detected even at 1 μM. At 100 μM, the cell number was just 24% of the respective control. At higher concentrations, cell growth was nearly absent, and the proportion of dead cells reached 95-100% (fig. 5).

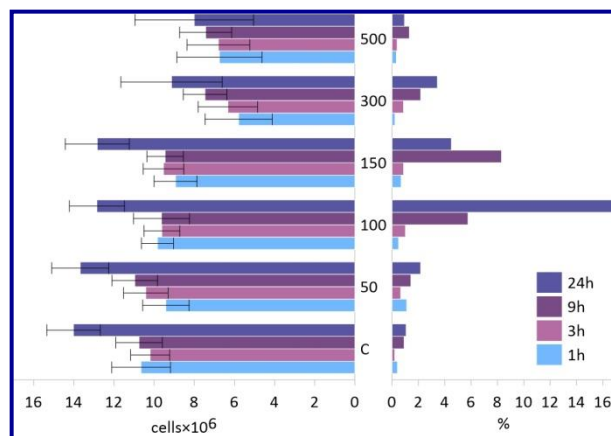
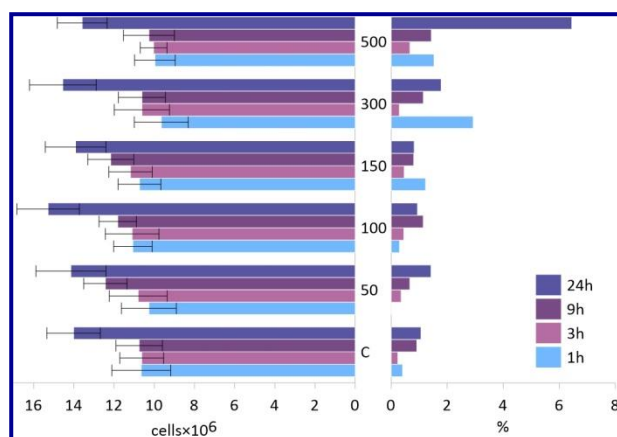


Figure 4. The effect of 1-500 μM of Mn(II) on the cell number (left) and dead cell proportion (% , right) of L1+28°C in the stationary growth phase in a daily experiment (concentrations below 50 μM are omitted), “C”-control

Рисунок 4. Влияние 1-500 мкМ Mn(II) на количество клеток (слева) и долю мертвых клеток (% , справа) при температуре L1+28°C в стационарной фазе роста в суточном эксперименте (концентрации ниже 50 мкм не учитываются), “С” -контроль



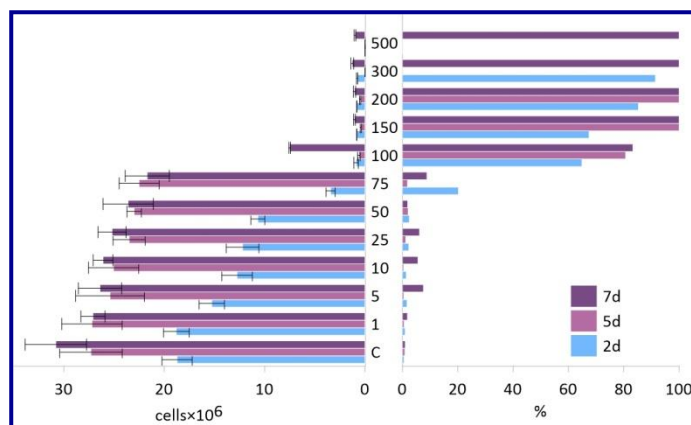
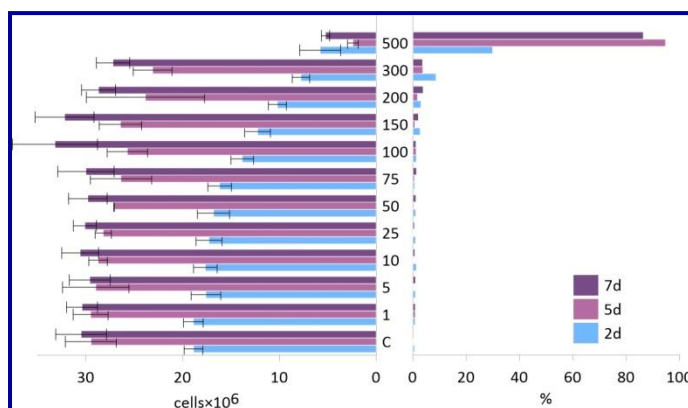


Figure 5. The effect of 1-500 µM of Fe(III) on the growth (left) and dead cell proportion (% , right) of L1+28°C in a 7-day experiment, "C"-control

Рисунок 5. Влияние 1-500 мкМ Fe(III) на рост (слева) и долю мертвых клеток (% , справа) при температуре L1+28°C в 7-дневном эксперименте, "С"-контроль

Figure 6. The effect of 1-500 µM of Mn(II) on the growth (left) and dead cell proportion (% , right) of L1+28°C in a 7-day experiment, "C"-control

Рисунок 6. Влияние 1-500 мкМ Mn(II) на рост (слева) и долю мертвых клеток (% , справа) при температуре L1+28°C в 7-дневном эксперименте, "С"-контроль



One week experiment, Mn(II). At a concentration of 1 µM Mn (II), there were no significant differences in cell number and dead cell proportion compared to the control throughout the experiment (fig. 6). On day 2, there was a noticeable decline in cell number with increasing Mn (II) content from 5 to 500 µM. The cell numbers were 2.5 and 3.2 times lower than the control in variants with 300 and 500 µM, respectively. Dead cell percentage was significantly different from the control (0.6% from total cell number) at 150 µM and higher, reaching 8.6% and 30% at 300 and 500 µM, respectively. After 5 days, a similar decrease in cell numbers was observed in the range of 50-300 µM Mn (II), with only 2.4×10⁶ cells/ml (8% of the control) remaining at 500 µM, where dead cell proportion was 95%. By day 7, a significant decrease in *Chlorella* population was seen at 200 µM and higher (94% and 17% from the control variant for 200 and 500 µM respectively). Dead cell number was substantial only at 500 µM (accounting for 86% of the total cell number).

Two week experiment, Fe(III). A 2-week experiment was conducted to study the impact of Fe (III) and Mn (II) on *Chlorella* at lower temperatures due to slow growth of L2 culture (fig. 2). Results showed that after 2 days at +28°C, the number of L1 cells increased by 1.5–2.0 times greater than at +20°C (fig. 7) with 5-75 µM of Fe (III), while the percentage of dead cells ranged from 1.5 to 20.0% (at +20°C and +28°C respectively). Starting with 100 µM of Fe (III), growth was suppressed and dead cells rose to 66-100%.

After 5 days, in controls, culture density was 27-29×10⁶ cells/ml with a slight decrease at 5-75 µM of Fe (III). At +20°C cell numbers were 5-10% higher than at +28°C. With higher Fe (III) concentrations (100-500 µM), the number of vital L1 cells in most cases did not exceed 0.5×10⁶ cells/ml and dead cells increased to 80-100%. Almost complete suppression of culture growth was observed from 100 µM. On day 5, L2 culture at +10°C had 3-4 times lower cell numbers than L1 and the active

culture growth continued even at 100 μM of Fe (III), while the percentage of dead cells climbed up with increasing of Fe (III) concentration (fig. 7). At 150-500 μM in L2, the *Chlorella* cell density was low ($0.8\text{--}1.2 \times 10^6$ cells/ml) compared to values at 5-100 ($5.6\text{--}6.7 \times 10^6$ cells/ml).

After 7 days in L1 with 5 and 75 μM Fe (III), the number of *Chlorella* cells at +28°C and +20°C was $22\text{--}26 \times 10^6$ cells/ml, with the proportion of dead cells three times higher at +28°C than at +20°C. At 100 μM and higher, over 80% of cells were non-living in both variants. On day 7, L2 cell number remained consistent with day 5 values, prompting sampling on day 9, where the control had 15×10^6 cells/ml with only 2.5% dead cells. The apparent growth of culture was also observed in the range of 5-100 μM of Fe (III), while the proportion of dead cells was up to 3.4%, increasing significantly at 150-500 μM to 75% or more. No living cells were observed in L1 at 150 μM in both temperature variants.

By day 14, cell density of L1 was 2 or more times higher than L2 (both, in control and experiment) in the range up to 100 μM of Fe (III). From day 7 to 14 in L1 at 5 and 75 μM of Fe (III) cell amount increased by no more than 20% (fig. 7). The number of cells on 14th day with 100 μM at +28°C was 14 times greater than at +20°C. No growth was observed in L1 at 150-500 μM Fe (III). In L2, growth occurred at 150 μM of Fe (III) with 56% dead cells. At 300–500 μM and above no living cells were present.

Two week experiment, Mn(II). After 2 days of experiment in the control and at 5-300 μM of Mn (II), *Chlorella's* cell number was nearly double at +28°C compared to +20°C. The lowest cell counts were observed with 500 μM of Mn (II) (5.8×10^6 cells/ml at +28°C and 2.7×10^6 cells/ml at +20°C) (fig. 8). The values of dead cell proportion in the range of 5-300 μM were larger in L1 at with the highest percentage at 500 μM (30% at +28°C and 83% at +20°C).

On day 5, the *Chlorella's* population in L1 at 5-200 μM Mn (II) was $25\text{--}30 \times 10^6$ cells/ml (at +20°C and +28°C), sharply reducing at higher concentrations (300 and 500 μM). The proportion of non-living cells increased with rise of metal concentration from 5 to 300 μM , reaching 95% and 89% at +28°C and +20°C, respectively. In the experiment with L2 the number of algae cells reached 7.6×10^6 cells/ml, following a standard growth curve. Manganese (II) concentrations from 5 to 500 μM suppressed culture growth by 15–78% (correlation coefficient: 0.62; $p \leq 0.05$) with the amount of dead cells increased with a growth of metal concentration in the medium reaching 55% at 500 μM (fig. 8).

After 7 days, growth of *Chlorella* L1 at +28°C and +20°C followed standard curve. When exposed to Mn (II), growth was similar to the control except at 500 μM where it was significantly suppressed to 17% of the control. In L1 at +20°C with Mn (II), culture density was under the control values. The proportion of dead cells in L1 (at +28°C and +20°C) increased slightly with Mn (II) concentration up to 300 μM , then sharply rose to 90-100% at 500 μM (fig. 8). On day 9, the cell density of *Chlorella* L2 in the control reached 16.6×10^6 cells/ml (stationary growth phase). With the addition of 5-200 μM Mn (II), the cell number decreased slightly, but was approximately 2-times lower than in L1 on 7th day. At 300 and 500 μM , it was 45% and 32% of the control values, respectively. The proportion of dead cells did not exceed 4% at metal concentrations up to 200 μM , At 500 μM rose sharply to 68%. This index of dead cells was significantly lower than in L1.

Figure 7. The effect of 5-500 μM of Fe(III) on the total cell number and ratio of living and dead cells of L1 (+28°C, +20°C) and L2 (+10°C) in a 14-day experiment, "C"-control

Рисунок 7. Влияние 5-500 мкМ Fe(III) на общее количество клеток и соотношение живых и мертвых клеток L1 (+28°C, +20°C) и L2 (+10°C) в 14-дневном эксперименте, "С"-контроль

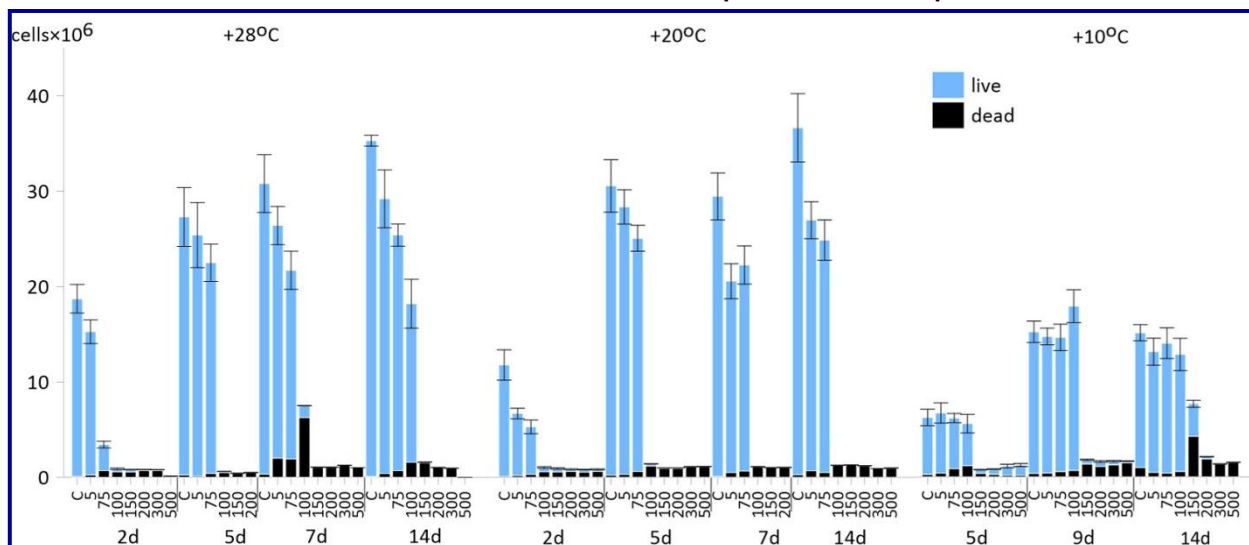
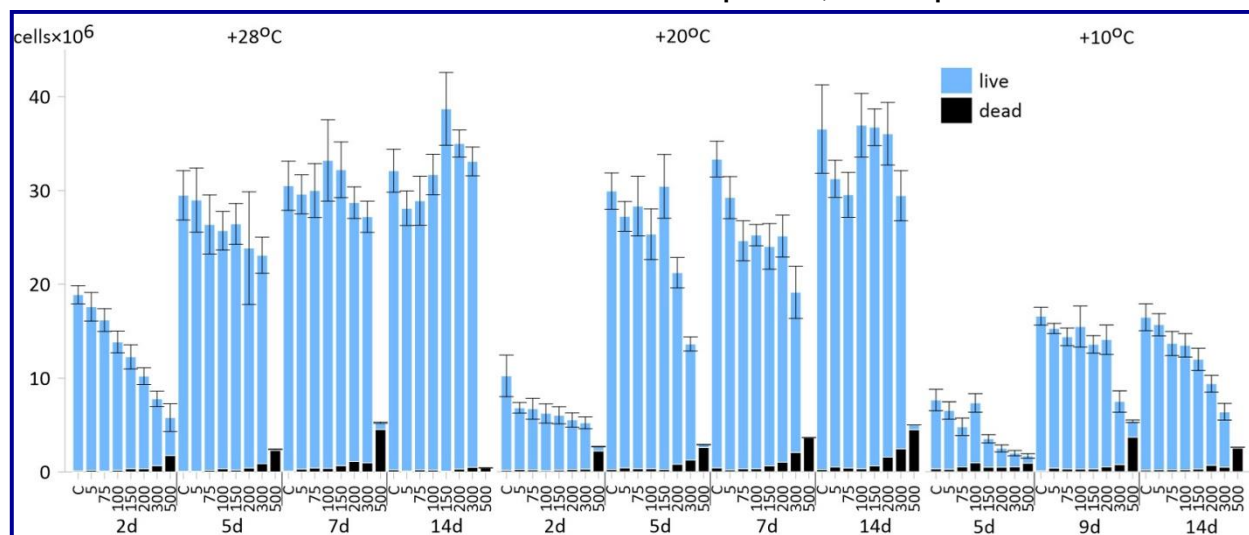


Figure 8. The effect of 5-500 μM of Mn(II) on the total cell number and ratio of living and dead cells of L1 (+28°C, +20°C) and L2 (+10°C) in a 14-day experiment, "C"-control

Рисунок 8. Влияние 5-500 мкМ Mn(II) на общее количество клеток и соотношение живых и мертвых клеток L1 (+28°C, +20°C) и L2 (+10°C) в 14-дневном эксперименте, "С"-контроль



By day 14, the number of microalgae in the control was higher at +20°C. In the presence of 150-200 μM Mn (II) at +28°C, it surpassed the respective control, while at +20°C matched it. The proportion of dead cells in L1 experiments was significantly higher at +20°C than at +28°C. In L2, after two weeks, the culture reached 16.5×10^6 cells/ml in the control, which is 2-2.5 times lower than L1. The cell number in experiments with 5-300 μM Mn (II) gradually decreased from 15.7 to 6.4×10^6 cells/ml. The proportion of dead cells at concentrations up to 100 μM in L2 did not exceed 2%, increasing to 7.7% at range 150–300 μM . In L1 at +20°C and +28°C, the mortality rates were 1.6-8.3% and 0.2-1.5% in the same range, respectively. The critical concentration was 500 μM Mn (II) in all cases, leading to 90-100% dead cells.

Pigment content. Pigment content on day 7 in the culture L1 at +28°C, it was shown that the Chl *a* and Chl *b* content in the control reached values 1.71 and 0.49 mg/l respectively. The highest concentration of chlorophylls was recorded in the variant with addition of 50 μM of Fe (III) (table 1). At the same time, significant correlations between chlorophylls content and concentration of Fe (III) were noted (correlation coefficients: -0.70 and -0.65 ; $p \leq 0.01$). In tests with Mn (II), Chl *a* and *b* values were lower than in the control (-0.44 and -0.64 ; $p \leq 0.05$). The Chl *a* and *b* ratio in both, control and

experimental variants was in the range of 2.98–3.97 (3.22 ± 0.07 in average), that indicated high photosynthetic activity of *Chlorella* L1 at +28°C (table 1). Normally, this ratio corresponds to 2.2–3.0. Carotenoid content did not differ significantly from the control. The total ratio of chlorophylls to carotenoids was highest at 50 µM of Fe (III) and Mn (II). No significant relationships were found between carotenoid content and HMs concentration.

Table 1. The effect of Fe(III) and Mn(II) on concentration of pigments and their ratio in *Chlorella* cells within 7 days (L1, +28°C)

Таблица 1. Влияние Fe(III) и Mn(II) на концентрацию пигментов и их соотношение в клетках хлореллы через 7 дней (L1, +28°C)

Metal concentration, µM	Pigment concentration, mg/l			$\frac{C_{chl\ a}}{C_{chl\ b}}$	$\frac{\sum C_{chl}}{C_{car}}$
	Chlorophyll <i>a</i> ($C_{chl\ a}$)	Chlorophyll <i>b</i> ($C_{chl\ b}$)	Carotenoids (C_{car})		
Fe (III)					
Control	1.71 ± 0.17	0.49 ± 0.10	0.70 ± 0.13	3.49	2.81
5	1.51 ± 0.30	0.51 ± 0.13	0.69 ± 0.16	2.96	2.93
50	1.91 ± 0.27	0.67 ± 0.19	0.63 ± 0.14	2.85	4.09
75	1.35 ± 0.31	0.34 ± 0.14	0.78 ± 0.20	3.97	2.17
100	0.54 ± 0.20	0.19 ± 0.08	0.25 ± 0.11	2.84	2.92
Mn (II)					
Control	1.75 ± 0.06	0.53 ± 0.04	0.84 ± 0.14	3.30	2.72
5	1.28 ± 0.27	0.43 ± 0.09	0.87 ± 0.16	2.98	1.96
50	1.50 ± 0.33	0.46 ± 0.11	0.51 ± 0.21	3.26	3.84
75	1.29 ± 0.24	0.41 ± 0.08	0.84 ± 0.17	3.14	2.02
100	1.30 ± 0.14	0.42 ± 0.10	0.82 ± 0.20	3.09	2.09
150	1.51 ± 0.18	0.44 ± 0.09	0.85 ± 0.24	3.41	2.28
200	1.41 ± 0.15	0.40 ± 0.08	0.76 ± 0.26	3.52	2.38
300	1.23 ± 0.13	0.41 ± 0.12	0.60 ± 0.11	3.07	2.72

Within 14 days, pigment content was measured in cultures L1 (+28°C and +20°C) and L2 (+10°C). Significant differences in algal pigment values at different temperatures were observed (*t*-test). Despite an increase in algae cell number at +28°C in both the control and experiments with HMs, pigment concentrations in the control decreased significantly in L1 on the 14th day compared to the 7th day (by 5.4 times for Chl *a*, 3.7 times for Chl *b* and 1.2 times for carotenoids) (table 2). The low chlorophyll values in L1 at +28°C were attributed to resource depletion in a limited cultivation volume and aging of the algae culture. A disruption in *Chlorella*'s photosynthetic activity was also indicated by the pigment index ($\frac{\sum C_{chl}}{C_{car}} < 1$ in control, at 5-75 µM Fe (III) and 5-100 µM Mn (II)) (table 2). Overall, at low pigment concentrations in L1 at +28°C, an increase in Chl *a* and Chl *b* was observed at 75-200 µM Mn (II) or 100 µM Fe (III), correlating with an increase in cell density (fig. 7, 8).

Positive relationships were found between Chl *a* (0.76, 0.92) and Chl *b* (0.84, 0.92) content and the Mn (II) and Fe (III) concentrations in the medium at +28°C ($p \geq 0.05$). At +20°C in L1 with Fe (III), the synthesis of chlorophylls *a* and *b* was at its highest at 75 µM, while with Mn (II) – at 100 µM (table 2). At the same time, these parameters did not show significant correlations with metal concentrations. The ratio of total chlorophyll to carotenoids rose up with higher HMs concentrations in the medium, but the Chl *a*/Chl *b* proportion decreased.

At +10°C (L2) Chl *a* and *b* values were higher in the control than in trials, but lower than at +20°C (L1). Negative correlations were found between Chl *a* and HMs concentration (–0.84 and –0.73 for Mn (II) and Fe (III)). For Chl *b*: –0.83 and –0.62 respectively. Carotenoid levels remained

Table 2. The effect of Mn(II) and Fe(III) on pigment concentration (mg/l) and their ratio in Chlorella cells within 14 days (L1 +28°C, +20°C; L2 +10°C) **Таблица 2. Влияние Mn(II) и Fe(III) на концентрацию пигмента (мг/л) и их соотношение в клетках хлореллы через 14 дней (L1 +28°C, +20°C; L2 +10°C)**

Metal conc., μM	Chlorophyll <i>a</i> $C_{chl a}$			Chlorophyll <i>b</i> $C_{chl b}$			Carotenoids C_{car}			$\Sigma C_{chl} / C_{car}$		
	+28°C	+20°C	+10°C	+28°C	+20°C	+10°C	+28°C	+20°C	+10°C	+28°C	+20°C	+10°C
Mn(II)												
Control	0.31 ± 0.03	3.11 ± 0.20	2.34 ± 0.40	0.12 ± 0.01	0.63 ± 0.07	0.41 ± 0.05	0.65 ± 0.03	1.66 ± 0.09	1.16 ± 0.07	0.66	2.25	2.37
5	0.24 ± 0.05	3.06 ± 0.61	2.15 ± 0.28	0.12 ± 0.03	0.64 ± 0.06	0.37 ± 0.07	0.65 ± 0.07	1.49 ± 0.06	1.09 ± 0.14	0.55	2.48	2.31
75	0.36 ± 0.05	3.24 ± 0.90	2.02 ± 0.19	0.18 ± 0.06	0.71 ± 0.09	0.40 ± 0.09	0.63 ± 0.04	1.46 ± 0.05	0.99 ± 0.15	0.86	2.71	2.44
100	0.48 ± 0.09	4.29 ± 0.48	2.29 ± 0.18	0.13 ± 0.05	1.03 ± 0.12	0.40 ± 0.07	0.78 ± 0.10	2.07 ± 0.12	1.14 ± 0.11	0.78	2.57	2.36
150	0.72 ± 0.11	3.14 ± 0.60	2.06 ± 0.32	0.23 ± 0.05	0.75 ± 0.09	0.39 ± 0.11	0.86 ± 0.22	1.34 ± 0.15	0.93 ± 0.09	1.11	2.90	2.63
200	0.81 ± 0.38	2.90 ± 0.61	1.75 ± 0.44	0.29 ± 0.07	0.68 ± 0.13	0.32 ± 0.13	0.86 ± 0.19	1.11 ± 0.09	0.77 ± 0.14	1.28	3.23	2.69
300	0.58 ± 0.27	2.32 ± 0.57	1.13 ± 0.36	0.30 ± 0.08	0.66 ± 0.11	0.19 ± 0.09	0.63 ± 0.13	0.75 ± 0.10	0.54 ± 0.13	1.40	3.97	2.44
Fe(III)												
Control	+28°C	+20°C	+10°C	+28°C	+20°C	+10°C	+28°C	+20°C	+10°C	+28°C	+20°C	+10°C
5	0.33 ± 0.04	2.83 ± 0.51	2.40 ± 0.23	0.16 ± 0.06	0.69 ± 0.14	0.41 ± 0.09	0.76 ± 0.06	1.56 ± 0.07	1.16 ± 0.04	0.65	2.26	2.42
75	0.25 ± 0.04	2.53 ± 0.43	2.28 ± 0.17	0.12 ± 0.04	0.64 ± 0.11	0.30 ± 0.05	0.64 ± 0.09	1.28 ± 0.05	1.05 ± 0.05	0.58	2.48	2.46
100	0.35 ± 0.19	2.96 ± 0.67	2.23 ± 0.29	0.21 ± 0.09	0.72 ± 0.22	0.38 ± 0.11	0.64 ± 0.12	1.42 ± 0.08	0.94 ± 0.08	0.88	2.59	2.78
150	0.50 ± 0.23	" "	2.39 ± 0.52	0.23 ± 0.10	" "	0.43 ± 0.01	0.57 ± 0.14	" "	1.05 ± 0.06	1.28	" "	2.69
	" "	" "	1.02 ± 0.48	" "	" "	0.13 ± 0.06	" "	" "	0.36 ± 0.07	" "	" "	3.19

" " - missing of pigments

consistent up to 150 μM of Mn (II) and 100 μM of Fe (III). The pigment index varied irregularly from 2.1 to 3.2 in experiments with HMs and showed no clear dependency on metal concentration. Thus, temperature has a significant impact on *Chlorella*'s cell number and pigment content when exposed to HMs. As follows from our experiments, on the one hand at +10°C L2 *Chlorella*'s cell number was lower than in L1, also Chl *a* and *b* synthesis significantly suppressed, which shows that the culture is probably experiencing cold stress.

DISCUSSION

According to published researches there is a significant variation in concentrations of Mn (II) and Fe (III) which might have an either stimulating or inhibitory effect on *Chlorella*, thus it does not allow us to make an exact conclusion on the effect of one or another metal concentration on the growth and physiological state of that algae [Keren *et al.* 2002; Mousavi *et al.* 2011; Liu *et al.* 2018; Smythers *et al.* 2019]. However, the effect of a wide range of Fe (III) concentrations (1.8-900 μM) and an increase in the number of cells at a concentration of 360 μM was shown in the work of Cudowski, Pietryczuk [2019]. At +28°C, using a seeding dose of 2×10^6 cells/ml and cultivating for 18 days with low Fe (III) concentrations (0.2 – 1.8 μM), previous research has shown that the most significant impact on the growth of *Chlorella* culture occurred with Fe (III) concentrations between 0.36-0.72 μM . This resulted in a 50% growth enhancement on the 12th day of cultivation compared to the control [Al-Khiat *et al.* 2019]. Similar data on the positive effect of 12 μM of Fe (III) for *Chlorella* on the 13th-15th days were given in studies of Liu *et al.* [2008].

In our case, in 1-2-week experiments, at +20°C – +28°C, we observed a notable decrease in cell number with an increase in Fe (III) concentration up to 75 μM . Beyond this threshold, the number of dead cells sharply increased at 100 μM and higher. Conversely, an increase in Mn (II) concentration resulted in a more gradual emergence of negative effects, nearly completely suppressing the growth of microalgae only at 500 μM . Interestingly, at 100-150 μM Mn (II), the cell count surpassed the control values. At +10°C *Chlorella* culture remained viable even at 100 μM of Fe (III) or 300-500 μM of Mn (II). Additionally, it is worth noting that the concentration of chlorophylls was significantly higher than in control at +28°C within 7 days under the influence of 50 μM of Fe (III) and within 14 days at +20°C under the 100 μM of Mn (II). Earlier studies indicated that the concentrations of Fe (III) or Mn (II) that has a positive or negative effect on *Chlorella* widely varied. In particular, the cultivation of *Chlorella* sp. and *Scenedesmus obliquus* showed that microalgae grew well at low Fe (III) levels (4.0 – 6.3 μM), likewise in our study [Liu *et al.* 2008; Iriani *et al.* 2011; Abd El Baky *et al.* 2012]. While a significant decrease in the cell concentration of those algae was observed during the alteration from 6 μM to 83 μM of Fe (III), after 8-10 days of cultivation. The maximum abundance values (about 10^7 cells/ml) were noted on day 12 at 6 μM [Iriani *et al.* 2011]. We also emphasized the devastating effects of Fe (III) during the transition from 50 to 100 μM . But, according to other sources, the EC50 for *Chlorella* sp. was 240 μM of Fe (III) at +25°C within 4 days and even 900 μM of Fe (III) did not lead to its complete death [Subramaniam *et al.* 2016]. In another study, it was demonstrated that Fe concentrations exceeding 200 μM led to just a reduction in the growth intensity of the culture at +25°C over a period of 25 days [Estevez *et al.* 2001]. Additionally, in Pietryczuk *et al.* [2025] Fe (II) was used by algae more effectively than Fe (III). The study showed that the biggest increase in the number of cells, studied biochemical parameters and antioxidant enzyme activity took place under the influence of 89 μM Fe (II) (highest concentration) within 120 hours [Pietryczuk *et al.* 2025].

According to literature data, Mn (II) can stimulate growth even in relatively high concentrations (more than 100 μM) at the beginning of cultivation. And the negative effect can be apparent with gradual increase in the concentration of Mn (II), in some studies – up to 1000 μM [Battah *et al.* 2015; Cudowski, Pietryczuk 2019; Smythers *et al.* 2023; Pietryczuk *et al.* 2025]. This is generally consistent with our data, where we observed slow suppression of microalgae growth to a concentration of 300 μM Mn (II). However surprisingly, as noted by Alho *et al.* [2022], Mn (II) is toxic to freshwater microalgae Chlorophyceae, *Raphidocelis subcapitata* (median inhibitory concentration after 72 h was 4 μM).

Temperature has a direct effect on the growth of microalgae. As it rises by 10°C, the number of microalgae doubles until the optimal growth temperature is reached [Han *et al.* 2016]. According to Dai *et al.* [2022], most industrial microalgal species have an optimal growth temperature ranging from +15 to +25°C, and the maximal growth temperature is usually between +25°C and +35°C. Optimal growth temperatures vary greatly for different strains of *C. vulgaris*, so the choice of cultivation conditions should be strain-specific. Also some studies have found that at higher temperatures the algal cell size reduces [Padfield *et al.* 2016; Ahmad *et al.* 2020]. The optimal temperature for the strain IMBR-19 studied in the current work was +28°C. During the cultivation of two lines of this strain, it was shown that lower temperatures (L2, +10°C) facilitated viability of microalgae exposed to HMs impact. Moreover we noticed that at optimal temperature cells tended to be smaller. However, when the strain was subjected to both lower and higher temperatures, the cell size increased, and the time intervals between cell divisions also appeared to lengthen.

Usually researchers examine the influence of HMs at a constant temperature, and there are few articles that show combined effects of HMs and temperature. *Chlorella* culture is rarely cultivated for more than 7 days at temperatures exceeding 20°C. In a one-week experiment of Wang *et al.* [2022], on the effects of Pb (II) and Cr (VI) within the range 15°C – 30°C, the increase in cell number and pigment content was proportional to rise of cultivation temperature. Also researchers showed that *Chlorella* which was growing at higher temperatures under normal conditions on days 11-12 either reached a plateau or partially decreased in number [Wang *et al.* 2024]. Similarly, Iriani *et al.* [2011] noted a sharp increase in cell number of *Chlorella* sp. between days 8-12, followed by a noticeable decrease from day 14. In another study, regardless of the amount of HM added at 25°C, the *Chlorella* culture exhibited robust growth for up to 8 days, and then began to die [Ajayan *et al.* 2018]. In a study by Kyrtzopoulou *et al.* [2025] when exposed to different concentrations of some HMs, the maximum cell number was obtained on day 5, followed by a decline.

High levels of HMs in the environment can disrupt the photosynthetic process in algae by affecting key parameters of the photosynthetic apparatus. Chlorophyll (Chl) levels are crucial for algal growth and serve as an indicator of photosynthetic activity. Since Chl *a* is associated with the reaction centers of photosystems, then the higher its content, the more active photosynthesis proceeds [Kozlov 2001]. At the same time, a decrease in the content of Chl *a* in *Chlorella* cells is a frequent sign of heavy metal toxicity [Tremper *et al.* 2004]. Carotenoids are less susceptible to the negative effects of HMs and serve not only as additional pigments but also shielding chlorophylls free radicals oxidation caused by HMs [Demmig-Adams 1990]. The ratio of total chlorophyll content to carotenoid (pigment index $\sum C_{\text{Chl}}/C_{\text{Car}}$) reflects the level of metabolic activity and the functional state of cells.

Previous studies have shown that *Chlorella's* chlorophyll content decreased by more than three times in four days when grown with 90 – 900 μM of Fe (III) [Subramaniam *et al.* 2016]. Also, Fe (III) concentrations exceeding 200 μM led to decreased growth intensity of the culture at +25°C over 25 days-long study. On the contrary, the base Fe (III) concentration (90 μM) in the medium had no effect

on carotenoid production. We also found no significant correlations between Fe (III) concentration and carotenoid levels in current study. The optical density of the culture and the chlorophyll content reached their maximums at 100 – 200 μM of Fe (III) [Estevez *et al.* 2001]. According to Cheng *et al.* [2022] the medium with high Fe concentration (17 μM) achieved higher OD faster and chlorophyll accumulation was higher. In our investigation, highest concentration of chlorophyll was found under 50 μM of Fe (III) at +28°C. But, Fe (III) concentrations more than 100–150 μM suppressed culture growth, making it almost impossible to reliably measure the amount of pigments. At +20°C (L1) on day 14, chlorophyll synthesis was highest at 75 μM Fe (III).

Unlike other metals found in the photosynthetic electron transport chain the Mn excess enhances photosynthetic activity rather than diminish it [Smythers *et al.* 2023]. Contrary to our data, some sources suggest that even small concentrations of Mn (II) can have negative effects on the growth and pigment content of microalgae. The presence of this metal diminished algae growth and the average fluorescence of Chl *a* at the highest concentrations of this HM (3.6–14.6 μM). The authors report that Mn (II) concentrations from 1.5 to 14.6 μM at +25°C notably reduced the number of microalgae (at 14.6 μM by 82%) and the content of Chl *a*. Manganese (II) at 900 μM also caused a disruption of photosynthetic activity (decrease in the content of Chl *a* and *b*) in cells of *C. vulgaris* and *S. quadricauda* [Smythers *et al.* 2023]. According to Cudowski, Pietryczuk [2019] in the cells of *C. vulgaris* Mn (II) at a concentration of 1000 μM resulted in a gradual displacement of magnesium from algae cells and induced Fe deficiency causing a decrease in the concentration of chlorophylls. However, this decrease was small, and the content of chlorophylls did not fall below the control, suggesting that a much higher concentration of Mn (II) is required to cause the complete inhibition of photosynthesis and biosynthesis of photosynthetic pigments in *C. vulgaris* [Cudowski, Pietryczuk 2019]. In our study, concentrations up to 300 μM , showed no considerable negative changes in pigment content, compared to the control on the 7th day at +28°C, with a moderate decrease in chlorophylls. Carotenoids remained stable up to 150 μM . By the 14th day, a general decrease in pigment levels was observed at +28°C (unrelated to the effects of Mn), while at +10°C and +20°C, by contrast there was a noticeable increase in pigments at 100 μM .

When considering other microalgae as test objects, it is evident that the extent of HMs impact is strongly dependent on the species-specific sensitivity. For instance, *S. armatus* exposed to 340 μM of Mn (II) exhibited a slight increase in cell number relative to the control during the first three days. However, from the fourth day onward, its population was significantly reduced compared to control levels [El-Enany, Issa 2001]. *Gonyostomum semen* (Raphidophyceae) required higher (>4 μM) Fe(III) concentrations – up to 11 μM , to support growth in the culture medium [Münzner *et al.* 2021]. Subramaniyam *et al.* [2016] reported that the microalgae *Chlamydomonas* sp. and *Chlorococcum* sp. exhibited lower tolerance to Fe(III) relative to *Chlorella* sp., with EC50 values determined at 236, 230, and 200 μM for *Chlorella* sp., *Chlamydomonas* sp. and *Chlorococcum* sp. respectively. A decrease in chlorophyll concentration occurred at 90 μM of Fe(III) and above [Subramaniyam *et al.* 2016]. In contrast, such strains as *C. fusca*, *Ankistodesmus braunii*, *S. obliquus*, *C. saccharophila* and *Leptolyngbya* sp. were able to maintain normal growth pattern up to 900 μM of Fe (II), while the concentration beyond it inhibited the growth [Zada *et al.* 2021].

CONCLUSIONS

The current study results showed that high levels of HMs had a toxic effect (death of most algae cells) at different cultivation temperatures and experiment lengths. We found that Fe (III) had a more

toxic effect than Mn (II) when cultivating *Chlorella* at different temperatures. Iron (III) at 150 µM and Mn (II) at 300 µM became critical for *Chlorella*.

Noticeable adaptive reaction of algae was observed at +20°C and +28°C, but the tolerance to various HMs concentrations was higher at +10°C. With an extension of incubation time the adaptive capabilities of algae to high concentrations of HMs were observed.

Our research showed that culture growth was significantly slowed at low temperature, but gradual inclusion of HMs in the metabolism of algae under cold conditions had a lesser impact on *Chlorella* due to its slow growth, allowing it to tolerate higher concentrations of HMs (e.g. in L2 case compared to L1). Therefore, for industrial-scale applications in water treatment for Fe(III) removal the use of *Chlorella* is not recommended at a concentration of 75 µM or higher when the temperature is ≥20°C. Similarly, at temperatures 10–20°C, concentrations exceeding 100 µM are not advisable. Regarding Mn(II), it is important to note that concentrations above 300 µM are unsuitable under both temperature conditions.

FUNDING

This work has been supported by the Ministry of science and higher education of the Russian Federation (Grant No. 124020500028-4).

CONFLICTS OF INTERESTS

The authors declare that they have no conflicts of interest related to this study.

AUTHOR CONTRIBUTIONS STATEMENT

All authors have made substantial contributions to this work. Material preparation, data collection, and analysis were performed by Dmitry Y. Sharavin and Polina G. Belyaeva. The first draft of the manuscript was written by Dmitry Y. Sharavin. All authors read and approved the final manuscript.

REFERENCES

- Abd El Baky H.H., El-Baroty G.S., Bouaid A., Martinez M., Aracil J. (2012) Enhancement of lipid accumulation in *Scenedesmus obliquus* by Optimizing CO₂ and Fe³⁺ levels for biodiesel production. *Bioresource Technology*. **119**: 429–432. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2012.05.104>
- Ahmad S., Chaudhary S., Pathak V. V., Kothari R., Tyagi V.V. (2020) Optimization of direct transesterification of *Chlorella pyrenoidosa* catalyzed by waste egg shell based heterogenous nano – CaO catalyst. *Renewable Energy*. **160**: 86–97. <https://doi.org/10.1016/j.renene.2020.06.010> EDN: XKTCHV
- Ajayan K. V., Harilal C.C., Selvaraju M. (2018) Phycoremediation resultant lipid production and antioxidant changes in green microalgae *Chlorella* Sp. *International Journal of Phytoremediation*. **20**(11): 1144–1151. <https://doi.org/10.1080/15226514.2017.1413333>
- Alho L. de O.G., Gebara R.C., Mansano A. da S., Rocha G.S., Melão M. da G.G. (2022) Individual and combined effects of manganese and chromium on a freshwater Chlorophyceae. *Environmental Toxicology and Chemistry*. **41**(4): 1004–1015. <https://doi.org/10.1002/etc.5285>
- Al-khiat S.H.A., Alazab M.M., Al-Mansori G.A.Q. (2019) Bioremoval of iron from water sources by using one species of micro algae (*Chlorella vulgaris*). *Al-Razi University Journal for Medical Sciences*. **3**(2): 48–68.
- Andresen E., Peiter E., Küpper H. (2018) Trace metal metabolism in plants. *Journal of Experimental Botany*. **69**(5): 909–954. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx465> EDN: YHTGCD

- Battah M., El-Ayoty Y., Abomohra A.E.-F., El-Ghany S.A., Esmael A. (2015) Effect of Mn^{2+} , Co^{2+} and H_2O_2 on biomass and lipids of the green microalga *Chlorella vulgaris* as a potential candidate for biodiesel production. *Annals of Microbiology*. **65**(1): 155–162. <https://doi.org/10.1007/s13213-014-0846-7> EDN: BZIYBY
- Blair M.F., Kokabian B., Gude V.G. (2014) Light and growth medium effect on *Chlorella vulgaris* biomass production. *Journal of Environmental Chemical Engineering*. **2**(1): 665–674. <https://doi.org/10.1016/j.jece.2013.11.005>
- Cabala J., Rahmonov O., Jablonska M., Teper E. (2011) Soil algal colonization and its ecological role in an environment polluted by past Zn-Pb mining and smelting activity. *Water, Air, & Soil Pollution*. **215**(1–4): 339–348. <https://doi.org/10.1007/s11270-010-0482-1> EDN: YBWMBT
- Cheng H.-Y., Shao Z.-H., Li S.-Y., Lin X., Da H.-R., Xu M.-Y., Lin L.-M., Wu Z.-L. (2022) Research on the manipulation of iron ions and alkalis in *Chlorella vulgaris* culture. *South African Journal of Botany*. **151**: 583–590. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2022.10.013> EDN: HJVFPN
- Ciurli A., Di Baccio D., Scartazza A., Grifoni M., Pezzarossa B., Chiellini C., Mariotti L., Pardossi A. (2021) Influence of zinc and manganese enrichments on growth, biosorption and photosynthetic efficiency of *Chlorella* sp. *Environmental Science and Pollution Research*. **28**(7): 8539–8555. <https://doi.org/10.1007/s11356-020-11033-2> EDN: PDIEAM
- Coelho L.M., Rezende H.C., Coelho L.M., de Sousa P.A.R., Melo D.F.O., Coelho N.M.M. (2015) Bioremediation of polluted waters using microorganisms. In: Shiomi N. (ed.) *Advances in Bioremediation of Wastewater and Polluted Soil*. IntechOpen. London: 1–22. <https://doi.org/10.5772/60770>
- Cudowski A., Pietryczuk A. (2019) Growth and metabolism of *Chlorella vulgaris* under the influence of manganese and iron. In: Karpińska J., Bartoszewicz M., Sawczuk R. (eds.) *Modern problems and solutions in environmental protection. Post-conference monograph of Current Environmental Issues 2019*. University of Białystok Press. Białystok: 74–91.
- Dai Y.-R., Wang D., Zhu Y.-R., Yang K.-X., Jiao N., Sun Z.-L., Wang S.-K. (2022) Thermal-tolerant potential of ordinary *Chlorella pyrenoidosa* and the promotion of cell harvesting by heterotrophic cultivation at high temperature. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*. **10** <https://doi.org/10.3389/fbioe.2022.1072942> EDN: IFDODS
- Demmig-Adams B. (1990) Carotenoids and photoprotection in plants: A role for the xanthophyll zeaxanthin. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics*. **1020**(1): 1–24. [https://doi.org/10.1016/0005-2728\(90\)90088-L](https://doi.org/10.1016/0005-2728(90)90088-L) EDN: PXEESP
- Deniz İ. (2020) Determination of growth conditions for *Chlorella vulgaris*. *Marine Science and Technology Bulletin*. **9**(2): 114–117. <https://doi.org/10.33714/masteb.717126> EDN: CMDLIQ
- Dvoretzky D., Dvoretzky S., Temnov M., Akulinin E., Zuurro A. (2017) The effect of the complex processing of microalgae *Chlorella vulgaris* on the intensification of the lipid extraction process. *Chemical Engineering Transactions*. **57**: 721–726. <https://doi.org/10.3303/CET1757121> EDN: XNLGWA
- El-Enany A.E., Issa A.A. (2001) Proline alleviates heavy metal stress in *Scenedesmus armatus*. *Folia Microbiologica*. **46**(3): 227–230. <https://doi.org/10.1007/BF02818538> EDN: JKVZRA
- Estevez M.S., Malanga G., Puntarulo S. (2001) Iron-dependent oxidative stress in *Chlorella vulgaris*. *Plant Science*. **161**(1): 9–17. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(01\)00364-8](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(01)00364-8) EDN: ANVNED
- Fischer W.W., Hemp J., Johnson J.E. (2015) Manganese and the evolution of photosynthesis. *Origins of Life and Evolution of Biospheres*. **45**(3): 351–357. <https://doi.org/10.1007/s11084-015-9442-5> EDN: UVSCJT
- Han J., Zhang L., Wang S., Yang G., Zhao L., Pan K. (2016) Co-culturing bacteria and microalgae in organic carbon containing medium. *Journal of Biological Research-Thessaloniki*. **23**(1): 8. <https://doi.org/10.1186/s40709-016-0047-6>
- Iriani D., Suriyaphan O., Chaiyanate N. (2011) Effect of iron concentration on growth, protein content and total phenolic content of *Chlorella* sp. cultured in basal medium. *Sains Malaysiana*. **40**(4): 353–358.

- Kacholi D.S., Sahu M. (2018) Levels and health risk assessment of heavy metals in soil, water, and vegetables of Dar es Salaam, Tanzania. *Journal of Chemistry*. **2018**(1): 1402674. <https://doi.org/https://doi.org/10.1155/2018/1402674>
- Keren N., Kidd M.J., Penner-Hahn J.E., Pakrasi H.B. (2002) A light-dependent mechanism for massive accumulation of manganese in the photosynthetic bacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Biochemistry*. **41**(50): 15085–15092. <https://doi.org/10.1021/bi026892s>
- Kozlov A.J. (2001) Influence of the fulfilled beer yeast on the level of benthos in maturing ponds at the beginning of piscicultural season. In: Pípalová I. (ed.) *Pond aquaculture in Central and Eastern Europe in the 21st century: Handbook of abstracts*. JU FROV Publisher. Vodňany, Czech: 16.
- Kyrtzopoulou E., Kyzaki N., Malletzidou L., Nerantzis E., Kazakis N.A. (2025) The efficiency of *Chlorella vulgaris* in heavy metal removal: A comparative study of mono-and multi-component metal systems. *Clean Technologies*. **7**(2): 35. <https://doi.org/10.3390/cleantechnol7020035> EDN: BEDIEW
- Lichtenthaler H.K. (1987) [34] Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. In: Packer L., Douce R. (eds.) *Methods in Enzymology. Volume 148: Plant Cell Membranes*. Academic Press.: 350–382. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0076-6879\(87\)48036-1](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1) EDN: XXXUUE
- Liu J., Tan K., He L., Qiu Y., Tan W., Guo Y., Wang Z., Sun W. (2018) Effect of limitation of iron and manganese on microalgae growth in fresh water. *Microbiology*. **164**(12): 1514–1521. <https://doi.org/10.1099/mic.0.000735>
- Liu Z.-Y., Wang G.-C., Zhou B.-C. (2008) Effect of iron on growth and lipid accumulation in *Chlorella vulgaris*. *Bioresource Technology*. **99**(11): 4717–4722. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2007.09.073>
- Meena R.A.A., Sathishkumar P., Ameen F., Yusoff A.R.M., Gu F.L. (2018) Heavy metal pollution in immobile and mobile components of lentic ecosystems—a review. *Environmental Science and Pollution Research*. **25**(5): 4134–4148. <https://doi.org/10.1007/s11356-017-0966-2> EDN: VEIVEV
- Mousavi S.R., Shahsavari M., Rezaei M. (2011) A general overview on manganese (Mn) importance for crops production. *Australian journal of basic and applied sciences*. **5**(9): 1799–1803. EDN: XZCGTM
- Münzner K., Gollnisch R., Rengefors K., Koreiviene J., Lindström E.S. (2021) High iron requirements for growth in the nuisance alga *Gonyostomum semen* (Raphidophyceae). *Journal of Phycology*. **57**(4): 1309–1322. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/jpy.13170> EDN: HDFRRD
- Nájera-Martínez M., Pérez-Cruz A., Dzul-Caamal R., Vega-López A. (2021) Are the endogenous levels of divalent heavy metals responsible for the oxidative stress response on freshwater phytoplankton communities? *Water, Air, & Soil Pollution*. **232**(2): 70. <https://doi.org/10.1007/s11270-021-05035-0> EDN: SLRVJV
- Padfield D., Yvon-Durocher G., Buckling A., Jennings S., Yvon-Durocher G. (2016) Rapid evolution of metabolic traits explains thermal adaptation in phytoplankton. *Ecology Letters*. **19**(2): 133–142. <https://doi.org/10.1111/ele.12545> EDN: WSSDHB
- Pietryczuk A., Jabłońska-Trypuć A., Wiater J., Dobrzyńska I., Korpacz J., Cudowski A. (2025) The influence of iron(II) on the growth and metabolism of *Chlorella vulgaris* and the process of eutrophication of water. *Desalination and Water Treatment*. **321**: 101071. <https://doi.org/10.1016/j.dwt.2025.101071> EDN: AGLMAD
- Rogers T.L., Munch S.B., Stewart S.D., Palkovacs E.P., Giron-Nava A., Matsuzaki S.S., Symons C.C. (2020) Trophic control changes with season and nutrient loading in lakes. *Ecology Letters*. **23**(8): 1287–1297. <https://doi.org/10.1111/ele.13532> EDN: TUZJDB
- Safi C., Zebib B., Merah O., Pontalier P.-Y., Vaca-Garcia C. (2014) Morphology, composition, production, processing and applications of *Chlorella vulgaris*: A review. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*. **35**: 265–278. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2014.04.007>
- Serra-Maia R., Bernard O., Gonçalves A., Bensalem S., Lopes F. (2016) Influence of temperature on *Chlorella vulgaris* growth and mortality rates in a photobioreactor. *Algal Research*. **18**: 352–359. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2016.06.016> EDN: WRLPLD

- Smythers A.L., Crislip J.R., Slone D.R., Flinn B.B., Chaffins J.E., Camp K.A., McFeeley E.W., Kolling D.R.J. (2023) Excess manganese increases photosynthetic activity via enhanced reducing center and antenna plasticity in *Chlorella vulgaris*. *Scientific Reports*. **13**(1): 11301. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-35895-x> EDN: HAGOUN
- Smythers A.L., Perry N.L., Kolling D.R.J. (2019) *Chlorella vulgaris* bioaccumulates excess manganese up to 55× under photomixotrophic conditions. *Algal Research*. **43**: 101641. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2019.101641> EDN: JUVKEV
- Subramaniam V., Subashchandrabose S.R., Thavamani P., Chen Z., Krishnamurti G.S.R., Naidu R., Megharaj M. (2016) Toxicity and bioaccumulation of iron in soil microalgae. *Journal of Applied Phycology*. **28**(5): 2767–2776. <https://doi.org/10.1007/s10811-016-0837-0> EDN: JDUHWR
- Tremper A.H., Agneta M., Burton S., Higgs D.E.B. (2004) Field and laboratory exposures of two moss species to low level metal pollution. *Journal of Atmospheric Chemistry*. **49**(1–3): 111–120. <https://doi.org/10.1007/s10874-004-1218-7> EDN: WKVOHA
- Wang J., Yan B., Zhang H., Huang L., Wang H., Lan Q., Yin M., Zhu Z., Yan X., Zhu A. et al. (2022) Heavy metals exacerbate the effect of temperature on the growth of *Chlorella* sp.: Implications on algal blooms and management. *Processes*. **10**(12): 2638. <https://doi.org/10.3390/pr10122638> EDN: RNUZFD
- Wang T., Gao M., Song H., Wang C., He M. (2024) Low temperature modulates the carbon allocation in different metabolic pathways to improve the tolerance of Arctic *Chlorella* to high light stress. *Algal Research*. **80**: 103562. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2024.103562> EDN: KSPUXU
- Yasin G., Ur Rahman S., Yousaf M.T. Bin, Azhar M.F., Zahid D.M., Imtiaz M., Hussain B. (2021) Phytoremediation potential of *E. camaldulensis* and *M. alba* for copper, cadmium, and lead absorption in urban areas of Faisalabad City, Pakistan. *International Journal of Environmental Research*. **15**(4): 597–612. <https://doi.org/10.1007/s41742-021-00330-4>
- Yuqin X., Jinxia L., Mingxu Z., Chunyan R., Weibao K., Lingyun J. (2021) Effects of Cr³⁺ and Cd²⁺ on the growth and antioxidant enzyme activity of *Chlorella vulgaris*. *Acta Microbiologica Sinica*. **61**(7): 2091–2100. <https://doi.org/10.13343/j.cnki.wsxb.20200547> (in Chinese)
- Zada S., Lu H., Khan S., Iqbal A., Ahmad A., Ahmad A., Ali H., Fu P., Dong H., Zhang X. (2021) Biosorption of iron ions through microalgae from wastewater and soil: Optimization and comparative study. *Chemosphere*. **265**: 129172. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2020.129172> EDN: CODDUV
- Zwolak A., Sarzyńska M., Szpyrka E., Stawarczyk K. (2019) Sources of soil pollution by heavy metals and their accumulation in vegetables: A review. *Water, Air, & Soil Pollution*. **230**(7): 164. <https://doi.org/10.1007/s11270-019-4221-y> EDN: NSAJPL

Cited as

Sharavin D.Y., Belyaeva P.G. (2026). Influence of wide range of iron and manganese concentrations on the number of cells and pigment content of *Chlorella vulgaris*. *Ecobiotech*. **9**(2): 242-258.

DOI: <http://doi.org/10.31163/2618-964X/2026-20>

EDN: <https://www.elibrary.ru/rkgotu>

Information About the Authors

Dmitry Y. Sharavin, PhD (Biology), Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms, Perm, Russia. E-mail: dima-sharavin@yandex.ru, SPIN: 5409-7288, ORCID: 0000-0003-3962-8164.

Polina G. Belyaeva, D.Sc. (Biology), Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms, Perm, Russia. E-mail: belyaeva@psu.ru, SPIN: 5537-8713, ORCID: 0000-0001-6741-0424.

Цитировать как

Шаравин Д.Ю., Беляева П.Г. (2026). Влияние широкого диапазона концентраций железа и марганца на число клеток и содержание пигментов *Chlorella vulgaris*. *Экобиотех*. **9**(2): 242-258.

DOI: <http://doi.org/10.31163/2618-964X/2026-20>

EDN: <https://www.elibrary.ru/rkgotu>

Сведения об авторах

Дмитрий Юрьевич Шаравин, к.б.н., Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, Пермь, Россия. E-mail: dima-sharavin@yandex.ru, SPIN: 5409-7288, ORCID: 0000-0003-3962-8164.

Полина Геннадьевна Беляева, д.б.н., Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, Пермь, Россия. E-mail: belyaeva@psu.ru, SPIN: 5537-8713, ORCID: 0000-0001-6741-0424.



РАЗРАБОТКА КОНТРОЛЬНОГО ЛИСТА ЭКОЛОГИЧЕСКОГО АУДИТА СООТВЕТСТВИЯ ХОЗЯЙСТВЕННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПРЕДПРИЯТИЯ НЕФТЕГАЗОВОЙ ОТРАСЛИ ESG-ПРИНЦИПАМ

Мисюрева И.Э.* , Гарипова С.Р.

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Уфимский университет науки и технологий», Уфа, Россия

*E-mail: misedalien@gmail.com

Аннотация

В статье рассматривается методика оценки соответствия хозяйственной деятельности предприятий нефтегазовой промышленности экологической составляющей ESG (E-компоненте). Существующие подходы к экологическому аудиту соответствия ESG-принципам зачастую носят фрагментарный характер, не позволяя системно проанализировать аспекты устойчивого развития. Предложена методика разработки чек-листа аудита, базирующаяся на анализе действующих стандартов серии ISO 14000, GRI. Результаты исследования могут быть использованы компаниями для внутреннего аудита и подготовки предприятий к получению ESG-рейтинга.

Ключевые слова:

экологический аудит, оценка воздействия, устойчивое развитие, ESG-стратегия, управление в области охраны окружающей среды

Поступила в редакцию: 21.05.2026

Принято в печать: 25.06.2026

DEVELOPMENT OF AN ENVIRONMENTAL AUDIT CHECKLIST FOR COMPLIANCE WITH ESG PRINCIPLES IN THE OIL AND GAS INDUSTRY

Misiureva I.E.* , Garipova S.R.

Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education «Ufa University of Science and Technology», Ufa, Russia

*E-mail: misedalien@gmail.com

Abstract

The article discusses a methodology for assessing the compliance of the economic activities of oil and gas industry enterprises with the environmental component of ESG (E-component). Existing approaches to environmental audit of compliance with ESG principles are often fragmented, making it difficult to systematically analyze the aspects of sustainable development. The article proposes a methodology for developing an audit checklist based on the analysis of existing ISO 14000 and GRI standards. The results of this study can be used by companies for internal audits and to prepare their enterprises for obtaining an ESG rating.

Keywords:

environmental audit, impact assessment, sustainable development, ESG strategy, environmental management

Received: 21.05.2026

Accepted: 25.06.2026

[Цитировать | Cite as](#)

DOI: <http://doi.org/10.31163/2618-964X/2026-21> EDN: <https://www.elibrary.ru/rpmask>

ВВЕДЕНИЕ

Усложнение пространственных и лито-геологических характеристик разрабатываемых объектов, истощаемость и ухудшение структуры запасов, квотные ограничения ОПЕК+, а также высокая волатильность спроса на углеводороды обуславливают для нефтедобывающей промышленности необходимость перехода от традиционных моделей добычи ископаемого топлива к современным «зеленым» технологиям, ориентированным на устойчивое развитие [Демидова и др. 2020; Курушина, Ильинова 2025].

Экологическая компонента ESG позволяет измеримо и наглядно оценить воздействие хозяйственной деятельности предприятия на компоненты окружающей природной среды с учетом

не только обязательных к исполнению требований природоохранного законодательства, но и добровольно внедряемых «зеленых» инициатив [Жукова 2021; Бабаева и др. 2024].

Для качественного внедрения ESG в деятельность предприятия необходимо обязательно учитывать его отраслевую принадлежность. Это связано, в первую очередь, с тем, что экологические аспекты и последствия деятельности, масштабы воздействия на окружающую среду видоспецифичны для разных отраслей промышленности и секторов экономики [Бурлин 2022].

Важно отметить, что экологическая составляющая ESG оценивает не только масштаб и виды негативного воздействия производства на окружающую среду, но и так называемые выходные потоки, среди которых затраты на рекультивацию и лесовосстановление, ориентация на достижение углеродной нейтральности конечной продукции, сохранение биоразнообразия, экосистем и их компонентов [Senadheera et al. 2021].

Таким образом, по своей сути E-компонента является набором специфичных критериев, которые позволяют оценить, насколько глубоко и системно предприятие подходит к вопросам воздействия того или иного вида хозяйственной деятельности на окружающую среду, а также в какой мере реализуемая деятельность соответствует целям устойчивого развития [Trahan, Jantz 2023].

ESG-аудит можно рассматривать как один из методов объективной и независимой верификации нефинансовой отчетности, подтверждающий достоверность раскрываемых организацией показателей в области охраны окружающей среды [Кванина 2020]. Спрос на проведение ESG-аудита заметно вырос в последние годы: за 10 лет доля компаний, проводящих независимую оценку отчетов в области устойчивого развития, возросла на 34.4% [Мороз 2024; Dierynck, Weijers 2026].

Несмотря на все более широкое внедрение ESG-стратегий в управленческие подходы компаний добывающей отрасли, на практике отсутствует унифицированный и доступный инструмент для оперативной оценки экологической составляющей (E-компоненты).

Целью работы является формирование контрольного чек-листа экологического аудита соответствия деятельности предприятия нефтегазовой промышленности ESG-принципам.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использован метод систематического анализа законодательных требований, нормативных и правовых актов, регулирующих правоотношения в области охраны окружающей среды при осуществлении хозяйственной деятельности, обеспечивающий объективность критериев экологического аудита, его достоверность и воспроизводимость. Подобный подход широко применяется в современной практике оценки соответствия.

Анализ нормативно-правовой базы включал в себя изучение федеральных законов Российской Федерации, подзаконных актов, национальных и международных стандартов, отраслевых методических рекомендаций, а также документов, регламентирующих раскрытие ESG-информации:

- Федеральный закон от 10 января 2002 года №7-ФЗ «Об охране окружающей среды».
- Федеральный закон от 2 июля 2021 года №296-ФЗ «Об ограничении выбросов парниковых газов».
- Федеральный закон от 24 июня 1998 года №89-ФЗ «Об отходах производства и потребления».
- Федеральный закон от 04 мая 1999 года №96-ФЗ «Об охране атмосферного воздуха».
- ГОСТ Р ИСО 14090-2019 Адаптация к изменениям климата. Принципы, требования

и руководящие указания.

- ГОСТ Р ИСО 14064-1-2021 Газы парниковые. Требования и руководство по количественному определению и отчетности о выбросах и поглощении парниковых газов на уровне организации.

- ГОСТ Р ИСО 14068-1-2024 Управление изменением климата. Переход к нулевому уровню выбросов. Часть 1. Углеродная нейтральность.

- GRI Standards (Global Reporting Initiative) – глобальная инициатива по отчетности.

- ПНСТ 926-2024 «Устойчивое развитие организаций. Показатели. Общие положения».

Метод контрольных листов стал основой для разработки опросного чек-листа экологического аудита соответствия. Данный метод предполагал использование в табличной форме определенного перечня вопросов (критериев), формулируемых экспертом на уровне предприятия, участка или конкретного технологического процесса. При использовании метода контрольных листов опросная таблица состояла из 4 графов:

1. Контрольный вопрос.
2. Критерий аудита.
3. Свидетельство аудита.
4. Балл соответствия.

Заполнение чек-листа может осуществляться аудитором путем анализа документации, предоставляемой предприятием, или с применением интервьюирования сотрудников. Преимущество метода контрольных листов – его доступность, широкая область применения и простота понимания для потенциальных участников опроса. Метод контрольных листов нашел как независимое применение, так и комбинированное – с другими методами верификации и валидации, например, с методом анкетирования.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

С целью установления соответствия хозяйственной деятельности компании требованиям стандартов устойчивого развития в рамках принципов ESG-стратегии разработана методика, позволяющая вычислить и оценить интегральное рейтинговое значение по экологическому критерию (E).

Составлен контрольный лист – чек-лист – аудита; в качестве свидетельств аудита должны рассматриваться документированные формы, действующие отчеты или измеримые показатели, позволяющие достоверно и однозначно установить балл соответствия контрольному вопросу. Значения шкалы соответствия находятся в диапазоне от 0 до 2 баллов, где 0 – полное несоответствие, 1 – частичное соответствие, 2 – полное соответствие. Для некоторых вопросов предусмотрена шкала без частичного соответствия. Максимальный балл, который возможно получить по каждому самостоятельному блоку – 10, минимальный – 0.

Структура чек-листа состоит из 10 основных блоков, каждый из которых включает в себя 5 контрольных вопросов: в общей сложности предложено 50 пунктов для оценки. Блоки выделены на основании действующих обязательных и добровольных стандартов в области устойчивого развития с учетом наиболее значимых для нефтегазовой отрасли экологических аспектов.

Значения баллов соответствия, полученные в результате проведения экологического аудита, складываются по каждому блоку, после чего вычисляется итоговый показатель значения соответствия. Наивысший балл соответствия, который может быть присвоен по разработанной шкале – 100.

Таблица 1. Опросный лист аудита соответствия деятельности предприятия ESG-критериям (климатические изменения)

Table 1. Environmental audit questionnaire for compliance with ESG criteria (climate change)

Контрольный вопрос аудитора	Критерий	Свидетельство аудита	Результат проверки (вывод аудитора)
Предприятием сформулированы приоритетные цели в рамках стратегии, направленной на борьбу с изменениями климата?	абзац 13 п. 5 ГОСТ Р ИСО 14090-2019 «Адаптация к изменениям климата»	План адаптации к изменениям климата	0 – цели не сформулированы
			1 – цели общие, сформулированы формально
			2 – цели измеримые, сформулированы в соответствии с отраслевой спецификой и приоритетными экологическими аспектами
До 1 июля отчетного периода предприятием в установленной форме предоставлен в уполномоченные органы отчет о выбросах парниковых газов?	п. 2 ст. 7 № 296-ФЗ «Об ограничении выбросов парниковых газов»	Отчет о выбросах парниковых газов	0 – отчет не предоставлен
			2 – отчет предоставлен
Предприятием идентифицированы парниковые газы и рассчитаны их выбросы?	п. 3 ст. 7 № 296-ФЗ «Об ограничении выбросов парниковых газов» п. 6.1, 6.3 ГОСТ Р ИСО 14064-1-2021 «Газы парниковые»	Отчет о выбросах парниковых газов; заверенные руководителем предприятия расчеты выбросов	0 – нет идентификации и расчетов
			1 – есть только идентификация, без расчетов
			2 – идентификация и расчеты подтверждены документально
На уровне предприятия утверждена и введена в действие стратегия климатического перехода?	п. 7.4, 8.2 ГОСТ Р ИСО 14090-2019 «Адаптация к изменениям климата»	План адаптации к изменениям климата	0 – стратегия отсутствует
			1 – стратегия утверждена формально, мероприятия не выполняются
			2 – стратегия утверждена, мероприятия выполняются
Разработана ли предприятием стратегия по обеспечению достижения углеродной нейтральности Net Zero на десятилетний период?	п. 9.4 ГОСТ Р ИСО 14068-1-2024 «Управление изменением климата»	Отчет по углеродной нейтральности по форме ГОСТ Р ИСО 14068-1-2024	0 – стратегия не разработана
			1 – стратегия разработана формально, предполагает достижения измеримых результатов
			2 – стратегия разработана и подразумевает измеримые результаты
ИТОГО по блоку:			от 0 до 10

Перечень вопросов для каждого блока составляется на основе релевантного опыта предприятия, возможно использование результатов действующей оценки рисков или идентификации опасностей. При этом каждый пункт опросного листа должен отражать измеримую и проверяемую информацию. В блоке «Климатические изменения» анализируются экологические аспекты, связанные с выбросами парниковых газов и их областями охватов (прямые выбросы, косвенные энергетические выбросы, прочие косвенные выбросы), озоноразрушающих веществ. В современном поле природоохранного законодательства Российской Федерации это относительно новая область, потому критериями аудита являются, в основном, государственные стандарты ГОСТ Р ИСО.

Процедура ESG-аудита и комплексная оценка экологической компоненты (Е-критерия) являются для российских нефтегазовых компаний сравнительно новыми практиками, пока не имеющими достаточной методической базы. С другой стороны, отдельные аспекты, в частности охрана атмосферного воздуха (таблица 2), уже имеют достаточную правовую и методологическую основу, позволяющую в полной мере проанализировать их.

Таблица 2. Опросный лист экологического аудита соответствия деятельности предприятия критериям ESG-критериям (атмосферный воздух)

Table 2. Environmental audit questionnaire for compliance with ESG criteria (emissions)

Контрольный вопрос аудитора	Критерий	Свидетельство аудита	Результат проверки (вывод аудитора)
Для высокотоксичных, опасных веществ предприятием рассчитаны и установлены предельно допустимые выбросы загрязняющих веществ в атмосферный воздух?	п. 3 ст. 12 № 96-ФЗ «Об охране атмосферного воздуха»	Утвержденный руководителем службы ПБОТОС Проект предельно допустимых выбросов	0 – нормативы не рассчитаны и не установлены
			2 – нормативы рассчитаны и установлены
Для озоноразрушающих веществ, NO _x , SO _x , парниковых газов определены Области охвата 1, 2, 3?	п. 4.3, 4.4, 4.6 ГОСТ Р 70560-2022 «Протокол по парниковым газам» п. 4.5 ГОСТ Р 70558-2022 «Протокол по парниковым газам»	Утвержденный руководителем предприятия протокол по парниковым газам	0 – области охвата не определены
			1 – определена одна ИЛИ определено две области охвата из трех
			2 – определены все три области охвата
Предприятием применяются или внедряются малоотходные и безотходные технологии, направленные на снижение уровня загрязнения атмосферного воздуха?	абзац 4 п. 1 ст. 30 Закона № 96-ФЗ «Об охране атмосферного воздуха»	Технологический регламент	0 – применяются
			2 – не применяются
Предприятием не допускается выброс загрязняющих веществ, для которых не установлена степень опасности для окружающей среды?	п. 7 ст. 15 30 Закона № 96-ФЗ «Об охране атмосферного воздуха»	Отчет по форме № 2-ТП (воздух)	0 – выброс допускается ИЛИ зафиксированы прецеденты такого выброса
			2 – выброс не допускается, прецеденты не зафиксированы
Применяются ли на объекте НВОС системы пылеподавления с применением воды и/или вяжущих растворов?	абзац 5 п. 1 ст. 30 Закона № 96-ФЗ «Об охране атмосферного воздуха»	Технологический регламент	0 – не применяются
			1 – применяются, эффективность не установлена
			2 – применяются, известна эффективность
ИТОГО по блоку:			от 0 до 10

Контрольный блок чек-листа, связанный с охраной атмосферного воздуха, частично затрагивает смежные с климатическими изменениями вопросы. Несмотря на обширную нормативную базу в этой сфере, политика многих производственных компаний по-прежнему строится преимущественно на компенсации экологического ущерба, а не на превентивных мерах его профилактики, что указывает на средне-низкий уровень управления охраной окружающей среды.

При осуществлении технологического процесса добычи нефти и газа образуется ряд отраслеспецифичных, маркерных отходов. Вопросы блока «Система обращения с отходами», представленного в таблице 3, направлены на предотвращение негативного воздействия отходаобразующих видов деятельности на окружающую среду.

Таблица 3. Опросный лист экологического аудита соответствия хозяйственной деятельности предприятия ESG-критериям (обращение с отходами производства)

Table 3. Environmental audit questionnaire for compliance with ESG criteria (waste management)

Контрольный вопрос аудитора	Критерий	Свидетельство аудита	Результат проверки (вывод аудитора)
Предприятие ежегодно подтверждает неизменность технологического процесса и используемого сырья со сведениями об образующихся отходах производства?	п. 15 Приказа Минприроды РФ от 07.12.2020 г. № 1021	Технический отчет о неизменности производственного процесса	0 – отчет необходим, но не предоставляется
			2 – отчет необходим, предоставляется
Предприятием соблюдается запрет на несанкционированное размещение отходов производства на почву и в недра?	п. 2 ст. 51 № 7-ФЗ «Об охране окружающей среды»	Отчет по форме № 2-ТП (отходы)	0 – запрет не соблюдается, в текущем году зафиксированы прецеденты нарушения
			2 – запрет соблюдается
Предприятием не осуществляется захоронение отходов производства, в составе которых есть полезные компоненты?	п. 3 Распоряжения Правительства РФ № 1589-р от 25.07.2017	Отчет по форме № 2-ТП (отходы)	0 – захоронение осуществляется полностью
			1 – захоронение осуществляется частично
			2 – захоронение не осуществляется
Доля отходов, переданных на утилизацию, превышает долю отходов, переданных на захоронение (от общего объема образуемых отходов по данным ежегодной статистической отчетности 2-ТП)?	п. 5, 6 ГОСТ Р 53692-2023 «Ресурсосбережение. Обращение с отходами»	Отчет по форме № 2-ТП (отходы)	0 – доля утилизации ниже доли захоронения
			1 – доля утилизации равна доле захоронения
			2 – доля утилизации выше доли захоронения
Осуществляется ли радиационный контроль отходов лома и черных металлов в виде несортированных кусков, изделий?	п. 6(а) ч. 2 Постановления Правительства РФ от 28.05.2022 № 980	Утвержденный руководителем службы ПБОТОС Порядок обращения с отходами производства	0 – не осуществляется ИЛИ осуществляется формально
			2 – осуществляется
ИТОГО по блоку:			от 0 до 10

ESG-аудит может стать действенным практическим инструментом управления рисками, связанными с обращением с отходами в нефтегазовой отрасли, особенно в контексте малых и средних подрядных нефтесервисных организаций.

Оценка энергетической эффективности (таблица 4) является обязательным составным элементом стратегии устойчивого развития. Структура энергопотребления объекта определяется составом функционирующего оборудования, административных и хозяйственных помещений.

Таблица 4. Опросный лист экологического аудита соответствия деятельности предприятия (энергоэффективность) **Table 4. Environmental audit questionnaire for compliance with ESG criteria (energy efficiency)**

Контрольный вопрос аудитора	Критерий	Свидетельство аудита	Результат проверки (вывод аудитора)
Предприятием установлена Политика в области энергетики, соответствующая требованиям стандартов?	п. 3.2.4 ГОСТ Р ИСО 50001-2023 «Системы энергетического менеджмента»	Энергетическая политика предприятия	0 – политика не установлена
			1 – политика установлена, но не отвечает требованиям ГОСТ Р ИСО 50001-2023
			2 – политика установлена и отвечает требованиям ГОСТ Р ИСО 50001-2023
На предприятии применяется программное обеспечение для моделирования процессов производства энергии и потребления энергетических ресурсов?	п. 101 Приказа Минэнерго РФ от 12.08.2022 № 811	Отчет по форме № 23-Н «Сведения о производстве, передаче, распределении и потреблении электрической энергии»	0 – не применяется
			2 – применяется
Силами предприятия реализуется автоматизированный контроль расходов энергетических ресурсов и отклонений в потреблении при осуществлении технологического процесса?	п. 53, 55, 71 Приказа Минэнерго РФ от 12.08.2022 № 811	Утвержденная начальником цеха режимная карта	0 – не реализуется
			2 – реализуется
Для предприятия с учетом режимных карт рассчитаны значения удельного энергопотребления, определены режимы работы и возможности рекуперации тепла?	п. 32 Приказа Минэнерго РФ от 14.05.2025 № 511	Отчет по форме № 23-Н; Отчет о теплотреблении	0 – значения не рассчитаны, возможности рекуперации не определены
			1 – рассчитаны значения, но не определены возможности рекуперации
			2 – значения рассчитаны, возможности рекуперации определены
На предприятии внедрена система энергетического менеджмента?	п. 4 ГОСТ Р ИСО 50001-2023 «Системы энергетического менеджмента»	Отчет о функционировании системы энергетического менеджмента (СЭМ)	0 – система менеджмента не внедрена
			1 – система менеджмента внедрена формально, «на бумаге» ИЛИ система менеджмента находится на этапе внедрения
			2 – система менеджмента внедрена и полноценно функционирует
ИТОГО по блоку:			от 0 до 10

Среди топливных ресурсов в нефтедобыче наиболее широкое применение находят дизельное топливо арктического и зимнего вида, бензин нефтяной, нефть, мазут. Добыча нефти, газа и газового конденсата, а также связанные с ними процессы разведки, транспортировки сырья, его обработки, являются энерго- и теплоемкими процессами. Потребление энергии и используемые виды топлива тесно связаны с выбросами парниковых газов, в связи с чем оценка

энергоэффективности должна проводиться в комплексе с оценкой эффективности природоохранных мероприятий.

Предпроектная оценка воздействия, помимо прочего, затрагивает водопотребление и водоотведение, однако больше внимания традиционно уделяется поверхностным водам. При этом вероятность негативного воздействия на подземные воды, например, при разведке или освоении скважин, значительно выше, чем на поверхностные. Контрольные вопросы таблицы 5 фокусируются на специфичных для отрасли аспектах воздействия на водные ресурсы.

Таблица 5. Опросный лист экологического аудита соответствия деятельности предприятия ESG-критериям (водные ресурсы)

Table 5. Environmental audit questionnaire for compliance with ESG criteria (water management)

Контрольный вопрос аудитора	Критерий	Свидетельство аудита	Результат проверки (вывод аудитора)
Действующими технологическими регламентами исключены сбросы загрязненных сточных вод в водоемы?	п. 2 ст. 44 № 74-ФЗ «Водный кодекс Российской Федерации»	Технологический регламент	0 – нет, не исключены
			2 – да, исключены
На предприятии утвержден план мероприятий по предотвращению загрязнения, засорения подземных водных объектов и истощения вод?	п. 3 Постановления Правительства РФ от 31.12.2020 г. № 2451	План мероприятий по предотвращению загрязнения и засорения подземных водных объектов	0 – нет, не утвержден
			1 – утвержден, мероприятия составлены без учета отраслевой специфики, формально
На площадках, которые потенциально могут стать источником загрязнения подземных вод, оборудованы специализированные наблюдательные скважины?	п. 5 Постановления Правительства РФ от 08.05.2025 № 604		2 – утвержден, мероприятия составлены в соответствии с отраслевой спецификой
			0 – не оборудованы
Конструкцией емкостей и резервуаров на объекте НВОС исключены возможные разливы технологических жидкостей, используемых при испытании (освоении) скважин?	п. 2, подпункт «з» Постановления Правительства РФ от 08.05.2025 № 604	Технический паспорт емкостей накопительных, подписанный мастером участка	1 – оборудованы, но наблюдения не осуществляются ИЛИ осуществляются нерегулярно
			2 – оборудованы, наблюдения осуществляются регулярно
Действующим технологическим процессом исключена возможность загрязнения подземных вод близлежащих изолированных пластов?	ст. 59 № 74-ФЗ «Водный кодекс Российской Федерации»	Технологический регламент	0 – нет, разливы не исключены
			2 – да, разливы исключены
ИТОГО по блоку:			0 – нет, зафиксированы прецеденты загрязнения
			2 – да, прецедентов загрязнения не выявлено
ИТОГО по блоку:			от 0 до 10

Недропользование тесно сопряжено с нарушением почвенного покрова вследствие осуществления хозяйственной деятельности на особенно уязвимых и чувствительных участках (например, в областях многолетней мерзлоты).

Эксплуатация объектов нефтепромысла может сопровождаться разливами нефтепродуктов, минеральных масел, загрязненных буровых растворов. Оценить достаточность и полноту управленческих решений по землепользованию можно с помощью блока «Землепользование и рекультивация нарушенных земель» (таблица 6).

Таблица 6. Опросный лист экологического аудита соответствия хозяйственной деятельности предприятия ESG-критериям (землепользование)

Table 6. Environmental audit questionnaire for compliance with ESG criteria (land use)

Контрольный вопрос аудитора	Критерий	Свидетельство аудита	Результат проверки (вывод аудитора)
Предприятие осуществляет деятельность на основании правоустанавливающих документов на земельный участок?	п. 2 ст. 22 № 136-ФЗ «Земельный кодекс Российской Федерации»	Договор аренды земли	0 – нет
			2 – да, все подтверждающие документы в наличии
Проектной документацией предусмотрено обязательство по рекультивации земель в случае ухудшения их качества?	п. 7, 20 Постановления Правительства РФ от 29.05.2025 г. № 781	Проект рекультивации нарушенных земель	0 – не предусмотрено ИЛИ предусмотрено, рекультивация не выполняется
			2 – предусмотрено, рекультивация выполняется
Документацией предприятия установлен и реализуется запрет на несанкционированное снятие или перемещение плодородного слоя почвы?	п. 1 ст. 8.6 КоАП РФ Порча земель	Инструкция по проведению земляных работ	0 – нет, запрет не предусмотрен и не соблюдается
			1 – запрет предусмотрен, но выявлены прецеденты нарушений
2 – да, запрет соблюдается			
Предприятием ежегодно в установленный срок предоставлены сведения о рекультивации земель, снятии и использовании плодородного слоя почвы по форме № 2-ТП (рекультивация)?	п. 2 Приказа Росстата от 29.12.2012 № 676	Отчет по форме № 2-ТП (рекультивация)	0 – требуется, но не предоставляется
			2 – требуется, предоставляется
На предприятии разработан и утвержден для каждого объекта НВОС План предупреждения и ликвидации разливов нефти и нефтепродуктов?	п. 5 Постановления Правительства РФ от 31.12.2020 г. № 2451	План предупреждения и ликвидации разливов нефти и нефтепродуктов	0 – план не разработан
			1 – план разработан формально, «на бумаге», мероприятия выполняются частично
2 – план разработан, мероприятия выполняются			
ИТОГО по блоку:			от 0 до 10

Обязательства по охране биоразнообразия (таблица 7) для природопользователей закреплены в действующем законодательстве Российской Федерации, однако их выполнение – особенно на территориях, не относящихся к особо охраняемым – является трудно отслеживаемым для надзорных органов вследствие отсутствия обязательных к заполнению форм статистической

отчетности. Как следствие, контроль реализации мероприятий в этой области практически полностью переходит к организациям, непосредственно осуществляющим хозяйственную деятельность.

Таблица 7. Опросный лист экологического аудита соответствия деятельности предприятия (охрана биоразнообразия) **Table 7. Environmental audit questionnaire for compliance with ESG criteria (conservation of biodiversity)**

Контрольный вопрос аудитора	Критерий	Свидетельство аудита	Результат проверки (вывод аудитора)
Предприятием исключается размещение промышленных площадок в границах особо охраняемых природных территорий?	п. G4-EN11 Стандарта отчетности GRI	Проект организации строительства	0 – не исключается
			1 – вынужденно не исключается, но внедрены дополнительные превентивные меры недопущения сверхлимитного антропогенного воздействия
			2 – исключается
Предприятием осуществляется мониторинг показателей, способных оказать наибольшее влияние на структуру и качество природных сообществ (засоление почв, изменение уровня грунтовых вод)?	п. 7.2 ГОСТ Р 59782-2021 «Биологическое разнообразие»	Проект ОВОС, раздел Перечень мероприятий по охране окружающей среды	0 – мониторинг не проводится
			1 – мониторинг проводится, но результаты не обрабатываются и не являются основой для разработки природоохранных мероприятий
			2 – мониторинг проводится, результаты являются основой для разработки природоохранных мероприятий
Проектной документацией предусмотрена оценка потенциала интродукции инвазивных видов, вредителей и возбудителей заболеваний растений, животных, человека?	п. G4-EN12 Стандарта отчетности GRI	Проект ОВОС, раздел Перечень мероприятий по охране окружающей среды	0 – оценка не предусмотрена
			2 – оценка предусмотрена
Предприятием осуществляется восстановление нарушенных местообитаний последующей верификацией показателя восстановления?	п. G4-EN13 Стандарта отчетности GRI	Проект организации строительства	0 – не осуществляется
			1 – осуществляется, показатели не верифицируются
			2 – осуществляется, показатели верифицируются
Предприятием ежегодно реализуются добровольные инициативы по компенсации воздействий (посадка деревьев, выпуск молоди рыб)?	п. G4-EN11 Стандарта отчетности GRI	Отчет в виде статьи на сайте компании	0 – не реализуются
			2 – реализуются
ИТОГО по блоку:			от 0 до 10

По рассматриваемому блоку низкий балльный результат может свидетельствовать о малой вовлеченности высшего руководства компании в добровольные инициативы по сохранению биоразнообразия.

Система экологического менеджмента закономерно дополняет ESG-стратегию (таблица 8). В настоящее время они функционируют симбиотически, будучи тесно связанными друг с другом.

Таблица 8. Опросный лист экологического аудита соответствия хозяйственной деятельности предприятия ESG-критериям (система экологического менеджмента)

Table 8. Environmental audit questionnaire for compliance with ESG criteria (environmental management system)

Контрольный вопрос аудитора	Критерий	Свидетельство аудита	Результат проверки (вывод аудитора)
На предприятии внедрена и функционирует система экологического менеджмента?	п. 4.3 ГОСТ Р ИСО 14001-2016 «Системы экологического менеджмента»	Отчет о функционировании системы экологического менеджмента	0 – система менеджмента не внедрена
			1 – система менеджмента внедрена формально, «на бумаге» ИЛИ система менеджмента находится на этапе внедрения
			2 – система менеджмента внедрена и полноценно функционирует
Предприятием разработана и публично задекларирована экологическая политика?	п. 5.2 ГОСТ Р ИСО 14001-2016	Экологическая политика компании	0 – политика не установлена
			1 – политика установлена, но не отвечает требованиям ГОСТ Р ИСО 14001-2016
			2 – политика установлена и отвечает требованиям ГОСТ Р ИСО 14001-2016
Предприятием задокументированы собственные измеримые экологические цели на ближайшие 5 лет?	п. 6.2.1 ГОСТ Р ИСО 14001-2016	Целевые и плановые экологические показатели	0 – цели не установлены
			1 – цели установлены в общем виде, формально, неизмеримо
			2 – установлены измеримые цели
Для каждого объекта НВОС предприятия проводится идентификация экологических аспектов?	п. 6.1.2 ГОСТ Р ИСО 14001-2016	Реестр экологических аспектов	0 – не проводится
			2 – проводится
Предприятием ежегодно осуществляется раскрытие информации в области устойчивого развития?	п. 7.4.3 ГОСТ Р ИСО 14001-2016	Отчет об устойчивом развитии	0 – не осуществляется
			2 – осуществляется
ИТОГО по блоку:			от 0 до 10

Высокие стандарты в области экологической безопасности, применяемые предприятиями на добровольной основе, минимизируют специфические (идиосинкразические) риски, то есть риски, внутренне присущие деятельности конкретного хозяйствующего субъекта и не связанные

с общерыночными колебаниями [Дзедик, Усачева 2022]. Это свидетельствует о большей устойчивости компаний, внедряющих ESG-принципы, к специфическим локальным и отраслевым потрясениям.

Оценка жизненного цикла продукта, как следствие, расширяет границы системы экологического менеджмента, позволяя оценить не только меры внутреннего контроля, охватывающего исключительно технологические процессы и экологические аспекты деятельности внутри конкретного предприятия, но и его внешние взаимодействия (таблица 9) с поставщиками, контрагентами, потребителями.

Таблица 9. Опросный лист экологического аудита соответствия деятельности предприятия хозяйственной ESG-критериям (устойчивое финансирование, цепи поставок)

Table 9. Environmental audit questionnaire for compliance with ESG criteria (sustainable financing, supply chains)

Контрольный вопрос аудитора	Критерий	Свидетельство аудита	Результат проверки (вывод аудитора)
Контрагенты проходят обязательную оценку соответствия поставщика требованиям устойчивого развития?	п. G4-EN32, G4-EN33 Стандарта отчетности GRI	Регламент проверки контрагентов	0 – контрагенты не проходят оценку
	п. 4.2.1 ГОСТ Р ИСО 28002-2019 «Устойчивость цепи поставок»		2 – контрагенты проходят оценку
Предприятием фиксируется потенциальное негативное воздействие на компоненты окружающей среды в цепочке поставок?	п. 4.9.3 ГОСТ Р 56861-2016 «Система управления жизненным циклом»	Отчет о контрагенте	0 – не фиксируется
			1 – фиксируется, не влияет на принятие решений
			2 – фиксируется, влияет на принятие решений
Контрагентами осуществляется учет показателей выбросов парниковых газов?	п. G4-EN33 Стандарта отчетности GRI	Отчет о контрагенте	0 – не осуществляется
			2 – осуществляется
Контрагентами внедрена и применяется система экологического менеджмента?	п. 4.2.2 ГОСТ Р ИСО 28002-2019 «Устойчивость цепи поставок»	Отчет о контрагенте	0 – система менеджмента не внедрена
			2 – система менеджмента внедрена и полноценно функционирует
Контрагентами документируются меры предотвращения и ликвидации экологических инцидентов для снижения негативного воздействия на окружающую среду?	п. G4-EN32 Стандарта отчетности GRI	Регламент проверки контрагентов	0 – меры не документируются
			2 – меры документируются
ИТОГО по блоку:			от 0 до 10

Методов, позволяющих измеримо оценить устойчивость цепей поставок с точки зрения охраны окружающей среды, нет в отечественной практике. Недостаточность методической базы обуславливает пробелы в оценке соответствия требованиям устойчивого развития цепей поставок.

Нельзя не заметить, что для инвесторов особую ценность представляют в большей мере не текущие экологические показатели компании, а стратегические: например, в России отмечается ежегодный прирост – около 20% – затрат на мероприятия по охране окружающей среды [Кравченко 2022]. Управление в области расходов на охрану окружающей среды можно оценить с помощью блока вопросов, представленных в таблице 10.

Таблица 10. Опросный лист экологического аудита соответствия хозяйственной деятельности предприятия ESG-критериям (расходы на охрану окружающей среды)

Table 10. Environmental audit questionnaire for compliance with ESG criteria (environmental protection costs)

Контрольный вопрос аудитора	Критерий	Свидетельство аудита	Результат проверки (вывод аудитора)
Предприятием ежегодно документируются сведения о текущих затратах на охрану окружающей среды и экологических платежах по статистической форме 4-ОС?	Приказ Росстата от 26.08.2021 №516	Отчет по форме № 4-ОС	0 – выявлены нарушения в сроках и (или) порядке предоставления статистической отчетности
			2 – да, отчетность предоставлена по форме в установленный срок
Предприятием ежегодно не позднее 10 марта представляется Декларация о плате за НВОС?	п. 8 ст. 16.4 № 7-ФЗ «Об охране окружающей среды»	Декларация о плате за НВОС	0 – выявлены нарушения по срокам или порядку предоставления
			2 – да, предоставляется
Предприятием осуществляется возмещение вреда окружающей среде в полном объеме в порядке, установленном действующим законодательством?	п. 1 ст. 77 № 7-ФЗ «Об охране окружающей среды»	Квартальный расчет платы за НВОС	0 – не осуществляется
			2 – осуществляется в полной мере
Плата за НВОС ежеквартально установленный срок рассчитывается предприятием?	п. 1, 2 ст. 16.4 № 7-ФЗ «Об охране окружающей среды»	Квартальный расчет платы за НВОС	0 – нет, присутствуют отклонения в сроках
			2 – да
За отчетный год на предприятии не зафиксировано инцидентов в области охраны окружающей среды, повлекших штрафные санкции?	п. G4-EN29, G4-EN31 Стандарта отчетности GRI	Реестр сведений о проведенных проверках Росприроднадзора	0 – инциденты зафиксированы
			2 – инциденты не зафиксированы
ИТОГО по блоку:			от 0 до 10
ИТОГО по объекту в целом:			от 0 до 100

Результатом аудиторской проверки является выявление областей, для которых требуется повышение уровня операционного контроля со стороны руководства с целью увеличения значения балльных показателей устойчивого развития. Чек-лист превращает экологический аудит из субъективного мнения в воспроизводимый, полезный для принятия управленческих решений инструмент, позволяющий предприятию нефтегазовой отрасли повысить свою экологическую эффективность, соответствие ESG-принципам.

Полученные балльные значения при переводе в процентное отношение могут сопоставляться с действующими рейтинговыми шкалами. Присвоение рейтинга по экологическому критерию, в свою очередь, позволяет сделать выводы о качестве функционирования системы управления охраной окружающей среды.

Разработанная методика экологического аудита соответствия прошла практическую апробацию на базе буровой компании ООО «НСХ АЗИЯ ДРИЛЛИНГ», входящей в группу предприятий «Нефтьсервисхолдинг». Выбор объекта обусловлен тем, что предприятие является одним из ведущих подрядчиков в области строительства нефтяных и газовых скважин.

На основе разработанного контрольного листа в таблице 11 выполнен анализ проектной и эксплуатационной документации (паспорта оборудования, показания приборов учета электроэнергии, технологические регламенты), изучение энергетической политики предприятия и внутренних регламентов в области охраны окружающей среды. Заполнен опросный лист по блоку «Энергетическая эффективность».

Таблица 11. Апробация контрольного листа аудита соответствия для предприятия ООО «НСХ АЗИЯ ДРИЛЛИНГ»

Table 11. Approval of the Compliance Audit Checklist, NSH ASIA DRILLING LLC

Контрольный вопрос аудитора	Критерий	Свидетельство аудита	Результат проверки (вывод аудитора)
Предприятием установлена Политика в области энергетики, соответствующая требованиям стандартов?	п. 3.2.4 ГОСТ Р ИСО 50001-2023 «Системы энергетического менеджмента»	Энергетическая политика предприятия	1
На предприятии применяется программное обеспечение для моделирования процессов производства энергии и потребления энергетических ресурсов?	п. 101 Приказа Минэнерго РФ от 12.08.2022 № 811	Отчет по форме № 23-Н «Сведения о производстве, передаче, распределении и потреблении электрической энергии»	2
Силами предприятия реализуется автоматизированный контроль расходов энергетических ресурсов и отклонений в потреблении при осуществлении технологического процесса?	п. 53, 55, 71 Приказа Минэнерго РФ от 12.08.2022 № 811	Утвержденная начальником цеха режимная карта	2
Для предприятия с учетом режимных карт рассчитаны значения удельного энергопотребления, определены режимы работы и возможности рекуперации тепла?	п. 32 Приказа Минэнерго РФ от 14.05.2025 № 511	Отчет по форме № 23-Н; Отчет о теплотреблении	2
На предприятии внедрена система энергетического менеджмента?	п. 4 ГОСТ Р ИСО 50001-2023 «Системы энергетического менеджмента»	Отчет о функционировании системы энергетического менеджмента (СЭнМ)	2
ИТОГО по блоку:			9

Полученная оценка в 9 баллов из 10 по блоку энергоэффективности в ходе апробации разработанного контрольного листа объясняется совокупностью объективных факторов, свидетельствующих о системном и ответственном подходе предприятия к управлению энергопотреблением. Данное значение объясняется, прежде всего, тем, что нормативное регулирование энергосбережения в Российской Федерации отличается значительной степенью методологической проработки и детализации.

Наличие развитой нормативной базы создает предпосылки для формирования у предприятий эффективной системы энергоменеджмента, сертифицированной по стандарту ISO 50001, и позволяет компаниям накапливать верифицируемые данные, которые высоко оцениваются при ESG-аудите.

Присвоение балльного значения (9 баллов из 10 возможных) в таком диапазоне позволяет сделать вывод, что система управления энергетической эффективностью находится на этапе формализованной зрелости.

Апробация подтвердила, что предложенная методика обеспечивает воспроизводимость результатов, пригодна для использования как при внутреннем аудите, так и при подготовке к внешним проверкам и получению ESG-рейтинга.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, экологическая компонента отражает качество и полноту содержания корпоративных политик в области охраны окружающей среды, декарбонизации, изменений климата, энергоэффективности; позволяет оценить полноту раскрытия сведений об экологических рисках, степень открытости информации в области нарушений природоохранного законодательства. Большинство перечисленных выше показателей – как абсолютных, так и относительных – являются качественными и измеримыми.

Универсальный формат чек-листа для оценки по экологическому критерию ESG обладает возможностью применения в любых условиях и позволяет отслеживать динамику показателей аудита – при повторных циклах проверок. Такой подход предоставляет возможность фиксировать прогресс реализации рекомендаций и корректирующих мероприятий.

Конфликт интересов | Conflicts of Interest

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

The authors declare that there is no conflict of interest.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бабаева Ж.Р., Семенов К.К., Семенова А.С. (2024) Трактовка ESG: систематический обзор литературы. *Российский журнал менеджмента*. 22(2): 253–288. <https://doi.org/10.21638/spbu18.2024.205> EDN: SOEMYJ
- Бурлин Е.Б. (2022) Перспективы применения ESG-принципов в российском корпоративном сегменте. *Отходы и ресурсы*. 9(4): 51ECOR422. <https://doi.org/10.15862/51ECOR422> EDN: ZPNLOH
- Демидова С.Е., Балог М.М., Троян В.В. (2020) Устойчивое развитие и экологическая безопасность в аспекте «зеленой» проблематики. *ЭТАП: экономическая теория, анализ, практика*. (5): 87–107. <https://doi.org/10.24411/2071-6435-2020-10046> EDN: WDBOLT
- Дзедик В.А., Усачева И.В. (2022) Устойчивое развитие и ESG-концепция производства. В: *Сборник трудов всероссийской научно-практической конференции с зарубежным участием: «Экономика и индустрия 5.0 в условиях новой реальности (ИНПРОМ-2022)»*. 28–30 апреля 2022 года. Санкт-Петербург: 181–185. EDN: KXOWOR
- Жукова Е.В. (2021) Экологическая составляющая ESG-факторов с позиций управления в экономике замкнутого цикла. *Вестник университета*. (7): 143–150. <https://doi.org/10.26425/1816-4277-2021-7-143-150> EDN: SRNRBY
- Кванина В.В. (2020) Экологический аудит: анализ, проблемы и перспективы. *Вестник Южно-Уральского государственного университета. Серия: Право*. 20(1): 33–45. EDN: HLOICN
- Кравченко И.О. (2022) Отдельные аспекты современной природоохранной деятельности. *Сибирские уголовно-процессуальные и криминалистические чтения*. (3): 62–72. <https://doi.org/10.17150/2411-6122.2022.3.62-72> EDN: NDWRDZ

- Курушина Е.В., Ильинова Л.А. (2025) Компаративный анализ реализации ESG-стратегий нефтегазовых компаний на основе матричного метода. *Экономика, предпринимательство и право*. 15(5): 3255–3268. <https://doi.org/10.18334/epp.15.5.123069> EDN: UZTLKL
- Мороз О.В. (2024) Правовые аспекты экологического аудита в контексте экологического сопровождения хозяйственной и иной деятельности. *Вестник Полоцкого государственного университета. Серия D. Экономические и юридические науки*. (2(67)): 63–67. <https://doi.org/10.52928/2070-1632-2024-67-2-63-67> EDN: SUOOTS
- Dierynck B., Weijers L. (2026) The effect of ESG identification on professional skepticism in ESG audits. *Journal of Cleaner Production*. 554: 148104. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2026.148104> EDN: WHCBCE
- Senadheera S.S., Withana P.A., Dissanayake P.D., Sarkar B., Chopra S.S., Rhee J.H., Ok Y.S. (2021) Scoring environment pillar in environmental, social, and governance (ESG) assessment. *Sustainable Environment*. 7(1): 1960097. <https://doi.org/10.1080/27658511.2021.1960097> EDN: AULZVC
- Trahan R.T., Jantz B. (2023) What is ESG? Rethinking the “E” pillar. *Business Strategy and the Environment*. 32(7): 4382–4391. <https://doi.org/10.1002/bse.3371> EDN: EHH CXM

REFERENCES

- Babaeva Zh.R., Semenov K.K., Semenova A.S. (2024) Interpretation of ESG: A systematic literature review. *Russian Journal of Management*. 22(2): 253–288. <https://doi.org/10.21638/spbu18.2024.205> EDN: SOEMYJ (in Russian)
- Burlin E.B. (2022) Prospects for the application of ESG principles in the Russian corporate segment. *Russian Journal of Resources, Conservation and Recycling*. 9(4): 51ECOR422. <https://doi.org/10.15862/51ECOR422> EDN: ZPNLOH (in Russian)
- Demidova S.E., Balog M.M., Troyan V.V. (2020) Sustainable development and environmental security in the context of “green” issues. *ETAP: Economic Theory, Analysis, and Practice*. (5): 87–107. <https://doi.org/10.24411/2071-6435-2020-10046> EDN: WDBOLT (in Russian)
- Dzedik V.A., Usacheva I.V. (2022) “Smart production” in transition conditions to the concept “industry 4.0”. In: *Works of the All-Russian research-to-practice conference with foreign participation: “Economy and Industry 5.0 in the new reality”. 28–30 April 2022*. St.Petersburg: 181–185. EDN: KXOWOR (in Russian)
- Zhukova E.V. (2021) The environmental component of ESG factors from the standpoint of management in a closed-loop economy. *Vestnik Universiteta*. (7): 143–150. <https://doi.org/10.26425/1816-4277-2021-7-143-150> EDN: SRNRBY (in Russian)
- Kvanina V.V. (2020) Environmental audit: analysis, problems and prospects. *Bulletin of the South Ural State University. Series: Law*. 20(1): 33–45. EDN: HLOICN (in Russian)
- Kravchenko I.O. (2022) Some Aspects of Modern Nature Protection Activities. *Sibirskie Uголовно-Processual'nye i Kriminalisticheskie Chteniya*. (3): 62–72. <https://doi.org/10.17150/2411-6122.2022.3.62-72> EDN: NDWRDZ (in Russian)
- Kurushina, E.V., Ilyinova, L.A. (2025) A comparative analysis of the oil and gas companies' ESG strategies based on the matrix method. *Journal of Economics, Entrepreneurship and Law*. 15(5): 3255–3268. <https://doi.org/10.18334/epp.15.5.123069> EDN: UZTLKL (in Russian)
- Moroz O. (2024) Legal aspects of environmental audit in the context of environmental support of economic and other activities. *Vestnik of Polotsk State University. Part D. Economic and legal sciences*. (2(67)): 63–67. <https://doi.org/10.52928/2070-1632-2024-67-2-63-67> EDN: SUOOTS (in Russian)
- Dierynck B., Weijers L. (2026) The effect of ESG identification on professional skepticism in ESG audits. *Journal of Cleaner Production*. 554: 148104. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2026.148104> EDN: WHCBCE
- Senadheera S.S., Withana P.A., Dissanayake P.D., Sarkar B., Chopra S.S., Rhee J.H., Ok Y.S. (2021) Scoring environment pillar in environmental, social, and governance (ESG) assessment. *Sustainable Environment*. 7(1): 1960097. <https://doi.org/10.1080/27658511.2021.1960097> EDN: AULZVC
- Trahan R.T., Jantz B. (2023) What is ESG? Rethinking the “E” pillar. *Business Strategy and the Environment*. 32(7): 4382–4391. <https://doi.org/10.1002/bse.3371> EDN: EHH CXM

Цитировать как

Мисюрева И.Э., Гарипова С.Р. (2026). Разработка контрольного листа экологического аудита соответствия хозяйственной деятельности предприятия нефтегазовой отрасли ESG-принципам. *Экобиотех.* 9(2): 259-275.
DOI: <http://doi.org/10.31163/2618-964X/2026-21>
EDN: <https://www.elibrary.ru/rpmask>

Сведения об авторах

Ирина Эдуардовна Мисюрева, магистрантка ФГБОУ ВО «Уфимский университет науки и технологий», Уфа, Россия. E-mail: missedalien@gmail.com

Гарипова Светлана Равиловна, д.б.н., профессор кафедры биологии и экологии Института природы и человека ФГБОУ ВО «Уфимский университет науки и технологий», Уфа, Россия. E-mail: garipovasvetlana@gmail.com, SPIN: [4654-7072](https://orcid.org/4654-7072), ORCID: [0000-0002-0276-6689](https://orcid.org/0000-0002-0276-6689), WoS ID: [ABC-9699-2020](https://orcid.org/ABC-9699-2020), Scopus ID: [56899045300](https://orcid.org/56899045300).

Cited as

Misiureva I.E., Garipova S.R. (2026). Development of an environmental audit checklist for compliance with ESG principles in the oil and gas industry. *Ecobiotech.* 9(2): 259-275.
DOI: <http://doi.org/10.31163/2618-964X/2026-21>
EDN: <https://www.elibrary.ru/rpmask>

Information About the Authors

Irina E. Misiureva, master's student of Ufa University of Science and Technology, Ufa, Russia. E-mail: missedalien@gmail.com

Svetlana R. Garipova, Ph.D. in Biological Sciences, Professor of the Department of Biology and Ecology at the Institute of Nature and Human Sciences, Ufa University of Science and Technology, Ufa, Russia. E-mail: garipovasvetlana@gmail.com, SPIN: [4654-7072](https://orcid.org/4654-7072), ORCID: [0000-0002-0276-6689](https://orcid.org/0000-0002-0276-6689), WoS ID: [ABC-9699-2020](https://orcid.org/ABC-9699-2020), Scopus ID: [56899045300](https://orcid.org/56899045300).

**ПАМЯТИ НИКОЛАЯ ИВАНОВИЧА ФЕДОРОВА****Жигунова С.Н., Мартыненко В.Б., Широких П.С.,
Ахметова М.Р., Баишева Э.З.**Уфимский Институт биологии Уфимского федерального
исследовательского центра РАН, Уфа, Россия*E-mail: mishaulya@yandex.ru**IN MEMORY OF NIKOLAI IVANOVICH FEDOROV****Zhigunova S.N., Martynenko V.B., Shirokikh P.S.,
Akhmetova M.R., Baisheva E.Z.**Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Centre
of the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia*E-mail: mishaulya@yandex.ru**Аннотация**

8 октября 2025 года ушёл из жизни известный российский эколог Николай Иванович Федоров – Почётный работник науки и высоких технологий Российской Федерации, Заслуженный деятель науки Республики Башкортостан, доктор биологических наук и заведующий лабораторией геоботаники и растительных ресурсов Уфимского Института биологии УФИЦ РАН. Эта статья о вкладе Николая Ивановича в науку и его человеческих качествах: трудолюбии, преданности науке, широком кругозоре, отзывчивости и готовности делиться с коллегами своим опытом.

Ключевые слова:

Н.И. Федоров, растительные ресурсы, алкалоидоносные растения, Южный Урал, влияние изменения климата на растительность

Поступила в редакцию: 19.05.2026

Принято в печать: 11.06.2026

Abstract

On October 8, 2025, the renowned Russian ecologist Nikolai Ivanovich Fedorov passed away. He was an Honored Worker of Science and High Technologies of the Russian Federation, an Honored Scientist of the Republic of Bashkortostan, a Doctor of Biological Sciences, and the Head of the Geobotany and Plant Resources Laboratory at the Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences. This article discusses Nikolai Ivanovich's contributions to science and his personal qualities: diligence, dedication to science, broad erudition, responsiveness, and willingness to share his experience with colleagues.

Keywords:

Nikolay I. Fedorov, plant resources, alkaloid plants, Southern Urals, impact of climate change on vegetation

Received: 19.05.2026

Accepted: 11.06.2026

Цитировать | Cite as

DOI: <http://doi.org/10.31163/2618-964X/2026-22> EDN: <https://www.elibrary.ru/ugpfxs>

Николай Иванович родился в Уфе 3 июня 1958 года. В 1975 году окончил школу № 29 и поступил на химический факультет Башкирского государственного университета (БашГУ), позже перевёлся на вечернее отделение биологического факультета, который окончил в 1983 году. С 1979 по 1985 год он работал в хоздоговорной лаборатории геоботаники БашГУ под руководством профессора Б.М. Миркина. Группа ученых лаборатории проводила оценку состояния и составление карт естественных пастбищных угодий Башкирской АССР, разрабатывала продуктивные травяные ассоциации для различных природных зон, создавала статистические методики анализа растительного покрова, а также выступала инициатором применения подхода Ж. Браун-Бланке при классификации растительных комплексов СССР. Николай Иванович участвовал в нескольких направлениях этих исследований, в 1982–1985 гг. был соавтором публикаций, посвящённых экологическим нишам видов в различных типах фитоценозов, влиянию пастбищной деградации на структуру лесных сообществ [Миркин *и др.* 1984а,б; Федоров *и др.* 1985а]. Уже в те годы проявился его талант видеть целостную картину взаимосвязей между компонентами экосистем и применять в своих исследованиях математические и статистические методы [Федоров *и др.* 1985б], которыми он очень хорошо владел, благодаря незаурядным математическим способностям. В те времена, когда многие только начинали осваивать компьютерные технологии, он уже в совершенстве знал все возможные функции специализированных программ, что позволяло ускорить обработку данных и в разы увеличить объёмы анализируемой информации.



Николай Иванович в студенческие годы

Nikolai Ivanovich in his student years

В 1985 году Николай Иванович перешёл в Институт биологии (тогда – Башкирский филиал АН СССР) и поступил в заочную аспирантуру. Кандидатскую диссертацию «Влияние выпаса на нижние ярусы сосново-березовых лесов Южного Урала» [Федоров 1988] он защитил в 1988 г.

в диссертационном совете при биологическом факультете МГУ. В этой работе, выполненной под руководством Б.М. Миркина, были не только выявлены индикаторы пастбищной дигрессии и нормы выпаса скота, но и впервые описаны новые ассоциации лесной растительности и один новый союз южно-уральских мезофитных лесов *Trollio europaei-Pinion sylvestris* Fedorov in Ermakov *et al.* 2000.

С коллегой Н.А. Мартьяновым в экспедиции (1991г.)

With colleague N.A. Martyanov on an expedition (1991)



Николай Иванович всегда поражал коллег разносторонним подходом к исследованиям. Он никогда не ограничивался одной точкой зрения, а умел взглянуть на проблему с совершенно разных

сторон. Особый интерес у него вызывали междисциплинарные исследования: он находил интересные тематики на стыке биологии и химии, старался широко внедрять математические методы в ботанику и экологию.

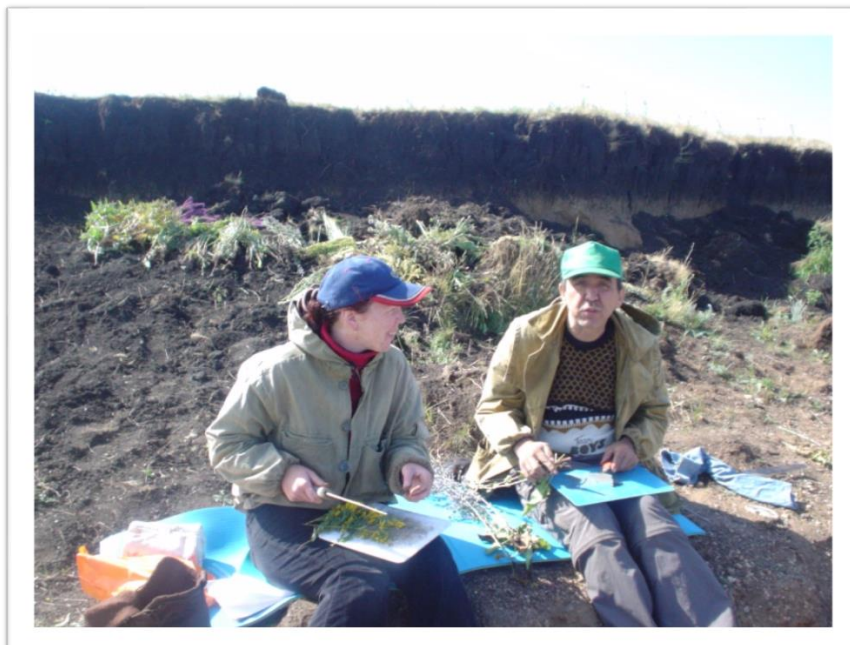
В начале 1990-х гг. научные интересы Николая Ивановича были в основном связаны с изучением растений семейства Ranunculaceae и закономерностей содержания в них алкалоидов. Он активно занялся изучением видов родов *Aconitum* и *Delphinium*, являющихся источниками биологически активных веществ, обладающих ценными фармакологическими свойствами. Одновременно большое внимание он уделял исследованию популяционной и таксономической структуры, а также фенотипического разнообразия этих видов. Материал для таких многоплановых исследований собирался в ходе длительных экспедиций на протяжении многих лет.

Работа была важной частью жизни Николая Ивановича, который направлял на проведение исследований все силы и энергию, не жалел своего личного имущества (более 90% всех экспедиционных выездов осуществлялись на его личном транспорте). На первом этапе требовалось провести скрининг флоры на наличие алкалоидов. Для этого Николай Иванович с коллегами объездили практически всю республику. Некоторые анализы делали в полевых условиях. Подходы к постановке анализов взяла на себя супруга Николая Ивановича – кандидат химических наук Оксана Ивановна Михайленко, его верный соратник и помощник. Оксана Ивановна неизменно была штурманом: во время движения сверялась с картой и корректировала маршрут. Благодаря этому полевые исследования всегда были тщательно спланированы и шли по четкому графику. Также довольно часто в эти поездки Николай Иванович брал дочь Дашу, которая с малых лет не сидела без дела, а выполняла доступную ей работу, часто наравне с аспирантами и научными сотрудниками.

Николай Иванович с коллегами и семьей. Слева направо: А.А. Исангулова, Л.В. Сидорова, Л.М. Ишбирдина, супруга Николая Ивановича – О.И. Михайленко с дочерью Дашей, Н.И. Федоров (1996 г.)

Nikolai Ivanovich with colleagues and family. From left to right: A.A. Isangulova, L.V. Sidorova, L.M. Ishbirdina, Nikolai Ivanovich's wife – O.I. Mikhaylenko with daughter Dasha, N.I. Fedorov (1996)





С аспиранткой М.Р. Ахметовой (Лугмановой) во время сбора растительного сырья (2005 г.)

With graduate student M.R. Akhmetova (Lugmanova) during the collection of plant material (2005)

В этой работе особенно ярко проявились присущие ему трудолюбие, высокая работоспособность и настойчивость в достижении поставленных целей. Итогом этих многолетних исследований стали крупные научные статьи [Федоров, Мартыанов 1993; Федоров и др. 1996,

1997, 1999, 2002; Федоров, Мухаметзянова 2002; Ишбирдина, Федоров 2003] и докторская диссертация «*Aconitum* L. и *Delphinium* L. на Южном Урале: внутривидовая структура, закономерности содержания алкалоидов, оптимизация ресурсного использования» [Федоров 2006], которая была защищена в 2006 г. в диссертационном совете при биологическом факультете БашГУ.

Работы по изучению алкалоидоносной флоры Республики Башкортостан получили высокую оценку и были поддержаны Отделением биологических наук РАН, что позволило в 2006 г. создать в Институте биологии УФИЦ РАН Лабораторию экологии растительных ресурсов, которую возглавил Н.И. Федоров. В задачи этого научного подразделения входила разработка научного обеспечения рационального использования и расширенного воспроизводства растительных ресурсов в Республике Башкортостан.

Коллектив Лаборатории экологии растительных ресурсов УИБ УФИЦ РАН. Слева направо: Я.О. Гуркова, Л.Ю. Самойлова, Г.В. Шендель, Н.И. Федоров, С.Н. Жигунова, М.Р. Ахметова (2011г.)

The team of the Laboratory of Ecology of Plant Resources, UIB UFRC RAS. From left to right: Ya.O. Gurkova, L.Yu. Samoilova, G.V. Shendel, N.I. Fedorov, S.N. Zhigunova, M.R. Akhmetova (2011)



Коллективом лаборатории была проделана большая работа по изучению алкалоидоносной флоры Республики Башкортостан. Эти исследования были необходимы для выявления новых алкалоидоносных растений: дальнейшее изучение их химического состава открывало путь к созданию новых препаратов. Помимо поиска видов, которые являются перспективными источниками биологически активных веществ для фармацевтической промышленности, большое внимание уделялось особенностям распространения алкалоидоносных растений в различных типах сообществ Южно-Уральского региона, изучению химического состава разных органов лекарственных растений, в зависимости от места произрастания, фазы вегетации, климатических условий и других факторов.

Результаты исследований, значительная часть которых проводилась в сотрудничестве с академиком РАН М.С. Юнусовым и коллективом Лаборатории химии природных соединений Института химии УФИЦ РАН, были использованы для организации производства антиаритмического препарата «Аллапинин» в Республике Башкортостан, а также для расширения ресурсной базы для производства медицинских препаратов на основе алкалоидов. Н.И. Федоров является соавтором более 60 публикаций по химии растительного сырья. В ходе совместной работы были найдены новые алкалоиды у видов рода *Delphinium* [Хайритдинова и др. 2003; Khairitdinova et al. 2005a, b; Gabbasov et al. 2008a, b], противовирусные свойства алкалоидов у видов рода *Thalictrum* [Tsypysheva et al. 2015], *Chamaecytisus* [Цыпышева и др. 2016], *Genista* [Цыпышева и др. 2017], также изучались липиды некоторых видов растений сем. Boraginaceae [Yunusova et al. 2012, 2018, 2022, 2024, 2025].

Николай Иванович всегда стремился внедрять полученные научные результаты в практику, поэтому у него родилась идея применения данных флористической классификации по методу Браун-Бланке для решения прикладных задач. Под его руководством с начала 2000-х годов проводилась масштабная оценка ресурсного потенциала лекарственной флоры Южного Урала. Исследования включали детальное изучение эколого-ценотических особенностей видов, имеющих практическое значение, а также разработку передовых методик для оценки продуктивности лекарственных растений и принципов их неистощительного использования.

С Жигуновой С.Н. в экспедиции по изучению ресурсного потенциала лекарственных видов растений (2007 г.)

With S.N. Zhigunova on an expedition to study the resource potential of medicinal plants (2007)



Для более чем 50 видов, активно используемых или перспективных для заготовок растительного сырья, были проведены расчеты запасов. Для этого применялись современные ГИС-технологии и регрессионный анализ, связывающий массу заготавливаемых частей растений на единицу площади с их проективным покрытием в различных типах растительных сообществ. Было установлено, что помимо классических подходов в ботаническом ресурсоведении, ценную информацию для оценки лекарственных ресурсов предоставляют геоботанические описания, классификация растительности и картографические материалы лесоустроительных и почвенно-геоботанических обследований. Подчеркивалась важность не только определения объемов запасов, но и оценки реальной возможности заготовок в конкретных растительных сообществах, а также прогнозирования динамики продуктивности видов в условиях естественных смен растительности. Эти научные изыскания послужили фундаментом для докторской диссертации С.Н. Жигуновой [Жигунова 2019], научным консультантом которой был Николай Иванович, а также вошли в монографию «Методологические основы оптимизации ресурсного использования лекарственной флоры Южного Урала» [Федоров и др. 2013].

В 2017 году Н.И. Федоров возглавил Лабораторию геоботаники и растительных ресурсов УИБ УФИЦ РАН, которая образовалась в результате слияния Лаборатории геоботаники и охраны растительности и Лаборатории экологии растительных ресурсов.

Коллектив Лаборатории геоботаники и растительных ресурсов УИБ УФИЦ РАН. Слева направо: верхний ряд – И.Г. Бикбаев, В.Д. Гимазетдинов, О.А. Елизарьева, Д.М. Гулов, М.Р. Ахметова, Д.Т. Габбасова, М.К. Ишбулатов, И.Р. Туктамышев, П.С. Широких, нижний ряд – Э.З. Баишева, В.Б. Мартыненко, Н.И. Федоров, Г.В. Шендель, С.Н. Жигунова, А.Х. Галеева. (2024 г.)

The team of the Laboratory of Geobotany and Plant Resources, UIB UFRC RAS. From left to right: top row – I.G. Bikbaev, V.D. Gimazetdinov, O.A. Elizaryeva, D.M. Gulov, M.R. Akhmetova, D.T. Gabbasova, M.K. Ishbulatov, I.R. Tuktashev, P.S. Shirokikh; bottom row – E.Z. Baisheva, V.B. Martynenko, N.I. Fedorov, G.V. Shendel, S.N. Zhigunova, A.Kh. Galeeva. (2024)



Основными научными направлениями этого нового подразделения стали теоретическая фитоценология (классификация растительных сообществ, изучение их структуры и динамики), разработка, внедрение методов и технологий оценки и

мониторинга биологического разнообразия, экосистемных функций и услуг растительного покрова Южно-Уральского региона. В связи с новой должностью, тематика проводимых под руководством Николая Ивановича исследований существенно расширилась.

Николай Иванович обладал широким научным кругозором и никогда не боялся новых и неординарных задач. Сотрудники часто вспоминают его слова: «Обязательно получится, всегда получается». В качестве примера можно привести одно из первых для коллектива применение ГИС-технологий при выполнении проекта «Картирование растительности и определение запасов пастбищного корма для создаваемой популяции лошадей Пржевальского на участке «Предуральская степь», который в 2017 г. на XI Международном ГИС-форуме «Интеграция геопространства – будущее информационных технологий» был признан «Лучшим инновационным проектом 2017 года с использованием космических данных дистанционного зондирования Земли».

Во время полевых исследований в заповеднике «Оренбургский» (2016 г.)

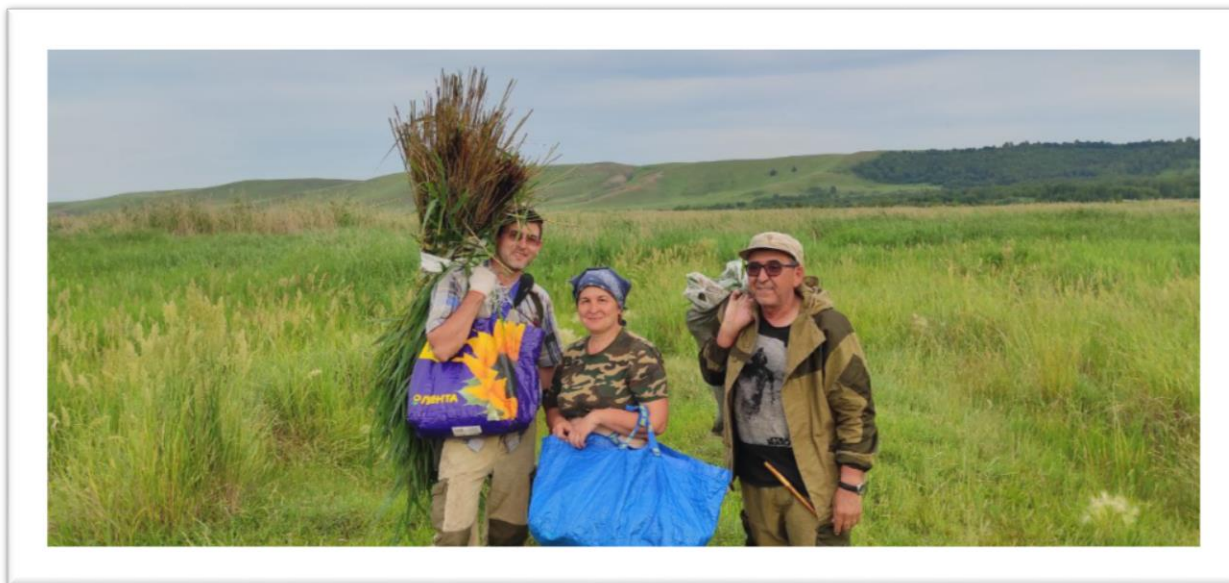
During field research in the Orenburg Nature Reserve (2016)



В течение последних лет Н.И. Федоров посвятил себя комплексному изучению динамики природных экосистем Южного Урала, анализируя их реакцию на климатические сдвиги и различные формы антропогенного воздействия. Он первым в Уфе внедрил методы дистанционного зондирования Земли для исследования растительного покрова, успешно освоив их и подготовив квалифицированных молодых специалистов. Под его руководством были проведены важные исследования, включая оценку влияния городской среды на растительные сообщества, создание карт растительности различных территорий и определение запасов надземной биомассы деревьев с применением лидарных технологий. Важным направлением стало моделирование потенциальных ареалов видов и сообществ для прогнозирования их будущих изменений в зависимости от различных климатических сценариев, а также работы по изучению углеродного потенциала природных экосистем Республики Башкортостан. Результаты этих исследований, опубликованные в авторитетных научных изданиях [Fedorov et al. 2022b, a, 2023c, b, a, 2024a, b, 2025b, a], получили высокую оценку и вызвали живой интерес у научного сообщества как в России, так и за ее пределами.

Сбор образцов для определения продуктивности растительных сообществ торфяника Берказан-Камыш. Слева направо: П. С. Широких, Э.З. Баишева, Н.И. Федоров (2022 г.)

Collecting samples to determine the productivity of plant communities of the Berkazan-Kamysh peatland. From left to right: P.S. Shirokikh, E.Z. Baisheva, N.I. Fedorov (2022)



Значителен вклад Николая Ивановича был и в охрану природы. Он является соавтором двух изданий Красной книги Республики Башкортостан [Миркин 2011; Мартыненко 2021], автором очерков по видам *Delphinium uralense* Nevski (живокость уральская) и *Mercurialis perennis* L. (пролесник многолетний), для которых он нашел новые местонахождения в Башкортостане.

За сорок лет работы в институте Николай Иванович прошёл путь от младшего научного сотрудника до заведующего лабораторией. Он осуществлял руководство лабораториями экологии растительных ресурсов (2006–2017 гг.) и геоботаники и растительных ресурсов (2017–2025 гг.), был руководителем и исполнителем проектов по научно-техническим программам Российской Федерации и Республики Башкортостан, грантов РФФИ и РНФ, а также многочисленных договоров и контрактов с Министерством природопользования и экологии Республики Башкортостан и другими организациями.

Николай Иванович автор более 200 научных работ, в том числе 6 монографий [Бахтиярова и др. 2000; Федоров 2003, 2012; Федоров и др. 2009, 2013; Широких и др. 2025] и 2 патентов [Федоров и др. 2015, 2016]. Много сил отдавал подготовке молодых кадров: под его руководством защищены 8 кандидатских [Мухаметзянова 2000; Канчурин 2001; Исангулова 2003; Лугманова 2007; Самойлова 2012; Кутуева 2022; Гулов 2025; Туктамышев 2025] и одна докторская диссертация [Жигунова 2019]. Во время защиты своего аспиранта Д.М. Гулова Николай Иванович находился в больнице. Тем не менее, даже вдали от своего ученика был в курсе всех проблем и, по возможности, помогал их решать. К сожалению, Николай Иванович не дожид до защиты своего последнего аспиранта И.Р. Туктамышева, но качество диссертационной работы, публикации в высокорейтинговых журналах и глубокие знания способствовали тому, что работа была успешно защищена.

Николай Иванович был неизменным членом диссертационных советов, председателем и членом государственных экзаменационных комиссий. Длительное время Николай Иванович был членом диссертационного совета по ботанике при биологическом факультете Башкирского государственного университета. В работе Диссертационного совета Николай Иванович всегда принимал активное участие, вникал в содержание каждой диссертационной работы, часто имел отличное от других, но всегда тщательно аргументированное, основанное на большом опыте и кругозоре мнение.

Особое место в его душе занимала работа с детьми. Николай Иванович никогда не жалел времени для помощи одаренным и увлеченным наукой детям. Он ежегодно участвовал в работе «Республиканских слетов юных экологов и лесоводов», республиканских фестивалей «Друзья заповедных островов» и экологических олимпиад в качестве члена жюри. В детских экологических лагерях для особо одаренных детей Николай Иванович проводил занятия по геоботанике и флористике, консультировал педагогов дополнительного образования Республики Башкортостан по ботанике. Также Николай Иванович занимался подготовкой команд Республики Башкортостан к Всероссийским эколого-биологическим олимпиадам.

Работа жюри на «Республиканском слете юных экологов и лесоводов». Слева направо: Г.А. Зайцев, Н.И. Федоров, А.Ю. Кулагин (2007г.)

Jury work at the 'Republican Rally of Young Ecologists and Foresters'. From left to right: G.A. Zaitsev, N.I. Fedorov, A.Yu. Kulagin (2007)



У Николая Ивановича была прекрасная семья. Его супруга Оксана Ивановна Михайленко всегда поддерживала его и была соавтором научных публикаций. Он очень любил свою дочь Дарью, которая окончила медицинский вуз и аспирантуру, и гордился ее успехами.

С супругой Оксаной Ивановной Михайленко (2013г.)

With his wife Oksana Ivanovna Mikhaylenko (2013)



За годы самоотверженного труда Николай Иванович был удостоен целого ряда наград: Почетная грамота Президиума РАН (1999), Почетная грамота Министерства лесного хозяйства РБ (2001), Почетная грамота Министерства образования Республики Башкортостан (2010), Почетная грамота профсоюза работников Российской академии наук (2017), Почетное звание «Рыцарь леса», присваиваемое «Фондом защиты диких животных Республики Башкортостан» (2017), звание «Заслуженный деятель науки Республики Башкортостан» (2019), Почетная грамота Курултая Республики Башкортостан (2021), Почетная грамота министерства экологии и природопользования Республики Башкортостан (2021), Почётный работник науки и высоких технологий Российской Федерации (2024).

С Главой Республики Башкортостан Р.Ф. Хабировым на церемонии вручения государственной награды – звания «Заслуженный деятель науки Республики Башкортостан» (2019г.)

With the Head of the Republic of Bashkortostan R.F. Khabirov at the ceremony of awarding the state honor – the title of 'Honored Scientist of the Republic of Bashkortostan' (2019)



Все научные достижения были бы невозможны без личностных качеств Николая Ивановича – человека широкого кругозора, выдающейся работоспособности и глубокой преданности избранному пути. Он гармонично сочетал требовательность с доброжелательностью, принципиальность – с готовностью прийти на выручку. Как руководитель и наставник, он создавал среду, где профессиональное развитие было неизбежным, а работа без полной самоотдачи – немислимой. Светлая память о Николае Ивановиче – учёном, человеке, друге и учителе навсегда останется в сердцах тех, кто имел счастье работать рядом с ним. Его идеи продолжают жить в исследованиях его учеников и коллег.

ФОТОГРАФИИ РАЗНЫХ ЛЕТ

Полевые исследования в горах Южного Урала.
С дочерью Дашей (1994 г.)

Field research in the mountains of the Southern Urals.
With daughter Dasha (1994)



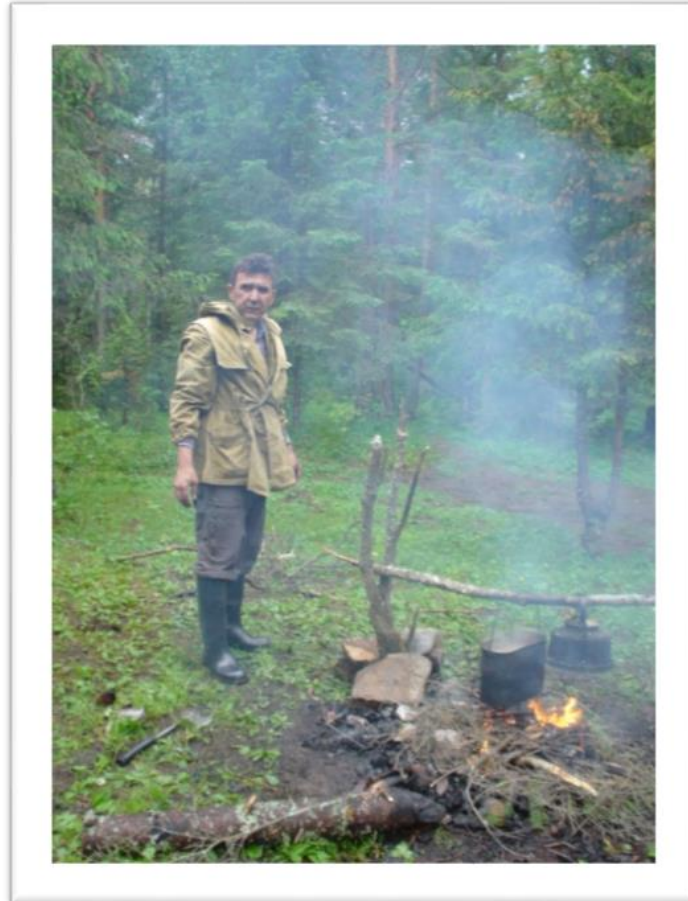
В жюри республиканского конкурса юных
экологов. Слева направо: В.Б. Мартыненко,
С.М. Ямалов, Н.И. Федоров (2004 г.)

On the jury of the republican competition of young
ecologists. From left to right: V.B. Martynenko,
S.M. Yamalov, N.I. Fedorov (2004)



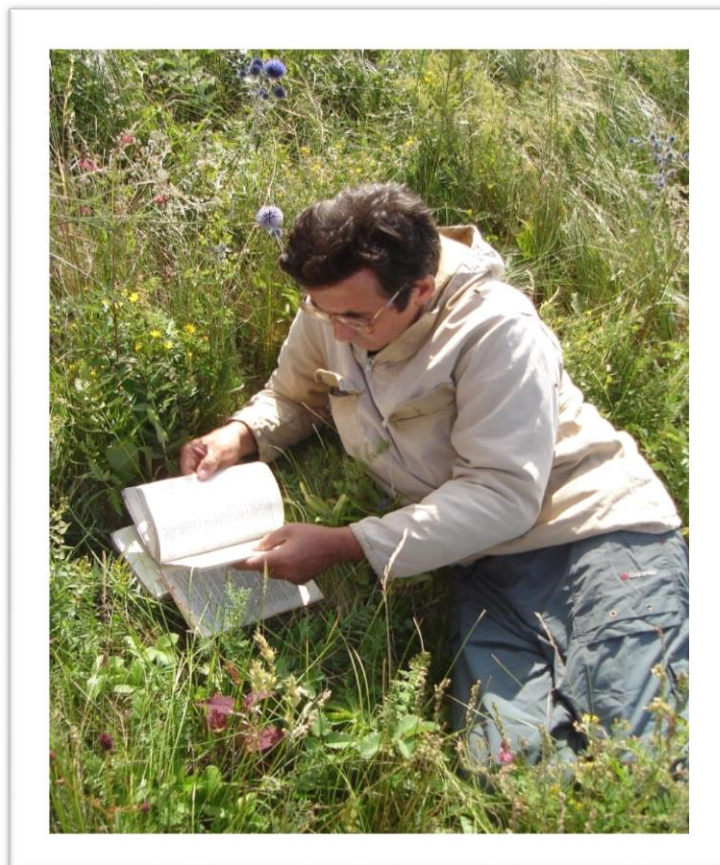
Приготовление пищи в экспедиции (2005 г.)

Cooking food on an expedition (2005)



Определение растений в полевых условиях (2006 г.)

Identifying plants in the field (2006)



На заготовке корней аконита в Челябинской области.
Справа – М.Р. Ахметова (Лугманова) (2007г.)

During the harvesting of aconite roots in Chelyabinsk
Region. On the right – M.R. Akhmetova (Lugmanova)
(2007)



С сотрудниками и аспирантками. Слева направо:
Е.А. Уралова, Н.И. Федоров, М.Р. Ахметова
(Лугманова), Л.С. Абдульменова (2007 г.)

With colleagues and female graduate students. From
left to right: E.A. Uralova, N.I. Fedorov, M.R. Akhmetova
(Lugmanova), L.S. Abdulmenova (2007)



С другом и коллегой Ю.А. Янбаевым (2008 г.)

With friend and colleague Yu.A. Yanbaev (2008)



С супругой О.И. Михайленко во время исследований в заповеднике «Оренбургский» (2016 г.)

With his wife O.I. Mikhaylenko during research in the Orenburg Nature Reserve (2016)



На XIV Съезде Русского ботанического общества в Дагестане (2018 г.)

At the XIV Congress of the Russian Botanical Society in Dagestan (2018)



На защите докторской диссертации С.Н. Жигуновой. Слева направо: Г.С. Розенберг, А.Л. Буданцев, С.Н. Жигунова, Н.И. Федоров, Т.Л. Егошина (2019 г.).

At the defense of S.N. Zhigunova's doctoral dissertation. From left to right: G.S. Rozenberg, A.L. Budantsev, S.N. Zhigunova, N.I. Fedorov, T.L. Egoshina (2019)



На III Всероссийской конференции «Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии» в Иркутске (2022г.)

At the 3rd All-Russian Conference 'Problems of Studying and Preserving the Plant World of Eurasia' in Irkutsk (2022)



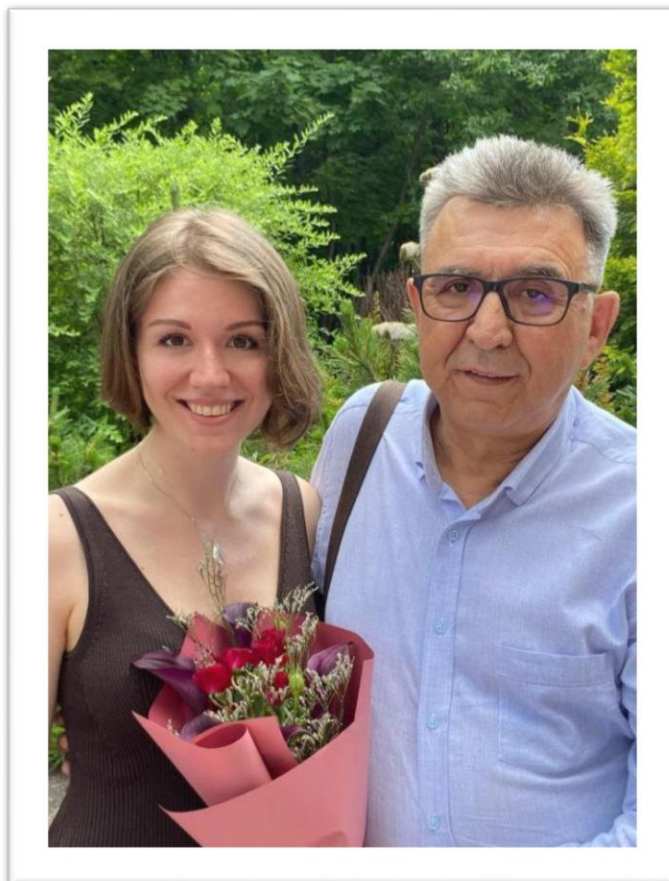
Измерение NDVI портативным датчиком на карбоновом полигоне (2022г.)

Measuring NDVI with a portable sensor at the carbon polygon (2022)



С дочерью Дарьей (2023 г.)

With his daughter Daria (2023)



Исследования на участке «Мишкино» Евразийского карбонового полигона. Слева направо: И.Г. Бикбаев, И.Р. Туктамышев, Н.И. Федоров (2024 г.)

Research at the 'Mishkino' site of the Eurasian Carbon Polygon. From left to right: I.G. Bikbaev, I.R. Tuktashev, N.I. Fedorov (2024)



Учет древостоя на пробной площади Евразийского карбонового полигона (2024г.)

Forest stand inventory on the sample plot of the Eurasian Carbon Polygon (2024)



На торжественном мероприятии, посвящённом 300-летию со дня образования РАН, Конгресс-холл «Торатау». Слева направо: Н.И. Федоров, П.С. Широких, Э.З. Баишева, С.Н. Жигунова, Д.Т. Габбасова, М.Р. Ахметова (2024 г.)

At the ceremonial event dedicated to the 300th anniversary of the founding of the Russian Academy of Sciences, Toratau Congress Hall. From left to right: N.I. Fedorov, P.S. Shirokikh, E.Z. Baisheva, S.N. Zhigunova, D.T. Gabbasova, M.R. Akhmetova (2024)



СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бахтиярова Р.М., Габитова Д.М., Галеев Э.И., Ганиев Р.М., Канчурин М.Н., Коновалов В.Ф., Кулагин А.Ю., Мухаметзянова К.Ф., Николенко А.Г., Редькина Н.Н. и др. (2000) Генетические аспекты сохранения биологического разнообразия. Издательство Башкирского государственного университета. Уфа: 108. EDN: [VMLYYR](#)
- Гулов Д.М. (2025) Функциональные признаки растений высокотравных и болотных субальпийских фитоценозов северо-западного Кавказа (Тебердинский национальный парк). Уфимский университет науки и технологий. Уфа: 193. [Диссертация на соискание степени кандидата биологических наук]
- Жигунова С.Н. (2019) Лекарственная флора Южного Урала: оценка ресурсного потенциала и основы неистощительного использования. Башкирский государственный университет. Уфа: 290. [Диссертация на соискание степени доктора биологических наук] EDN: [FPBRRU](#)
- Исангулова А.А. (2003) Популяционная структура и закономерности содержания лаппаконитина в корневищах растений *Aconitum lycoctonum* L. на Южном Урале. Башкирский государственный университет. Уфа: 149. [Диссертация на соискание степени кандидата биологических наук]
- Ишбирдина Л.М., Федоров Н.И. (2003) Кариологический анализ видов рода *Delphinium* (Ranunculaceae) на Южном Урале. *Ботанический журнал*. 88(8): 8–19. EDN: [OKCCZL](#)
- Канчурин М.Н. (2001) Фенотипическая и генотипическая характеристика комплекса *Delphinium Aggr. Elatum* L. на Южном Урале. Башкирский государственный университет. Уфа: 156. [Диссертация на соискание степени кандидата биологических наук] EDN: [ODOSVR](#)
- Кутуева А.Г. (2022) Анализ закономерностей современного распространения видов-реликтов плейстоценового комплекса на Южном Урале и возможного влияния на их распространение климатических изменений. Владимирский государственный университет. Владимир: 157. [Диссертация на соискание степени кандидата биологических наук] EDN: [JHURCK](#)
- Лугманова М.Р. (2007) Алкалоидоносные виды флоры Предуралья (выявление, эколого-ценотические закономерности распространения, перспективы ресурсного использования). Институт биологии УНЦ РАН. Уфа: 187. [Диссертация на соискание степени кандидата биологических наук] EDN: [NOYZOR](#)
- Мартыненко В.Б. (ред.) (2021) Красная книга Республики Башкортостан. Том 1: Растения и грибы (3 изд.). Студия онлайн. Москва: 392. EDN: [RTRDGI](#)
- Миркин Б.М. (ред.) (2011) Красная книга Республики Башкортостан. Том 1: Растения и грибы (2 изд.). МедиаПринт. Уфа: 384. EDN: [TGHMMD](#)
- Миркин Б.М., Горская Т.Г., Нуритдинов И.В., Федоров Н.И., Янтурин С.И. (1984а) Фитоценотические закономерности сеяных лугов. В: Щербаков Ю.В. (ред.) *Межвузовский сборник научных трудов. Рациональное использование и охрана лугов Урала*. Пермский сельскохозяйственный институт. Пермь: 58–67.
- Миркин Б.М., Горская Т.Г., Нуритдинов И.Ф., Фёдоров Н.И., Муст Н.М., Бурханшин Р.Р., Розенберг Г.С., Янтурин С.И. (1984б) Травосеяние и фитоценология. *Биологические науки*. (3): 5–15.
- Мухаметзянова К.Ф. (2000) Биологические особенности и распространение эндемика Южного Урала *Delphinium uralense* Nevski. Башкирский государственный университет. Уфа: 143. [Диссертация на соискание степени кандидата биологических наук]
- Самойлова Л.Ю. (2012) Характеристика популяционной структуры, содержания алкалоидов и возможность ресурсного использования видов *Thalictrum minus* L. и *Thalictrum simplex* L. на Южном Урале. Башкирский государственный университет. Уфа: 143. [Диссертация на соискание степени кандидата биологических наук]
- Туктамышев И.Р. (2025) Эколого-биологические аспекты формирования лесных экосистем на неиспользуемых пашнях Башкирского Предуралья. Оренбургский государственный университет. Оренбург: 149. [Диссертация на соискание степени кандидата биологических наук]
- Федоров Н.И. (1988) Влияние выпаса на нижние ярусы сосново-березовых лесов Южного Урала. МГУ им. М. В. Ломоносова. Москва: 190. [Диссертация на соискание степени кандидата биологических наук]
- Федоров Н.И. (2003) Род *Delphinium* L. на Южном Урале: экология, популяционная структура и биохимические особенности. Издательство «Гилем». Уфа: 149. EDN: [TIEXBJ](#)
- Федоров Н.И. (2006) *Aconitum* L. и *Delphinium* L. на Южном Урале: внутривидовая структура, закономерности содержания алкалоидов, оптимизация ресурсного использования. Уфимский Институт биологии РАН. Уфа: 272. [Диссертация на соискание степени доктора биологических наук]

- Федоров Н.И. (2012) Фенетический анализ популяций комплексов близкородственных видов рода *Delphinium* на Южном Урале. В: Миркин Б.М. (ред.) Современное состояние основных концепций науки о растительности. Издательство «Гилем». Уфа: 118–123. EDN: [VVSESH](#)
- Федоров Н.И., Жигунова С.Н., Михайленко О.И. (2013) Методологические основы оптимизации ресурсного использования лекарственной флоры Южного Урала. Наука. Москва: 212. EDN: [TIEXEB](#)
- Федоров Н.И., Ишбирдина Л.М., Янбаев Ю.А., Исангулова А.А. (1999) Закономерности генетической и морфологической изменчивости растений борца северного (*Aconitum septentrionale* Koelle) вдоль высотного градиента на горном массиве Ирмель. *Экология*. (4): 261–265. EDN: [VSDWLT](#)
- Федоров Н.И., Мартыянов Н.А. (1993) Особенности распространения и динамики ценопопуляций *Aconitum septentrionale* Koelle в растительных сообществах Башкирии. *Растительные ресурсы*. 29(3): 29–34. EDN: [VXPYPL](#)
- Федоров Н.И., Мартыянов Н.А., Никитина В.С., Ишбирдина Л.М. (1996) Содержание алкалоида лаппаконитина в подземной и надземной частях *Aconitum septentrionale* Koelle в растительных сообществах в Башкирии. *Растительные ресурсы*. 32(3): 96–101. EDN: [VLWONN](#)
- Федоров Н.И., Мелентьев А.И., Михайленко О.И., Гуркова Я.О., Жигунова С.Н., Абдрахимова Г.С., Шендель Г.В. (2015) Способ повышения содержания алкалоида лаппаконитина в заготовленных корневищах *Aconitum septentrionale* Koelle. Патент № RU 2569359 С1. EDN: [AKVUSA](#)
- Федоров Н.И., Мелентьев А.И., Михайленко О.И., Гуркова Я.О., Жигунова С.Н., Кузьмина Л.Ю., Абдрахимова Г.С., Шендель Г.В. (2016) Способ повышения содержания алкалоида лаппаконитина в заготовленных корневищах *Aconitum septentrionale* Koelle. Патент № RU 2580042 С2. EDN: [JVNRBN](#)
- Федоров Н.И., Мухаметзянова К.Ф. (2002) О фенотипическом разнообразии *Delphinium dictyocarpum* (Ranunculaceae) на Южном Урале. *Ботанический журнал*. 87(10): 85–90. EDN: [VSDWMD](#)
- Федоров Н.И., Мухаметзянова К.Ф., Сидорова Л.В. (2002) Суммарное содержание и сезонная динамика алкалоидов у *Delphinium dictyocarpum* DC. и *D. uralense* Nevski в разных эколого-ценотических условиях на Южном Урале. *Растительные ресурсы*. 38(3): 54–59. EDN: [VSDWMX](#)
- Федоров Н.И., Назирова З.М., Сайтов М.С., Хусаинов А.Ф. (1985a) Влияние выпаса на подрост и подлесок сосняков снытевых Южного Урала. В: *Фитоценология антропогенной растительности: межвузовский научный сборник*. Издательство Башкирского государственного университета. Уфа: 133–137.
- Федоров Н.И., Назирова З.М., Хазиахметов Р.М. (1985b) Статистический анализ закономерностей горизонтальной структуры выпасаемых сосняков-кисличников Южного Урала. В: Миркин Б.М. (ред.) *Антропогенные процессы растительности*. Издательство Башкирского филиала Академии наук СССР. Уфа: 135–142.
- Федоров Н.И., Старухин Ф.И., Мигранова И.Г., Исангулова А.А., Никитина В.С. (1997) Влияние механического повреждения растений *Aconitum septentrionale* Koelle на содержание в них дитерпенового алкалоида лаппаконитина. *Растительные ресурсы*. 33(3): 62–67. EDN: [VONRZH](#)
- Федоров Н.И., Хазиев Ф.Х., Габбасова И.М., Сулейманов Р.Р., Жигунова С.Н., Лугманова М.Р., Михайленко О.И., Гарипов Т.Т. (2009) Биологические ресурсы Южного Урала: фундаментальные основы рационального использования. Издательство «Гилем». Уфа: 256. EDN: [TITSL](#)
- Хайритдинова Э.Д., Цырлина Е.М., Спирихин Л.В., Федоров Н.И., Ефремов Ю.Я., Юнусов М.С. (2003) 16-Деметоксиметилликаконитин-новый нордитерпеновый алкалоид из корней растения *Delphinium siveatum*. *Известия Академии наук. Серия химическая*. (9): 1968–1970. EDN: [VXSMFZ](#)
- Цыпышева И.П., Галкин Е.Г., Ковальская А.В., Петрова П.Р., Байкова И.П., Оршанская Я.Р., Федорова В.А., Федоров Н.И., Галин Ф.З., Зарубаев В.В. (2017) Противовирусная активность суммы алкалоидов *Genista tinctoria* и ее отдельных фракций в отношении вируса гриппа А (H1N1) pdm09. *Химия растительного сырья*. (3): 71–76. <https://doi.org/10.14258/jcprm.2017031726> EDN: [ZFLNVT](#)
- Цыпышева И.П., Федоров Н.И., Оршанская Я.Р., Федорова В.А., Зарубаев В.В. (2016) Активность *Chamaecytisus ruthenicus* (Fabaceae) в отношении вируса гриппа А (H1N1). *Химия растительного сырья*. (2): 153–156. <https://doi.org/10.14258/jcprm.2016021118> EDN: [WKTZCL](#)
- Широких П.С., Федоров Н.И., Жигунова С.Н., Бикбаев И.Г., Туктамышев И.Р., Баишева Э.З., Гулов Д.М., Гимазетдинов В.Д., Габбасова Д.Т., Шендель Г.В. и др. (2025) Закономерности лесовосстановления и оценка запасов углерода на залежных землях в широколиственно-лесной зоне Республики Башкортостан. В: Гулев С.К., Ольчев А.В. (ред.) *Карбоновые полигоны: мониторинг, геоинформационные системы, секвестрационные технологии*. Научный мир. Москва: 303–317.
- Fedorov N., Bikbaev I., Shirokikh P., Zhigunova S., Tuktamyshev I., Mikhaylenko O., Martynenko V., Kulagin A., Giniyatullin R., Urazgildin R. и др. (2023a) Estimation of Carbon Stocks of Birch Forests on Abandoned Arable Lands in the Cis-Ural Using Unmanned Aerial Vehicle-Mounted LiDAR Camera. *Forests*. 14(12): 2392. <https://doi.org/10.3390/f14122392> EDN: [EVLWDX](#)

- Fedorov N., Kutueva A., Muldashev A., Verkhosina A., Lashchinskiy N., Martynenko V. (2022a) Analysis of the Potential Range of *Anticlea sibirica* L. (Kunth) and Its Changes under Moderate Climate Change in the 21st Century. *Plants*. **11**(23): 3270. <https://doi.org/10.3390/plants11233270> EDN: UYDDVS
- Fedorov N., Muldashev A., Mikhaylenko O., Zhigunova S., Baisheva E., Shirokikh P., Bikbaev I., Martynenko V. (2024a) Forecast the Habitat Sustainability of *Schoenus ferrugineus* L. (Cyperaceae) in the Southern Urals under Climate Change. *Plants*. **13**(11): 1563. <https://doi.org/10.3390/plants13111563> EDN: DVVJGF
- Fedorov N., Shirokikh P., Baisheva E., Zhigunova S., Muldashev A., Tuktamyshev I., Bikbaev I., Martynenko V., Naumova L. (2025a) Vegetation dynamics, productivity, and carbon stock in plant matter in the drained Berkazan-Kamysh peatland (Bashkir Cis-Urals) after rewetting. *Land*. **14**(9): 1729. <https://doi.org/10.3390/land14091729> EDN: JSUZSG
- Fedorov N., Shirokikh P., Zhigunova S., Baisheva E., Tuktamyshev I., Bikbaev I., Komissarov M., Zaitsev G., Giniyatullin R., Gabbasova I. et al. (2023b) Dynamics of Biomass and Carbon Stocks during Reforestation on Abandoned Agricultural Lands in Southern Ural Region. *Agriculture*. **13**(7): 1427. <https://doi.org/10.3390/agriculture13071427> EDN: PMJILG
- Fedorov N., Shirokikh P., Zhigunova S., Baisheva E., Komissarov M., Muldashev A., Gabbasova D., Akhmetova M., Tuktamyshev I., Bikbaev I. et al. (2025b) Productivity, carbon sequestration and species diversity in virgin and secondary meadow steppes of the Bashkir Cis-Urals. *Scientific Reports*. **15**(1): 17268. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-02493-y> EDN: XUZIKW
- Fedorov N., Tuktamyshev I., Bikbaev I., Shirokikh P., Zhigunova S., Baisheva E., Martynenko V. (2024b) Spatiotemporal dynamics of *Betula pendula* crown cover on abandoned arable land in a broad-leaved forest zone of Bashkir Cis-Ural. *Forests*. **15**(1): 34. <https://doi.org/10.3390/f15010034> EDN: YONCWZ
- Fedorov N., Zhigunova S., Shirokikh P., Baisheva E., Martynenko V. (2023c) Analysis of the Potential Range of Mountain Pine-Broadleaf Ecotone Forests and Its Changes under Moderate and Strong Climate Change in the 21st Century. *Plants*. **12**(21): 3698. <https://doi.org/10.3390/plants12213698> EDN: EJVYXI
- Fedorov N.I., Zhigunova S.N., Martynenko V.B., Mikhaylenko O.I. (2022b) Seasonal development of tree species in urban and peri-urban forests in drought. *Applied Ecology and Environmental Research*. **20**(5): 4409–4427. https://doi.org/10.15666/aeer/2005_44094427 EDN: CMABOC
- Gabbasov T.M., Tsyrlina E.M., Spirikhin L. V., Fedorov N.I., Yunusov M.S. (2008a) 6-Oxocorumdaphine and 18-methoxyeladine, new norditerpene alkaloids from the aerial part of *Delphinium uralense*. *Chemistry of Natural Compounds*. **44**(6): 745–748. <https://doi.org/10.1007/s10600-009-9184-6> EDN: LLJFMB
- Gabbasov T.M., Tsyrlina E.M., Spirikhin L. V., Fedorov N.I., Yunusov M.S. (2008b) Uraphine, a new norditerpene alkaloid from the aerial part of *Delphinium uralense*. *Chemistry of Natural Compounds*. **44**(4): 472–474. <https://doi.org/10.1007/s10600-008-9099-7> EDN: LLOHYH
- Khairitdinova E.D., Tsyrlina E.M., Spirikhin L. V., Fedorov N.I., Yunusov M.S. (2005a) Norditerpene alkaloids from *Delphinium cuneatum*. *Chemistry of Natural Compounds*. **41**(5): 572–574. <https://doi.org/10.1007/s10600-005-0209-5> EDN: LIWFUD
- Khairitdinova E.D., Tsyrlina E.M., Spirikhin L. V., Fedorov N.I., Yunusov M.S. (2005b) Alpine, a new norditerpene alkaloid from *Delphinium alpinum*. *Chemistry of Natural Compounds*. **41**(5): 575–577. <https://doi.org/10.1007/s10600-005-0210-z> EDN: LIWFTJ
- Tsypysheva I.P., Galkin E.G., Baikova I.P., Fedorov N.I., Petrova P.R., Orshanskaya Ya.R., Fedorova V.A., Zarubae V. V. (2015) Activity of *Thermopsis schischkinii* alkaloids against influenza A(H1N1)pdm09 virus. *Chemistry of Natural Compounds*. **51**(5): 1003–1005. <https://doi.org/10.1007/s10600-015-1479-1> EDN: WRFHOH
- Yunusova S.G., Erastov A.S., Fedorov N.I., Sapozhnikova T.A., Khisamutdinova R.Yu., Yunusov M.S. (2025) Lipids from the aerial part of *Pulmonaria obscura* and their antioxidant activity. *Chemistry of Natural Compounds*. **61**(6): 1067–1072. <https://doi.org/10.1007/s10600-025-04828-7> EDN: PMTYAS
- Yunusova S.G., Erastov A.S., Fedorov N.I., Yunusov M.S. (2024) Lipids from roots of *Pulmonaria obscura*. *Chemistry of Natural Compounds*. **60**(6): 1130–1132. <https://doi.org/10.1007/s10600-024-04535-9> EDN: KEYKFO
- Yunusova S.G., Khatmulina L.I., Fedorov N.I., Ermolaeva N.A., Galkin E.G., Yunusov M.S. (2012) Polyunsaturated fatty acids from several plant species of the family Boraginaceae. *Chemistry of Natural Compounds*. **48**(3): 361–366. <https://doi.org/10.1007/s10600-012-0252-y> EDN: QDRSRT
- Yunusova S.G., Yunusov M.S., Fedorov N.I. (2018) Seed lipids from *Pulmonaria obscura*. *Chemistry of Natural Compounds*. **54**(4): 634–637. <https://doi.org/10.1007/s10600-018-2434-8> EDN: YCDVOH
- Yunusova S.G., Yunusov M.S., Fedorov N.I. (2022) Lipids from roots of *Onosma simplicissima*. *Chemistry of Natural Compounds*. **58**(4): 732–734. <https://doi.org/10.1007/s10600-022-03779-7> EDN: VURUEA

REFERENCES

- Bakhtiyarova R.M., Gabitova D.M., Galeev E.I., Ganiev R.M., Kanchurin M.N., Konovalov V.F., Kulagin A.Yu., Mukhametzyanova K.F., Nikolenko A.G., Redkina N.N. *et al.* (2000) Genetic aspects of biodiversity conservation [Geneticheskie aspekty sokhraneniya biologicheskogo raznoobraziya]. Bashkir State University Publishing. Ufa: 108. EDN: [VMLYYR](#) (in Russian)
- Gulov D.M. (2025) Functional traits of plants of tall-grass and bog subalpine phytocenoses of the northwestern Caucasus (Teberda National Park) [Funktsionalnye priznaki rasteniy vysokotravnykh i bolotnykh subalpiyskikh fitotsenozov severo-zapadnogo Kavkaza (Teberdinskiy natsionalnyy park)]. Ufa University of Science and Technology. Ufa: 193. [Dissertation for the Degree of Candidate of Biological Sciences] (in Russian)
- Zhigunova S.N. (2019) Medicinal flora of the Southern Urals: assessment of resource potential and principles of sustainable use [Lekarstvennaya flora Yuzhnogo Urala: otsenka resursnogo potentsiala i osnovy neistoshchitel'nogo ispolzovaniya]. Bashkir State University. Ufa: 290. [Dissertation for the Degree of Doctor of Biological Sciences] EDN: [FPBRRU](#) (in Russian)
- Isangulova A.A. (2003) Population structure and patterns of lappaconitine content in rhizomes of *Aconitum lycoctonum* L. in the Southern Urals [Populyatsionnaya struktura i zakonomernosti sodержaniya lappakonitina v kornevishchakh rasteniy *Aconitum lycoctonum* L. na Yuzhnom Urale]. Bashkir State University. Ufa: 149. [Dissertation for the Degree of Candidate of Biological Sciences] (in Russian)
- Ishbirdina L.M., Fedorov N.I. (2003) Karyologic analysis of *Delphinium* (Ranunculaceae) species in the Southern Urals. *Botanical Journal*. **88**(8): 8–19. EDN: [OKCCZL](#) (in Russian)
- Kanchurin M.N. (2001) Phenotypic and genotypic characteristics of the *Delphinium aggr. elatum* L. complex in the Southern Urals [Fenotipicheskaya i genotipicheskaya kharakteristika kompleksa *Delphinium aggr. elatum* L. na Yuzhnom Urale]. Bashkir State University. Ufa: 156. [Dissertation for the Degree of Candidate of Biological Sciences] EDN: [ODOSVR](#) (in Russian)
- Kutueva A.G. (2022) Analysis of patterns of modern distribution of relict species of the Pleistocene complex in the Southern Urals and the possible influence of climate change on their distribution [Analiz zakonomernostey sovremennogo rasprostraneniya vidov-reliktoy pleystotsenovogo kompleksa na Yuzhnom Urale i vozmozhnogo vliyaniya na ikh rasprostranenie klimaticheskikh izmeneniy]. Vladimir State University. Vladimir: 157. [Dissertation for the Degree of Candidate of Biological Sciences] EDN: [JHURCK](#) (in Russian)
- Lugmanova M.R. (2007) Alkaloid-bearing species of the flora of the Cis-Urals (identification, ecological and cenotic patterns of distribution, prospects for resource use) [Alkaloidonosnye vidy flory Preduralya (vyyavlenie, ekologo-tsenoticheskie zakonomernosti rasprostraneniya, perspektivy resursnogo ispolzovaniya)]. Institute of Biology, Ufa Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences. Ufa: 187. [Dissertation for the Degree of Candidate of Biological Sciences] EDN: [NOYZOR](#) (in Russian)
- Martynenko V.B. (ed.) (2021) Red Data Book of the Republic of Bashkortostan. Volume 1: Plants and fungi [Krasnaya kniga Respubliki Bashkortostan. Tom 1: Rasteniya i griby]. 3rd ed. Studiya Onlayn Publishing. Moscow: 392. EDN: [RTRDGI](#) (in Russian)
- Mirkin B.M. (ed.) (2011) Red Data Book of the Republic of Bashkortostan. Volume 1: Plants and fungi [Krasnaya kniga Respubliki Bashkortostan. Tom 1: Rasteniya i griby]. 2nd ed. MediaPrint Publishing. Ufa: 384. EDN: [TGHMMD](#) (in Russian)
- Mirkin B.M., Gorskaya T.G., Nuritdinov I.V., Fedorov N.I., Yanturin S.I. (1984a) Phytocenotic patterns of sown meadows [Fitotsenoticheskie zakonomernosti seyanykh lugov]. In: *Shcherbakov Yu.V. (ed.) Interuniversity collection of scientific papers. Rational use and protection of meadows of the Urals [Mezhvuzovskiy sbornik nauchnykh trudov. Ratsionalnoe ispolzovanie i okhrana lugov Urala]*. Perm Agricultural Institute. Perm: 58–67. (in Russian)
- Mirkin B.M., Gorskaya T.G., Nuritdinov I.F., Fedorov N.I., Must N.M., Burkhanchin R.R., Rozenberg G.S., Yanturin S.I. (1984b) Grass sowing and phytocenology [Travoseyanie i fitotsenologiya]. *Biological Sciences [Biologicheskije nauki]*. (3): 5–15. (in Russian)
- Mukhametzyanova K.F. (2000) Biological features and distribution of the Southern Ural endemic *Delphinium uralense* Nevski [Biologicheskie osobennosti i rasprostranenie endemika Yuzhnogo Urala *Delphinium uralense* Nevski]. Bashkir State University. Ufa: 143. [Dissertation for the Degree of Candidate of Biological Sciences] (in Russian)
- Samoylova L.Yu. (2012) Characteristics of the population structure, alkaloid content and resource use potential of *Thalictrum minus* L. and *Thalictrum simplex* L. in the Southern Urals [Kharakteristika populyatsionnoy struktury, sodержaniya alkaloidov i vozmozhnost resursnogo ispolzovaniya

- vidov *Thalictrum minus* L. i *Thalictrum simplex* L. na Yuzhnom Urale]. Bashkir State University. Ufa: 143. [Dissertation for the Degree of Candidate of Biological Sciences] (in Russian)
- Tuktamyshev I.R. (2025) Ecological and biological aspects of the formation of forest ecosystems on abandoned arable lands of the Bashkir Cis-Urals [Ekologo-biologicheskie aspekty formirovaniya lesnykh ekosistem na neispolzuemykh pashnyakh Bashkirskogo Preduralya]. Orenburg State University. Orenburg: 149. [Dissertation for the Degree of Candidate of Biological Sciences] (in Russian)
- Fedorov N.I. (1988) Influence of grazing on the lower layers of pine-birch forests of the Southern Urals [Vliyaniye vypasa na nizhnie yarusy sosnovo-berezovykh lesov Yuzhnogo Urala]. Lomonosov Moscow State University. Moscow: 190. [Dissertation for the Degree of Candidate of Biological Sciences] (in Russian)
- Fedorov N.I. (2003) The genus *Delphinium* L. in the Southern Urals: ecology, population structure and biochemical features [Rod *Delphinium* L. na Yuzhnom Urale: ekologiya, populyatsionnaya struktura i biokhimicheskie osobennosti]. Gilem Publishing. Ufa: 149. EDN: [TIEXBJ](#) (in Russian)
- Fedorov N.I. (2006) *Aconitum* L. and *Delphinium* L. in the Southern Urals: intraspecific structure, patterns of alkaloid content, optimization of resource use [*Aconitum* L. i *Delphinium* L. na Yuzhnom Urale: vnutrividovaya struktura, zakonomernosti sodержaniya alkaloidov, optimizatsiya resursnogo ispolzovaniya]. Ufa Institute of Biology of the Russian Academy of Sciences. Ufa: 272. [Dissertation for the Degree of Doctor of Biological Sciences] (in Russian)
- Fedorov N.I. (2012) Phenetic analysis of populations of complexes of closely related species of the genus *Delphinium* in the Southern Urals [Fenicheskiy analiz populyatsiy kompleksov blizkorodstvennykh vidov roda *Delphinium* na Yuzhnom Urale]. In: Mirkin B.M. (ed.) *Current state of the basic concepts of vegetation science [Sovremennoe sostoyaniye osnovnykh kontseptsiy nauki o rastitelnosti]*. Gilem Publishing. Ufa: 118–123. EDN: [VYSESH](#) (in Russian)
- Fedorov N.I., Zhigunova S.N., Mikhaylenko O.I. (2013) Methodological foundations of optimization resource use of officinal flora in the South Urals. Nauka Publishing. Moscow: 212. EDN: [TIEXEB](#) (in Russian)
- Fedorov N.I., Ishbirdina L.M., Isangulova A.A., Yanbaev Yu.A. (1999) Trends in genetic and morphological variation of monkshood (*Aconitum septentrionale* Koelle) plants along the altitudinal gradient in the Iremel' mountain range. *Russian Journal of Ecology*. (4): 261–265. EDN: [VSDWLT](#) (in Russian)
- Fedorov N.I., Martyanov N.A. (1993) Features of distribution and dynamics of coenopopulations of *Aconitum septentrionale* Koelle in plant communities of Bashkiria [Osobennosti rasprostraneniya i dinamiki tsenopopulyatsiy *Aconitum septentrionale* Koelle v rastitelnykh soobshchestvakh Bashkirii]. *Vegetation Resources*. 29(3): 29–34. EDN: [VXPYPL](#) (in Russian)
- Fedorov N.I., Martyanov N.A., Nikitina V.S., Ishbirdina L.M. (1996) Content of the alkaloid lappaconitine in the underground and aboveground parts of *Aconitum septentrionale* Koelle in plant communities of Bashkiria [Soderzhanie alkaloida lappakonitina v podzemnoy i nadzemnoy chastyakh *Aconitum septentrionale* Koelle v rastitelnykh soobshchestvakh v Bashkirii]. *Vegetation Resources*. 32(3): 96–101. EDN: [VLWONN](#) (in Russian)
- Fedorov N.I., Melent'ev A.I., Mikhajlenko O.I., Gurkova Ja.O., Zhigunova S.N., Abdrakhimova G.S., Shendel' G.V. (2015) Method for increasing alkaloid lappaconitine in prepared rhizomes of *Aconitum septentrionale* Koelle. Patent № RU 2569359 C1. EDN: [AKVUSA](#) (in Russian)
- Fedorov N.I., Melentev A.I., Mikhajlenko O.I., Gurkova Ja.O., Zhigunova S.N., Kuzmina L.Ju., Abdrakhimova G.S., SHendel G.V. (2016) Method of increasing content of alkaloid lappaconitine in prepared rhizomes of *Aconitum septentrionale* Koelle. Patent № RU 2580042 C2. EDN: [JVNRBN](#) (in Russian)
- Fedorov N.I., Mukhametzyanova K.F. (2002) On the phenotypic variety of *Delphinium dictyocarpum* (Ranunculaceae) on the Southern Urals. *Botanical Journal*. 87(10): 85–90. EDN: [VSDWMD](#) (in Russian)
- Fedorov N.I., Mukhametzyanova K.F., Sidorova L.V. (2002) Total content and seasonal dynamics of alkaloids in *Delphinium dictyocarpum* DC. and *D. uralense* Nevski in different ecological coenotic conditions on Southern Ural. *Vegetation Resources*. 38(3): 54–59. EDN: [VSDWMX](#) (in Russian)
- Fedorov N.I., Nazirova Z.M., Saitov M.S., Khusainov A.F. (1985a) Influence of grazing on undergrowth and understory of herb-rich pine forests of the Southern Urals [Vliyaniye vypasa na podrost i podlesok sosnyakov snytevykh Yuzhnogo Urala]. In: *Phytocenology of anthropogenic vegetation: interuniversity scientific collection [Fitotsenologiya antropogennoy rastitelnosti: mezhvuzovskiy nauchnyy sbornik]*. Bashkir State University Publishing. Ufa: 133–137. (in Russian)
- Fedorov N.I., Nazirova Z.M., Khaziakhmetov R.M. (1985b) Statistical analysis of patterns of horizontal structure of grazed oxalis pine forests of the Southern Urals [Statisticheskiy analiz zakonomernostey gorizontальной struktury vypasaemykh sosnyakov-kislichnikov Yuzhnogo Urala]. In: Mirkin B.M. (ed.) *Anthropogenic processes of vegetation [Antropogennyye protsessy*

- rastitelnosti*. Bashkir Branch of the USSR Academy of Sciences Publishing. Ufa: 135–142. (in Russian)
- Fedorov N.I., Starukhin F.I., Migranova I.G., Isangulova A.A., Nikitina V.S. (1997) Influence of mechanical damage of plants of *Aconitum septentrionale* Koelle on the contents of diterpene alkaloid lappakonitin in them. *Vegetation Resources*. **33**(3): 62–67. EDN: [VQNRZH](#) (in Russian)
- Fedorov N.I., Khaziev F.K., Gabbasova I.M., Suleimanov R.R., Zhigunova S.N., Lugmanova M.R., Mikhailenko O.I., Garipov T.T. (2009) Biological resources of the Southern Urals: fundamental basics of rational using. Gilem Publishing. Ufa: 256. EDN: [TITTSL](#) (in Russian)
- Khairitdinova E.D., Tsirlina E.M., Spirikhin L.V., Fedorov N.I., Efremov Yu.Ya., Yunusov M.S. (2003) 16-Demethoxymethyllycaconitine, a new norditerpenoid alkaloid from *Delphinium cuneatum*. *Russian Chemical Bulletin*. (9): 1968–1970. EDN: [YXSMFZ](#) (in Russian)
- Tsyppsheva I.P., Galkin E.G., Kovalskaia A.V., Petrova P.R., Baikova I.P., Orshanskaia Ia.R., Fedorova V.A., Fedorov N.I., Galin F.Z., Zarubaev V.V. (2017) Antiviral activity of the sum of alkaloids of *Genista tinctoria* and its separate fractions on the influenza virus A (H1N1) pdm09. *Chemistry of plant raw material*. (3): 71–76. <https://doi.org/10.14258/jcprm.2017031726> EDN: [ZFLNVT](#) (in Russian)
- Tsyppsheva I.P., Galkin E.G., Fedorov N.I., Orshanskaya Ya.P., Fedorova V.A., Zarubaev V.V. (2016) Activity of *Chamaecytisus ruthenicus* (Fabaceae) against influenza virus A (H1N1). *Chemistry of plant raw material*. (2): 153–156. <https://doi.org/10.14258/jcprm.2016021118> EDN: [WKTZCL](#) (in Russian)
- Shirokikh P.S., Fedorov N.I., Zhigunova S.N., Bikbaev I.G., Tuktamyshev I.R., Baisheva E.Z., Gulov D.M., Gimazetdinov V.D., Gabbasova D.T., Shendel G.V. et al. (2025) Patterns of reforestation and assessment of carbon stocks on abandoned lands in the broad-leaved forest zone of the Republic of Bashkortostan [Zakonomernosti lesovosstanovleniya i otsenka zapasov ugleroda na zalezhnnykh zemlyakh v shirokolistvenno-lesnoy zone Respubliki Bashkortostan]. In: Gulev S.K., Olchev A.V. (eds.) *Carbon polygons: monitoring, geographic information systems, sequestration technologies [Karbonovye poligony: monitoring, geoinformatsionnye sistemy, sekvestratsionnye tekhnologii]*. Nauchnyy Mir Publishing. Moscow: 303–317. (in Russian)
- Fedorov N., Bikbaev I., Shirokikh P., Zhigunova S., Tuktamyshev I., Mikhaylenko O., Martynenko V., Kulagin A., Giniyatullin R., Urazgildin R. u dr. (2023a) Estimation of Carbon Stocks of Birch Forests on Abandoned Arable Lands in the Cis-Ural Using Unmanned Aerial Vehicle-Mounted LiDAR Camera. *Forests*. **14**(12): 2392. <https://doi.org/10.3390/f14122392> EDN: [EVLWDX](#)
- Fedorov N., Kutueva A., Muldashev A., Verkhovina A., Lashchinskiy N., Martynenko V. (2022a) Analysis of the Potential Range of *Anticlea sibirica* L. (Kunth) and Its Changes under Moderate Climate Change in the 21st Century. *Plants*. **11**(23): 3270. <https://doi.org/10.3390/plants11233270> EDN: [UYDDVS](#)
- Fedorov N., Muldashev A., Mikhaylenko O., Zhigunova S., Baisheva E., Shirokikh P., Bikbaev I., Martynenko V. (2024a) Forecast the Habitat Sustainability of *Schoenus ferrugineus* L. (Cyperaceae) in the Southern Urals under Climate Change. *Plants*. **13**(11): 1563. <https://doi.org/10.3390/plants13111563> EDN: [DWWJGF](#)
- Fedorov N., Shirokikh P., Baisheva E., Zhigunova S., Muldashev A., Tuktamyshev I., Bikbaev I., Martynenko V., Naumova L. (2025a) Vegetation dynamics, productivity, and carbon stock in plant matter in the drained Berkazan-Kamysh peatland (Bashkir Cis-Urals) after rewetting. *Land*. **14**(9): 1729. <https://doi.org/10.3390/land14091729> EDN: [JSUZSG](#)
- Fedorov N., Shirokikh P., Zhigunova S., Baisheva E., Tuktamyshev I., Bikbaev I., Komissarov M., Zaitsev G., Giniyatullin R., Gabbasova I. et al. (2023b) Dynamics of Biomass and Carbon Stocks during Reforestation on Abandoned Agricultural Lands in Southern Ural Region. *Agriculture*. **13**(7): 1427. <https://doi.org/10.3390/agriculture13071427> EDN: [PMJILG](#)
- Fedorov N., Shirokikh P., Zhigunova S., Baisheva E., Komissarov M., Muldashev A., Gabbasova D., Akhmetova M., Tuktamyshev I., Bikbaev I. et al. (2025b) Productivity, carbon sequestration and species diversity in virgin and secondary meadow steppes of the Bashkir Cis-Urals. *Scientific Reports*. **15**(1): 17268. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-02493-y> EDN: [XUZJKW](#)
- Fedorov N., Tuktamyshev I., Bikbaev I., Shirokikh P., Zhigunova S., Baisheva E., Martynenko V. (2024b) Spatiotemporal dynamics of *Betula pendula* crown cover on abandoned arable land in a broad-leaved forest zone of Bashkir Cis-Ural. *Forests*. **15**(1): 34. <https://doi.org/10.3390/f15010034> EDN: [YONCWZ](#)
- Fedorov N., Zhigunova S., Shirokikh P., Baisheva E., Martynenko V. (2023c) Analysis of the Potential Range of Mountain Pine-Broadleaf Ecotone Forests and Its Changes under Moderate and Strong Climate Change in the 21st Century. *Plants*. **12**(21): 3698. <https://doi.org/10.3390/plants12213698> EDN: [EJVYXJ](#)

- Fedorov N.I., Zhigunova S.N., Martynenko V.B., Mikhaylenko O.I. (2022b) Seasonal development of tree species in urban and peri-urban forests in drought. *Applied Ecology and Environmental Research*. **20**(5): 4409–4427. https://doi.org/10.15666/aeer/2005_44094427 EDN: CMABOC
- Gabbasov T.M., Tsyrlina E.M., Spirikhin L. V., Fedorov N.I., Yunusov M.S. (2008a) 6-Oxocorumdaphine and 18-methoxyeladine, new norditerpene alkaloids from the aerial part of *Delphinium uralense*. *Chemistry of Natural Compounds*. **44**(6): 745–748. <https://doi.org/10.1007/s10600-009-9184-6> EDN: LLJFMB
- Gabbasov T.M., Tsyrlina E.M., Spirikhin L. V., Fedorov N.I., Yunusov M.S. (2008b) Uraphine, a new norditerpene alkaloid from the aerial part of *Delphinium uralense*. *Chemistry of Natural Compounds*. **44**(4): 472–474. <https://doi.org/10.1007/s10600-008-9099-7> EDN: LLOHYH
- Khairitdinova E.D., Tsyrlina E.M., Spirikhin L. V., Fedorov N.I., Yunusov M.S. (2005a) Norditerpene alkaloids from *Delphinium cuneatum*. *Chemistry of Natural Compounds*. **41**(5): 572–574. <https://doi.org/10.1007/s10600-005-0209-5> EDN: LIWFUD
- Khairitdinova E.D., Tsyrlina E.M., Spirikhin L. V., Fedorov N.I., Yunusov M.S. (2005b) Alpine, a new norditerpene alkaloid from *Delphinium alpinum*. *Chemistry of Natural Compounds*. **41**(5): 575–577. <https://doi.org/10.1007/s10600-005-0210-z> EDN: LIWFTJ
- Tsyppsheva I.P., Galkin E.G., Baikova I.P., Fedorov N.I., Petrova P.R., Orshanskaya Ya.R., Fedorova V.A., Zarubaev V. V. (2015) Activity of *Thermopsis schischkinii* alkaloids against influenza A(H1N1)pdm09 virus. *Chemistry of Natural Compounds*. **51**(5): 1003–1005. <https://doi.org/10.1007/s10600-015-1479-1> EDN: WRFHOH
- Yunusova S.G., Erastov A.S., Fedorov N.I., Sapozhnikova T.A., Khisamutdinova R.Yu., Yunusov M.S. (2025) Lipids from the aerial part of *Pulmonaria obscura* and their antioxidant activity. *Chemistry of Natural Compounds*. **61**(6): 1067–1072. <https://doi.org/10.1007/s10600-025-04828-7> EDN: PMTYAS
- Yunusova S.G., Erastov A.S., Fedorov N.I., Yunusov M.S. (2024) Lipids from roots of *Pulmonaria obscura*. *Chemistry of Natural Compounds*. **60**(6): 1130–1132. <https://doi.org/10.1007/s10600-024-04535-9> EDN: KEYKFO
- Yunusova S.G., Khatmulina L.I., Fedorov N.I., Ermolaeva N.A., Galkin E.G., Yunusov M.S. (2012) Polyunsaturated fatty acids from several plant species of the family Boraginaceae. *Chemistry of Natural Compounds*. **48**(3): 361–366. <https://doi.org/10.1007/s10600-012-0252-y> EDN: QDRSRT
- Yunusova S.G., Yunusov M.S., Fedorov N.I. (2018) Seed lipids from *Pulmonaria obscura*. *Chemistry of Natural Compounds*. **54**(4): 634–637. <https://doi.org/10.1007/s10600-018-2434-8> EDN: YCDVOH
- Yunusova S.G., Yunusov M.S., Fedorov N.I. (2022) Lipids from roots of *Onosma simplicissima*. *Chemistry of Natural Compounds*. **58**(4): 732–734. <https://doi.org/10.1007/s10600-022-03779-7> EDN: VURUEA

Полный список трудов Николая Ивановича Федорова можно найти в репозитории, по ссылке <https://disk.yandex.ru/i/8hc3RKEI-H50Aq>

Цитировать как

Жигунова С.Н., Мартыненко В.Б., Широких П.С., Ахметова М.Р., Баишева Э.З. (2026). Памяти Николая Ивановича Федорова. *Экобиотех*. **9**(2): 276-301. DOI: <http://doi.org/10.31163/2618-964X/2026-22> EDN: <https://www.elibrary.ru/ugpfxs>

Cited as

Zhigunova S.N., Martynenko V.B., Shirokikh P.S., Akhmetova M.R., Baisheva E.Z. (2026) In memory of Nikolay Ivanovich Fedorov. *Ecobiotech*. **9**(2): 276-301. DOI: <http://doi.org/10.31163/2618-964X/2026-22> EDN: <https://www.elibrary.ru/ugpfxs>

Сведения об авторах

Жигунова Светлана Николаевна, д.б.н., Уфимский Институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН, Уфа, Россия. E-mail: zigusvet@yandex.ru, SPIN: 7759-5812, ORCID: 0000-0002-7129-8292, Scopus ID: 26536981800, WoS Research ID: J-6349-2018.

Information About the Authors

Svetlana N. Zhigunova, Doctor in Biological Sciences, Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russian Federation. E-mail: zigusvet@yandex.ru, AuthorID:169044, SPIN-код:7759-5812, ORCID: 0000-0002-7129-8292, Scopus Author ID: 26536981800, WoS Research ID: J-6349-2018

Мартыненко Василий Борисович, д.б.н., Уфимский Институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН, Уфа, Россия. E-mail: vb-mart@mail.ru, [SPIN: 8870-9854](https://orcid.org/0000-0002-9071-3789), [ORCID: 0000-0002-9071-3789](https://orcid.org/0000-0002-9071-3789), [Scopus ID: 36936584700](https://scopus.com/authid/detail.url?authorID=36936584700), [WoS Research ID: O-9784-2015](https://www.researcherid.com/rid/O-9784-2015).

Широких Павел Сергеевич, д.б.н., Уфимский Институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН, Уфа, Россия. E-mail: shirpa@mail.ru, [SPIN: 9527-0060](https://orcid.org/0000-0003-1864-4878), [ORCID: 0000-0003-1864-4878](https://orcid.org/0000-0003-1864-4878), [Scopus ID: 26536701600](https://scopus.com/authid/detail.url?authorID=26536701600), [WoS Research ID: S-3250-2017](https://www.researcherid.com/rid/S-3250-2017).

Ахметова Миляуша Ринатовна, к.б.н., Уфимский Институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН, Уфа, Россия. E-mail: mishaulya@yandex.ru, [SPIN: 4565-9929](https://orcid.org/0000-0002-7463-583X), [ORCID: 0000-0002-7463-583X](https://orcid.org/0000-0002-7463-583X), [Scopus ID: 59904270900](https://scopus.com/authid/detail.url?authorID=59904270900), [WoS Research ID: A-7062-2015](https://www.researcherid.com/rid/A-7062-2015).

Баишева Эльвира Закирьяновна, д.б.н., Уфимский Институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН, Уфа, Россия. E-mail: elvbai@mail.ru, [SPIN: 6500-1355](https://orcid.org/0000-0002-0002-012X), [ORCID: 0000-0002-0002-012X](https://orcid.org/0000-0002-0002-012X), [Scopus ID: 26535626600](https://scopus.com/authid/detail.url?authorID=26535626600), [WoS Research ID: I-5788-2015](https://www.researcherid.com/rid/I-5788-2015).

Vasyly B. Martynenko, Doctor in Biological Sciences, Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russian Federation. E-mail: vb-mart@mail.ru, [SPIN: 8870-9854](https://orcid.org/0000-0002-9071-3789), [ORCID: 0000-0002-9071-3789](https://orcid.org/0000-0002-9071-3789), [Scopus ID: 36936584700](https://scopus.com/authid/detail.url?authorID=36936584700), [WoS Research ID: O-9784-2015](https://www.researcherid.com/rid/O-9784-2015).

Pavel S. Shirokikh, Doctor in Biological Sciences, Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russian Federation. E-mail: shirpa@mail.ru, [SPIN: 9527-0060](https://orcid.org/0000-0003-1864-4878), [ORCID: 0000-0003-1864-4878](https://orcid.org/0000-0003-1864-4878), [Scopus ID: 26536701600](https://scopus.com/authid/detail.url?authorID=26536701600), [WoS Research ID: S-3250-2017](https://www.researcherid.com/rid/S-3250-2017).

Milyausha R. Akhmetova, PhD in Biological Sciences, Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russian Federation. E-mail: mishaulya@yandex.ru, [SPIN: 4565-9929](https://orcid.org/0000-0002-7463-583X), [ORCID: 0000-0002-7463-583X](https://orcid.org/0000-0002-7463-583X), [Scopus ID: 59904270900](https://scopus.com/authid/detail.url?authorID=59904270900), [WoS Research ID: A-7062-2015](https://www.researcherid.com/rid/A-7062-2015).

Elvira Z. Baisheva, Doctor in Biological Sciences, Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russian Federation. E-mail: elvbai@mail.ru, [SPIN: 6500-1355](https://orcid.org/0000-0002-0002-012X), [ORCID: 0000-0002-0002-012X](https://orcid.org/0000-0002-0002-012X), [Scopus ID: 26535626600](https://scopus.com/authid/detail.url?authorID=26535626600), [WoS Research ID: I-5788-2015](https://www.researcherid.com/rid/I-5788-2015).