

Научная статья

УДК 638.1:638.153.3:575.113.2:575.174
DOI: 10.36871/vet.san.hyg.ecol.202502013
EDN: KKNYZJ

ТЕРРИТОРИАЛЬНЫЕ И ВИДОВЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ГЕНОВАРСПЕЦИФИЧЕСКИХ КОМБИНАЦИЙ У ПЧЕЛ И ИХ ПАРАЗИТОВ

Николай Дмитриевич Шамаев¹, Эдуард Аркадьевич Шуралев², Малик Нилович Мукминов³

^{1,2,3} Казанский (Приволжский) федеральный университет,
Казань 420008, Республика Татарстан, Российская Федерация

^{1,2,3} Казанская государственная медицинская академия –
филиал ФГБОУ ДПО РМАНПО Минздрава России,
Казань 420012, Республика Татарстан, Российская Федерация

¹ Казанский государственный медицинский университет
Министерства здравоохранения Российской Федерации
Казань 420012, Республика Татарстан, Российская Федерация

² Казанская государственная академия ветеринарной медицины имени Н.Э. Баумана,
Казань 420029, Республика Татарстан, Российская Федерация

¹ nikolay1157@gmail.com, <http://orcid.org/0000-0002-0575-3760>

² eduard.shuralev@mail.ru, <http://orcid.org/0000-0003-0650-3090>

³ malik-bee@mail.ru, <http://orcid.org/0000-0002-5996-0271>

Аннотация. Различные генетические варианты (геновары) паразита и хозяина возникли и поддерживаются в одной и той же популяции в многочисленных системах из-за эволюционной динамики хозяина и паразита. Ключевые характеристики, определяемые геноварами обеих сторон: способность паразитов заражать, уязвимость геноваров хозяина, исход инфекций. Эти взаимодействия геноваров хозяина и паразита оказывают значительное влияние на экологическую и эволюционную динамику. В данной статье рассматривается распределение геноваров паразитов среди отдельных колоний в популяциях хозяев – социального насекомого медоносная пчела *Apis mellifera*. В ходе индикации паразитов в экзогенной ДНК на отдельных пасеках в 13 районах Республики Татарстан из 9 видов/родов (*Nosema apis*, *N. ceranae*, *Paenibacillus* spp., *Melissococcus* spp., *Lotmaria passim*, *Crithidia mellifica*, *Acarapis woodi*, *Varroa destructor*, *Tropilaelaps* sp.) были обнаружены только *N. apis*, *N. ceranae* и *V. destructor*. Несмотря на низкое разнообразие обнаруженных геноваров *N. apis*, *N. ceranae* и *V. destructor*, особи, инфицированные несколькими геноварами каждого паразита, присутствовали во всех колониях. Патогены в различных колониях с генетически разнообразными популяциями *A. mellifera* в большинстве случаев были генетически сходны друг с другом.

Ключевые слова: экзогенная ДНК, геновары паразита и хозяина, *Nosema apis*, *Nosema ceranae*, *Varroa destructor*, *Apis mellifera* sp.

Финансирование: работа выполнена за счет гранта Академии наук Республики Татарстан, предоставленного молодым кандидатам наук (постдокторантам) с целью защиты докторской диссертации, выполнения научно-исследовательских работ, а также выполнения трудовых функций в научных и образовательных организациях Республики Татарстан в рамках Государственной программы Республики Татарстан «Научно-технологическое развитие Республики Татарстан».

Для цитирования: Шамаев Н.Д., Шуралев Э.А., Мукминов М.Н. Территориальные и видовые закономерности геноварспецифических комбинаций у пчел и их паразитов // Российский журнал «Проблемы ветеринарной санитарии, гигиены и экологии». 2025. № 2 (54). С. 271–277.

DOI:10.36871/vet.san.hyg.ecol.202502013

EDN: KKNYZJ

Original article

TERRITORIAL AND SPECIES-SPECIFIC REGULARITIES OF GENOVAR-SPECIFIC COMBINATIONS IN THE HONEY BEE AND ITS PARASITES

Nikolai D. Shamaev¹, Eduard A. Shuralev², Malik N. Mukminov³

^{1,2,3} Kazan (Volga Region) Federal University,

Kazan 420008, Republic of Tatarstan, Russian Federation

^{1,2,3} Kazan State Medical Academy - Branch Campus of the FSBEI FPE RMACPE MOH Russia,

Kazan 420012, Republic of Tatarstan, Russian Federation

¹ Kazan State Medical University, Kazan 420012, Republic of Tatarstan, Russian Federation

² Kazan State Academy of Veterinary Medicine named after N.E. Bauman,

Kazan 420029, Republic of Tatarstan, Russian Federation

¹ nikolay1157@gmail.com, http://orcid.org/0000-0002-0575-3760

² eduard.shuralev@mail.ru, http://orcid.org/0000-0003-0650-3090

³ malik-bee@mail.ru, http://orcid.org/0000-0002-5996-0271

Abstract. Various host and parasite genetic variants (genovars) have arisen and are maintained in the same population in numerous systems due to host-parasite evolutionary dynamics. Key characteristics differ between genovars: both the ability of parasites to infect, the vulnerability of host genovars, and the outcome of infections are often determined by the genovars of both parties. These host-parasite interactions, on a genovar-by-genovar basis, have significant implications for ecological and evolutionary dynamics. This article examines the distribution of parasite genovars among individual colonies in host populations of the social insect honeybee *Apis mellifera*. During the parasite detection in exogenous DNA in individual apiaries in 13 study areas in the Republic of Tatarstan, only *N. apis*, *N. ceranae* and *V. destructor* were detected out of 9 species/genera (*Nosema apis*, *N. ceranae*, *Paenibacillus* spp., *Melissococcus* spp., *Lotmaria passim*, *Crithidia mellifica*, *Acarapis woodi*, *Varroa destructor*, *Tropilaelaps* sp.). Despite the low diversity of the detected genovars of *N. apis*, *N. ceranae* and *V. destructor*, individuals infected with several genovars of each parasite were present in all colonies. Pathogens in different colonies with genetically diverse *A. mellifera* populations were in most cases genetically similar to each other.

Keywords: exogenous DNA, parasite and host genovars, *Nosema apis*, *Nosema ceranae*, *Varroa destructor*, *Apis mellifera* sp.

Financial Support: the work was carried out at the expense of a grant from the Academy of Sciences of the Republic of Tatarstan, provided to young candidates of science (postdoctoral students) for the

purpose of defending a doctoral dissertation, carrying out research work, and also performing work functions in scientific and educational organizations of the Republic of Tatarstan within the framework of the State Program of the Republic of Tatarstan "Scientific and Technological Development of the Republic of Tatarstan".

For citation: Shamaev N.D., Shuralev Ed.A., Mukminov M.N. Territorial and species-specific regularities of genovar-specific combinations in the honey bee and its parasites // Russian Journal «Problems of Veterinary Sanitation, Hygiene and Ecology». 2025. № 2 (54). P. 271–277 (In Russ.). DOI: 10.36871/vet.san.hyg.ecol.202502013
EDN: KKNYZJ

Введение

Исход взаимодействия паразита (в том числе паразитического микроорганизма) и хозяина чаще всего приводит к значительному снижению численности колоний популяции хозяина – медоносной пчелы *Apis mellifera*. Хозяин может различаться чувствительностью к конкретным генетическим вариантам (геновары) паразита, и некоторые геновары паразита могут заражать только конкретные геновары хозяина. Эта специализация может быть результатом формирования геноваров, имеющих решающее значение для защиты паразита. Геновары хозяина и паразита могут влиять друг на друга, в том числе на вовлеченные в иммунный ответ гены, на вариации экспрессии генов и др. [1, 2]. Например, ген *pggrp-s1* способен связывать пептидогликан патогена и активировать профенолоксидазу. Внутриклеточная передача сигнала и запуск antimикробных иммунных реакций у насекомых опосредуются Toll-рецепторами (гены *toll*). Лизоцим (ген *lys-2*) гидролизует β-1,4-гликозидную связь муреин-пептидогликана патогенов. Ген *iap-2* регулирует пути обнаружения патогенов и индуцируют врожденную иммунную систему [3]. Необходимо изучать эти взаимодействия хозяина и паразита, так как они оказывают значительное влияние на экологическую и эволюционную динамику. Для этого важно иметь представление о наличии территориальных и видовых закономерностей геноварспецифических комбинаций у хозяина и его специфичных паразитов.

При ознакомлении с исследованиями паразитов медоносной пчелы можно выделить 9 основных популярных видов/родов. Индикацию паразитов удобно проводить по экзогенной ДНК (эДНК) [4], и уже имеются тесты на основе полимеразной цепной реакции (ПЦР), например селективная амплификация, для определения содержания в образцах меда *Paenibacillus* sp.

и *Melissococcus plutonius* [5, 6]. В зарубежных исследованиях ДНК двух микроспоридий *Nosema apis* и *N. ceranae* [7] была обнаружена в образцах меда с отдельных пасек. Два вида трипаносоматид, *Lotmaria passim* и *Crithidia mellifica* [8], являются другими паразитическими микроорганизмами, связанными с повышенной смертностью колоний в сочетании с другими проблемами со здоровьем и паразитами, и также обнаруживаются по эДНК. Трахейный клещ *Acarapis woodi*, эктопаразит клещ *Varroa destructor* и паразитические клещи, принадлежащие к роду *Tropilaelaps* [9], также обнаруживаются по эДНК.

Цель данного исследования – изучить территориальные и видовые закономерности геноварспецифических комбинаций у хозяина (*A. mellifera*) и его специфичных паразитов (9 видов/родов) с использованием эДНК на отдельных пасеках в 13 районах в Республике Татарстан.

Материалы и методы

Мы использовали данные вариантов последовательностей генов (геновары) разных подвидов медоносной пчелы (*A. m. mellifera*, *A. m. carnica*, *A. m. carpatica*, *A. m. caucasica*), связанных с запуском иммунной системы в ответ на внедрение паразитов (в том числе паразитических микроорганизмов).

Выделение экзогенной ДНК из образцов дебриса и меда проводили фенол-хлороформенным методом и использовали селективную ПЦР-амплификацию для обнаружения участков ДНК *Nosema* spp., *Paenibacillus* spp., *Melissococcus* spp., *Lotmaria* *passim*, *Crithidia* *mellifica*, *Acarapis* *woodi*, *Varroa* *destructor*, *Tropilaelaps* sp. Подробная методика выделения ДНК описана ранее [5]. Статистический анализ проводили с использованием программного обеспечения GraphPad Prism (v8.4.3). Переменные, использованные в ходе статистического анализа: (1) количество обнаруженного в эДНК

паразита и паразитического микроорганизма на колонию; (2) распространенность 9 видов/родов; и (3) уровень заражения паразитом и паразитическим микроорганизмом. Каждая переменная была проверена на нормальность с помощью теста Шапиро–Уилка. Нормализация распределения данных показана на графиках Q–Q. График Volcano был построен для геноваров, обнаруженных в эДНК паразитов и паразитических микроорганизмов. Число комбинаций геноваров хозяина и паразита нанесено на ось «х», а статистическая значимость ($p \leq 0,05$) – на ось «у». Пунктирные линии показывают кратные изменения в числе комбинаций геноваров (значения справа и слева от вертикальных

линий) и статистическую значимость (значения выше горизонтальной линии).

Результаты исследований и обсуждение

С использованием полученных данных селективной ПЦР был построен график Q–Q двух распределений вероятностей с использованием обнаруженных в экзогенной ДНК паразитов и паразитических микроорганизмов медоносной пчелы (рис. 1). Паразиты и паразитические микроорганизмы обозначены символами в правой части рисунка 1. Логарифмическое преобразование смогло нормализовать распределение данных, как показано на графиках Q–Q.

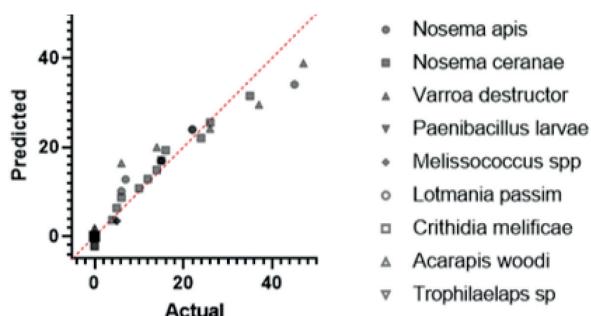


Рис. 1. График Q–Q двух распределений вероятностей с использованием обнаруженных в экзогенной ДНК патогенов медоносной пчелы

Fig. 1. Q–Q plot of two probability distributions using honeybee pathogens detected in exogenous DNA

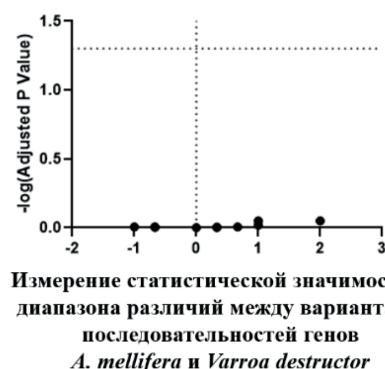
На обследованных пасеках были обнаружены только *Nosema* spp. и *V. destructor* и определены статистическая значимость и диапазон различий между геноварами данных паразитов и хозяина (рис. 2). Число комбинаций геноваров *Nosema* spp., *V. destructor* и *A. mellifera* не

имели статистической значимости (значения не доходят и не превышают горизонтальной линии), однако были зафиксированы изменения в количестве комбинаций геноваров *Nosema* spp. (значения справа и слева от вертикальных линий).



*Рис. 2. Измерение статистической значимости и диапазона различий между вариантами последовательностей генов *A. mellifera* и геноварами патогенов *Nosema* spp. (панель слева) и *V. destructor* (панель справа)*

*Fig. 2. Measurement of statistical significance and range of differences between *A. mellifera* gene sequence variants and *Nosema* spp. (left panel) and *V. destructor* (right panel)*



Варианты генов *pgrp-s1*, *toll*, *lys-2* и *iap-2* могут быть уникальными чертами перепончатокрылых, защищающими их от микроспоридиозов [3]. Мы рассчитали диапазон комбинаций между различными изолятами *A. mellifera* и гаплотипами

патогена *Nosema* spp. на отдельных пасеках в Республике Татарстан. Для набора данных *pgrp-s1*, *toll*, *lys-2* и *iap-2* у *A. mellifera* нами был построен диапазон вариантов последовательностей генов (рис. 3, левая панель).

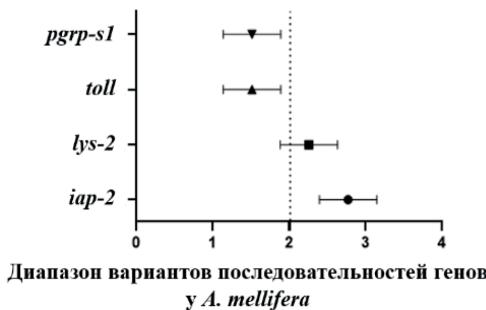


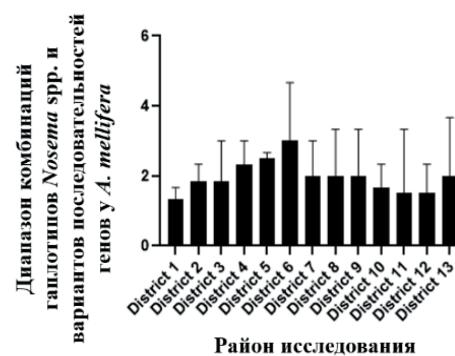
Рис. 3. Диапазоны вариантов последовательностей генов у *A. mellifera* (слева) и комбинаций гаплотипов *Nosema* spp. и вариантов последовательностей генов у *A. mellifera*

Fig. 3. Ranges of gene sequence variants in *A. mellifera* (left) and combinations of *Nosema* spp. haplotypes and gene sequence variants in *A. mellifera* in individual apiaries

Наименьший диапазон комбинаций гаплотипов *Nosema* spp. и вариантов последовательностей у *A. mellifera* был обнаружен в Альметьевском районе (District 1): 1.3 (-0.1-2.8) для *A. m. mellifera*, 1.7 (-0.2-2.8) для *A. m. carnica*, 1.3 (-0.1-2.8) для *A. m. carpatica*, и 1 для *A. m. caucasica*; наибольший диапазон – (Лайшевский район) (District 6): 4 (-0.3-8.3), 4.7 (-1.6-10.9), 1 и 2. Для набора данных по четырем генам *A. mellifera*: *ptp1*, *ptp2*, *ptp3*, *ptp4*, *ptp5*, *rpb1* и *sr22* у *N. ceranae*, а также *ptp1*, *ptp2*, *ptp3* и *rpb1* у *N. apis* нами был построен график диапазонов комбинаций между вариантами последовательностей генов у *A. mellifera* и гаплотипами *Nosema* spp. (рис. 3, правая панель).

Заключение

Исходя из полученных данных, наиболее часто встречающимися паразитами медоносной пчелы являются *N. apis*, *N. ceranae* и *V. destructor*. Самый большой диапазон генов хозяина и паразита зафиксирован в Лайшевском районе (территориальная закономерность) у подвида



A. m. carnica (видовая закономерность), что связано с большим количеством генов *N. ceranae* [10...12] в отличие от других районов.

В общем наборе данных по отдельным пасекам в 13 районах Республики Татарстан с использованием разных генов *A. mellifera*, для генов *N. apis*, *N. ceranae*, а также *V. destructor* генов специфичные подвиды медоносной пчелы отсутствуют. Нельзя исключить наличие альтернативного механизма работы врожденной иммунной системы хозяина, что может быть связано с необходимостью использовать другие гены для анализа, кроме *pgrp-s1*, *toll*, *lys-2* и *iap-2*.

Дальнейшее проведение испытаний по перекрестному заражению и оценке приспособленности патогенов в различных демах хозяев и патогенов (например, генотипах, популяциях и (или) видах) позволит выявить ключевые различия между генами обеих сторон: способность паразитов/паразитических микроорганизмов заражать, уязвимость генов хозяина и исход инфекций.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Lambrechts L. Dissecting the Genetic Architecture of Host–Pathogen Specificity // PLoS Pathogens. 2010. №. 6. doi: 10.1371/journal.ppat.1001019.
2. Edwards S., Naundrup A., Becher P.G., De Fine Licht H.H. Patterns of genotype-specific interactions in an obligate host-specific insect pathogenic fungus // Journal of Evolutionary Biology. 2024. doi: 10.1093/jeb/voae149.
3. Liu Y., Zhao X., Naeem M., An J. Crystal structure of peptidoglycan recognition protein SA in *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) // Protein Science. 2018. №. 27. P. 893–897.

4. Taberlet P., Coissac E., Hajibabaei M., Rieseberg L.H. Environmental DNA // Molecular Ecology. 2012. №. 21. C. 1789-1793.
5. Bakonyi T., Derakhshifar I., Grabensteiner E., Nowotny N. Development and evaluation of PCR assays for the detection of *Paenibacillus larvae* in honey samples: Comparison with isolation and biochemical characterization // Applied and Environmental Microbiology. 2003. №. 69. C. 1504-1510.
6. Шамаев Н.Д., Третьякова А.Б., Камбала Э.М. и др. Индикация и идентификация патогена *Melissococcus plutonius* с использованием экзогенной ДНК, выделенной из объектов ветеринарного надзора // Российский журнал «Проблемы ветеринарной санитарии, гигиены и экологии». 2025. №. 1 (53). С. 81-87. doi: 10.36871/vet.san.hyg.ecol.202501010.
7. Giersch T., Berg T., Galea F., Hornitzky M. *Nosema ceranae* infects honey bees (*Apis mellifera*) and contaminates honey in Australia // Apidologie. 2009. №. 40. C. 117-123.
8. Schwarz R.S., Bauchan G.R., Murphy C.A. et al. Characterization of two species of trypanosomatidae from the Honey Bee *Apis mellifera*: *Criithidia mellifica* Langridge and McGhee, and *Lotmaria passim* n. gen., n. sp. // Journal of Eukaryotic Microbiology. 2016. №. 139. C. 6-11.
9. Sammataro D., Gerson U., Needham G. Parasitic mites of honey bees: Life history, implications, and impact // Annual Review of Entomology. 2000. №. 45. C. 519-548.
10. Shamaev N.D., Shuralev E.A., Mukminov M.N. Current status of *Nosema* spp. infection cases in *Apis mellifera* in Eurasian countries and *Ptp3* gene haplotypes in the Republic of Tatarstan, Russia // Veterinary Research Communications. 2024. №. 48. C. 2691-2698.
11. Шамаев Н.Д., Шуралев Э.А., Мукминов М.Н. Распределение гаплотипов *Nosema apis* в условиях единичной пасеки Республики Татарстан // Вестник Рязанского государственного агротехнологического университета им. П.А. Костычева. 2024. №. 3. С. 92-101. doi: 10.36508/RSATU.2024.11.32.013.
12. Шамаев Н.Д., Камбала Э.М., Валиахметов Д.И. и др. Биоразнообразие геноваров *Nosema ceranae* в популяции *Apis mellifera* с гибридными признаками в условиях пасеки // Российский журнал «Проблемы ветеринарной санитарии, гигиены и экологии». 2024. № 4 (52). С. 597-605. doi: 10.36871/vet.san.hyg.ecol.202404016.

REFERENCES

1. Lambrechts L. Dissecting the Genetic Architecture of Host–Pathogen Specificity // PLoS Pathogens. 2010. №. 6. doi: 10.1371/journal.ppat.1001019.
2. Edwards S., Naundrup A., Becher P.G., De Fine Licht H.H. Patterns of genotype-specific interactions in an obligate host-specific insect pathogenic fungus // Journal of Evolutionary Biology. 2024. doi: 10.1093/jeb/voae149.
3. Liu Y., Zhao X., Naeem M., An J. Crystal structure of peptidoglycan recognition protein SA in *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) // Protein Science. 2018. №. 27. P. 893–897.
4. Taberlet P., Coissac E., Hajibabaei M., Rieseberg L.H. Environmental DNA // Molecular Ecology. 2012. №. 21. C. 1789-1793.
5. Bakonyi T., Derakhshifar I., Grabensteiner E., Nowotny N. Development and evaluation of PCR assays for the detection of *Paenibacillus larvae* in honey samples: Comparison with isolation and biochemical characterization // Applied and Environmental Microbiology. 2003. №. 69. C. 1504-1510.
6. SHamaev N.D., Tret'yakova A.B., Kambala E.M. i dr. Indikacziya i identifikacija patogena Melissococcus plutonius s ispol'zovaniem ekzogennoj DNK, vy'delennoj iz ob'ektov veterinarnogo nadzora // Rossijskij zhurnal «Problemy' veterinarnoj sanitarii, gigieny' i e'kologii». 2025. №. 1 (53). S. 81-87. doi: 10.36871/vet.san.hyg.ecol.202501010.
7. Giersch T., Berg T., Galea F., Hornitzky M. *Nosema ceranae* infects honey bees (*Apis mellifera*) and contaminates honey in Australia // Apidologie. 2009. №. 40. C. 117-123.
8. Schwarz R.S., Bauchan G.R., Murphy C.A. et al. Characterization of two species of trypanosomatidae from the Honey Bee *Apis mellifera*: *Criithidia mellifica* Langridge and McGhee, and *Lotmaria passim* n. gen., n. sp. // Journal of Eukaryotic Microbiology. 2016. №. 139. C. 6-11.
9. Sammataro D., Gerson U., Needham G. Parasitic mites of honey bees: Life history, implications, and impact // Annual Review of Entomology. 2000. №. 45. C. 519-548.
10. Shamaev N.D., Shuralev E.A., Mukminov M.N. Current status of *Nosema* spp. infection cases in *Apis mellifera* in Eurasian countries and *Ptp3* gene haplotypes in the Republic of Tatarstan, Russia // Veterinary Research Communications. 2024. №. 48. C. 2691-2698.
11. SHamaev N.D., SHuralev E.A., Mukminov M.N. Raspredelenie gaptotipov Nosema apis v usloviyakh edinichnoj paseki Respubliki Tatarstan // Vestnik Ryazanskogo gosudarstvennogo agrotekhnologicheskogo universiteta im. P.A. Kosty'cheva. 2024. №. 3. S. 92-101. doi: 10.36508/RSATU.2024.11.32.013.

12. SHamaev N.D., Kambale E.M., Valiakxmetov D.I. i dr. Bioraznoobrazie genovarov Nosema ceranae v populyacziy Apis mellifera s gibridnymi priznakami v usloviyakh paseki // Rossijskij zhurnal «Problemy' veterinarnoj sanitarii, gigiény i e'kologii». 2024. № 4 (52). S. 597-605. doi: 10.36871/vet.san.hyg.ecol.202404016.

Информация об авторах

Шамаев Н.Д. – канд. биол. наук, доцент кафедры прикладной экологии; лаборант-исследователь центральной научно-исследовательской лаборатории; старший преподаватель кафедры медицинской биологии и генетики; Шуралев Э.А. – канд. вет. наук, доцент кафедры прикладной экологии; старший научный сотрудник центральной научно-исследовательской лаборатории; старший научный сотрудник Казанской государственной академии ветеринарной медицины им. Н.Э. Баумана;
Мукминов М.Н. – д-р биол. наук, профессор кафедры прикладной экологии; старший научный сотрудник центральной научно-исследовательской лаборатории.

Information about the authors

Shamaev Nikolai D. – Cand. Biol. Sci., Assistant Professor of the Department of Applied Ecology; laboratory assistant of Central Research Laboratory; Senior Lecturer of the Department of Medical Biology and Genetics;
Shuralev Eduard A. – Cand. Vet. Sci., Assistant Professor of the Department of Applied Ecology; Senior researcher of the Central Research Laboratory; Senior researcher of the Kazan State Academy of Veterinary Medicine named after N.E. Bauman;
Mukminov Malik N. – Dr. Biol. Sci., Professor of the Department of Applied Ecology; senior Lecturer of the Central Research Laboratory.

Вклад авторов

Шамаев Н.Д. – определение цели и методов выполнения работы, организация и проведение экспериментов, анализ литературных источников и результатов экспериментов, введение, заключение;
Шуралев Э.А. – определение методов выполнения работы, анализ результатов экспериментов;
Мукминов М.Н. – определение методов выполнения работы, анализ результатов экспериментов.

Contribution of the authors

Shamaev N.D. – determination of the purpose and methods of performing the work, organization and participation in experiments, analysis of literary sources and of experimental results, introduction, conclusion;
Shuralev E.A. – determination of methods of performing the work, analysis of experimental results;
Mukminov M.N. – determination of methods of performing the work, analysis of experimental results.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

The authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 21.01.2025; одобрена после рецензирования 27.02.2025; принята к публикации 15.05.2025.

The article was submitted 21.01.2025; approved after reviewing 27.02.2025; accepted for publication 15.05.2025.