substances in medicinal plant materials and medicinal herbal preparations: OFS.1.5.3.0006.15: obshchaia farmakopeinaia stat'ia. V: Ministerstvo zdravookhraneniia Rossiiskoi Federatsii. Gosudarstvennaia farmakopeia Rossiiskoi Federatsii : v 3 t : vved s 1 ianv 2016 g. 13-e izd. Moskva, RF; 2015. T. 1. s. 370–5. (In Russ.)

17. Singleton VL, Orthofer R, Lamuela-Raventós RM. Analysis of total phenols and other oxidation substrates and antioxidants by means of Folin-Ciocalteu reagent. Methods Enzymol. 1999;299:152–78. doi: 10.1016/S0076-6879(99)99017-1

18. Harbatsevich HI, Komlach IA. Development and validation of a spectrophotometric method for the quantitative determination of the amount of triterpene and steroid compounds in tinder fungi. Zhurnal prikladnoi spektroskopii. 2026;93(1):78–85. (In Russ.)

19. Gong C, Xu M, Xu H, Li Y, Deng C, Jiang Y, et al. Chemical Constituents and Pharmacology of Fomes fomentarius: A Systematic Review. Records of Natural Products. 2025;19(4):488–517. doi: 10.25135/rnp.521.2503.3466

20. Gong C, Xu M, Xu H, Li Y, Deng C, Jiang Y, et al. Chemical Constituents and Pharmacology of Fomes fomentarius: A Systematic Review. Records of Natural Products. 2025;19(4):488–517. doi: 10.25135/rnp.521.2503.3466

21. Rašeta M, Kebert M, Pintać Šarac D, Mišković J, Berežni S, Kulmany AE, et al. Bioactive Potential of Balkan Fomes fomentarius Strains: Novel Insights into Comparative Mycochemical Composition and Antioxidant, Anti-Acetylcholinesterase, and Antiproliferative Activities. Microorganisms. 2025;13(6 Art 1210). doi: 10.3390/microorganisms13061210

22. Cabrera GM, Vellasco AP, Levy LM, Eberlin MN. Characterisation of fungal lanostane-type triterpene acids by electrospray ionisation mass spectrometry. Phytochem Anal. 2007;18(6):489–95. doi: 10.1002/pca.1005

Адрес для корреспонденции:
220083, Республика Беларусь,
г. Минск, пр-т Дзержинского, 83,
лабораторный корпус, 15,
УО «Белорусский государственный медицинский университет»,
тел. 8(017)2794217,
e-mail: pharmtic@bsmu.by,
Горбацевич Г. И.

Поступила 02.06.2026 г.

УДК 615.322:581.19:582.912.42 DOI: https://doi.org/10.52540/2074-9457.2026.2.50

Г. Н. Бузук[1], О. А. Ёршик[2]

НЕЛИНЕЙНАЯ ЗАВИСИМОСТЬ НАКОПЛЕНИЯ ФЕНОЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ ОТ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ЛИСТА *ARCTOSTAPHYLOS UVA-URSI* (L.) SPRENG.

[1]г. Витебск, Республика Беларусь
[2]Белорусский государственный медицинский университет, г. Минск, Республика Беларусь

Изучение закономерностей накопления вторичных метаболитов является актуальной задачей современной физиологии растений и фармакогнозии. Понимание взаимосвязи между ростом растений и вторичным метаболизмом является одной из ключевых задач физиологии растений и биохимической экологии. В данной работе исследована связь морфометрических параметров листа с накоплением биологически активных соединений, включая суммарные фенольные соединения, флавоноиды и проантоцианидины. Для анализа использованы методы линейной и нелинейной регрессии.

Целью работы было исследование связи морфометрических параметров листа с содержанием биологически активных веществ – суммарных фенольных соединений, флавоноидов и проантоцианидинов.

Статистический анализ показал, что во всех рассмотренных случаях нелинейные модели существенно превосходят линейные по коэффициенту детерминации. Для ряда зависимостей значения R^2 возрастали более чем в 5–10 раз при переходе от линейной к полиномиальной модели.

Полученные результаты интерпретируются как проявление конкуренции между первичным и вторичным метаболизмом за общий пул предшественников. В период ин-

тенсивного роста происходит перераспределение ресурсов в пользу биосинтеза структурных компонентов, тогда как при отклонении от оптимальных условий усиливается синтез фенольных соединений.

В целом полученные результаты подчеркивают важную роль морфометрических параметров листа как интегральных индикаторов метаболического состояния растения и экспериментально подтверждают гипотезу о нелинейной, ресурсно-ограниченной регуляции биосинтеза вторичных метаболитов. Показано, что морфометрические параметры листа могут рассматриваться как интегральные индикаторы метаболического состояния растения. Эти данные вносят вклад в понимание адаптационных стратегий растений и могут служить основой для оптимизации накопления биологически активных веществ в лекарственных и сельскохозяйственных системах.

Ключевые слова: вторичные метаболиты, фенольные соединения, флавоноиды, проантоцианидины, морфометрия листа, нелинейная регрессия, Arctostaphylos uva-ursi (L.) Spreng.

ВВЕДЕНИЕ

Вторичный метаболизм (ВММ) растений представляет собой сложную систему биохимических процессов, обеспечивающих синтез биологически активных веществ (БАВ), играющих ключевую роль в адаптации растений к условиям среды и обладающих высокой фармакологической ценностью [1–3].

Фенольные соединения (FS), включая флавоноиды (FLD) и проантоцианидины (PAC), формируются преимущественно через фенилпропаноидный путь, исходным соединением которого является фенилаланин [4, 5].

Эти вещества выполняют антиоксидантные, защитные и сигнальные функции, участвуя в регуляции развития и устойчивости растений [6, 7].

Одной из центральных концепций современной фитофизиологии является представление о компромиссе между первичным метаболизмом (ПММ) и ВММ. Согласно этой концепции, ограниченный пул метаболических ресурсов перераспределяется между процессами роста и синтеза защитных соединений [8–10].

Ряд исследований показывает, что накопление вторичных метаболитов (ВМ) усиливается при неблагоприятных условиях, тогда как при оптимальном росте их содержание снижается [6, 11].

Однако характер этой зависимости и ее связь с морфологическими признаками растений остаются недостаточно изученными [12–15] (рисунок 1).

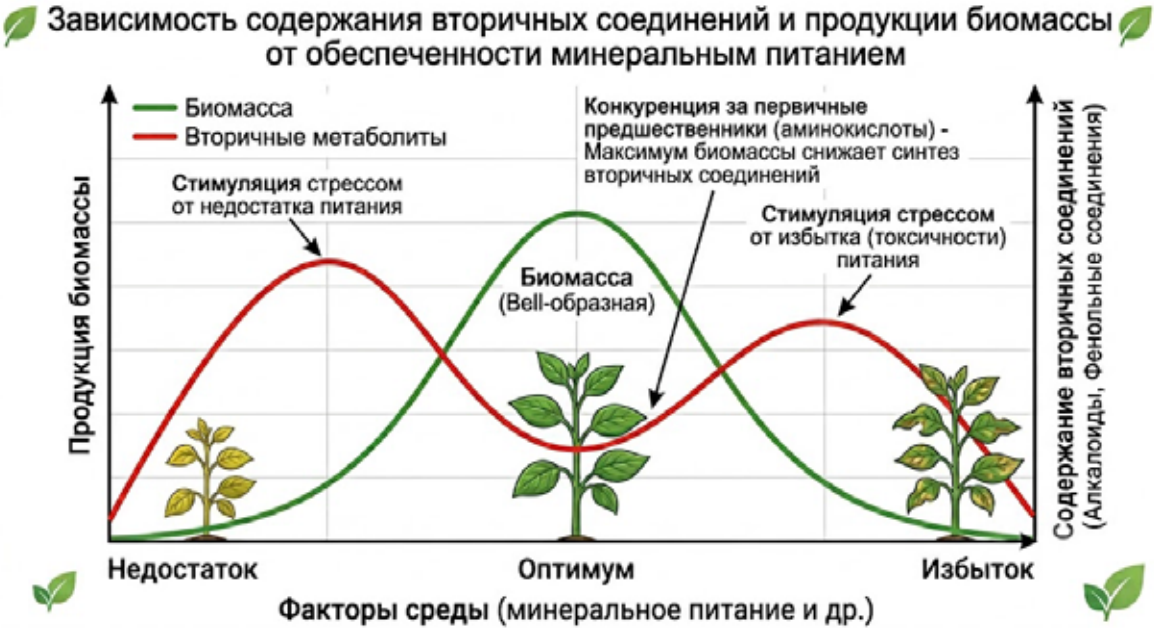


Рисунок 1. – Зависимость ВММ и продукции биомассы

Целью настоящей работы являлось установление характера зависимости между морфометрическими параметрами (МП) листа и содержанием FS у *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., а также проверка гипотезы о нелинейной регуляции ВММ.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объекты исследования. Материалом служили листья толокнянки обыкновенной, для которых проводили измерения МП и химический анализ [16].

Морфометрический анализ. Определяли МП: длину листа, ширину, площадь, периметр, показатели формы (FormFactor, Rectangularity, Solidity и др.) (рисунок 2).

Определение содержания БАВ. Анализировали: FS, FLD, PAC [16].

Статистическая обработка. Использовали методы: линейной регрессии, нелинейной полиномиальной регрессии. Рассчитывали: коэффициент детерминации (R^2) и разницу ΔR^2.

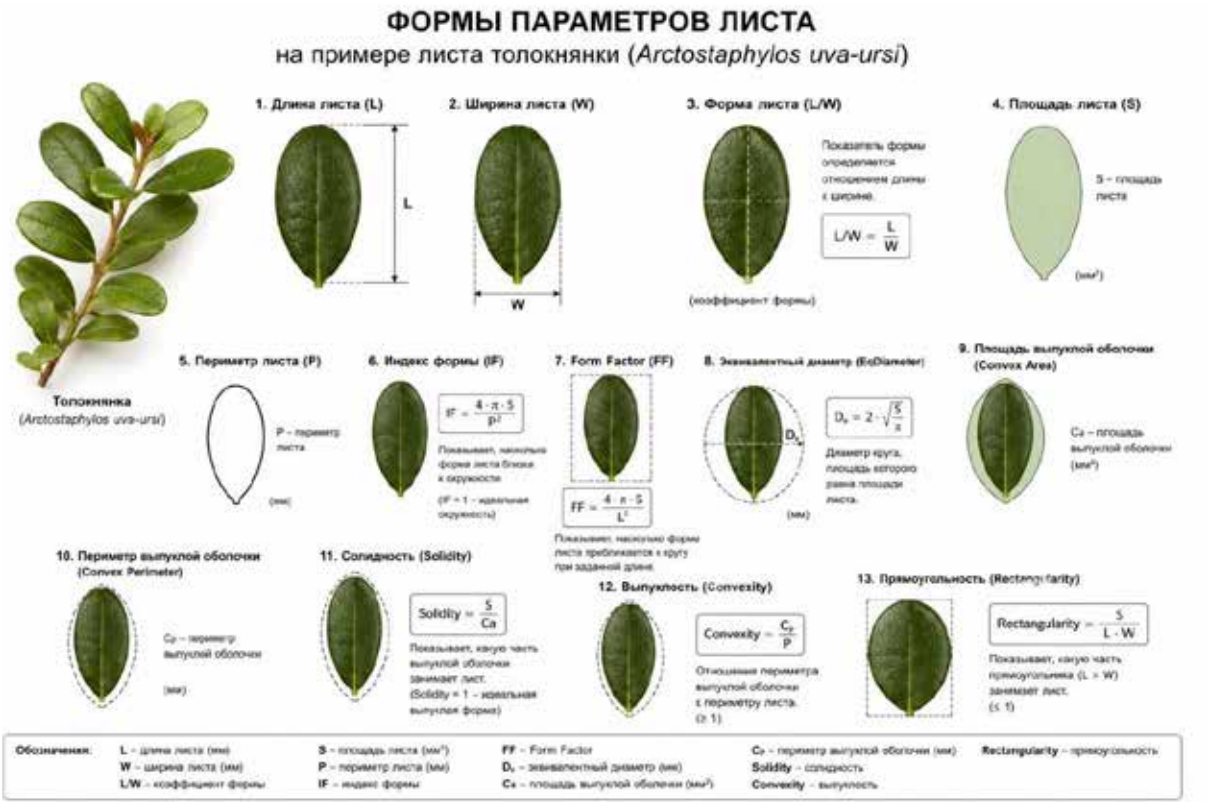


Рисунок 2. – МП листьев толокнянки обыкновенной

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

1. Общая характеристика выявленных зависимостей

Анализ связи МП листа с содержанием ВМ FS, FLD, PAC показал, что во всех рассматриваемых случаях нелинейные модели существенно превосходят линейные по коэффициенту детерминации (R^2).

Для всех пар признаков лучшей моделью аппроксимации оказалась полиномиальная регрессия второго порядка, что свидетельствует о выраженном нелинейном характере связи между морфофизиологическим состоянием листа и уровнем накопления ВМ.

При этом величина прироста объясняющей способности модели (ΔR^2) в ряде случаев достигала 0,3–0,59, что указывает на принципиальную невозможность адекватного описания наблюдаемых закономерностей в рамках линейной зависимости (таблица 1).

Таким образом, уже на уровне статистического анализа получено подтверждение того, что процессы ВММ связаны с морфогенезом листа не прямо пропорционально, а через сложные регуляторные механизмы.

Таблица 1. – Ключевые связи между МП листа и содержанием БАВ

Метаболит	Параметр листа	R^2 линейной модели	R^2 нелинейной модели	ΔR^2	Интерпретация
FLD	FormFactor	0,067	0,659	0,592	Наиболее сильная нелинейная связь для FLD
FLD	Length	0,216	0,540	0,323	Размер листа связан с FLD нелинейно
FLD	ConvexPerimete	0,193	0,415	0,222	Подтверждает чувствительность FLD к общей геометрии листа
PAC	Width	0,297	0,386	0,090	Одна из лучших связей для PAC
PAC	Rectangularity	0,027	0,356	0,330	Хорошо демонстрирует слабость линейной и преимущество нелинейной модели
PAC	Length	0,0002	0,313	0,313	Показательная пара: линейная связь практически отсутствует, но нелинейная выражена
FS	FormFactor	0,676	0,707	0,031	Самая сильная связь в общей матрице; отражает общую интегральную реакцию фенольного комплекса
FS	Length	0,431	0,502	0,071	Иллюстрирует связь фенолов с размерами листа
FS	ConvexPerimeter	0,304	0,401	0,097	Показывает связь FS с контурными признаками листа

Для иллюстрации выявленных закономерностей были отобраны графики, отражающие наиболее выраженные связи между МП листа и содержанием ВМ.

Для FLD наиболее информативной оказалась зависимость от FormFactor, для которой коэффициент детерминации нелинейной модели составил 0,659 при значении 0,067 для линейной модели.

Для PAC наиболее показательными были зависимости от Rectangularity и Width, тогда как для FS – от FormFactor и Length.

Эти графики были выбраны как наиболее полно отражающие преимущества нелинейной аппроксимации и подтверждающие гипотезу о сложной регуляции ВММ в связи с морфологическим состоянием листа.

2. Связь МП листа с содержанием FLD

Наиболее выраженные зависимости для FLD выявлены с МП, характеризующими форму и размеры листа.

Наиболее сильная зависимость установлена между FLD и форм-фактором листа: R^2 линейной модели – 0,067, R^2 нелинейной модели – 0,659, $\Delta R^2 = 0,592$.

Сходный характер, хотя и менее выраженный, наблюдается для МП: длина листа ($R^2 = 0,54$), выпуклый периметр ($R^2 \approx 0,41$).

Полученные зависимости носят типичный нелинейный характер: минимальные значения содержания FLD соответствуют промежуточным значениям МП, тогда как при отклонении от этих значений (в сторону увеличения или уменьшения параметра) наблюдается рост концентрации FLD.

FLD являются важным компонентом антиоксидантной системы растения и участвуют в защите от стрессов. Полученные результаты свидетельствуют о том, что при интенсивном росте листа (оптимальные МП) происходит перераспределение метаболических ресурсов в пользу ПММ, что сопровождается снижением содержания FLD.

При субоптимальных условиях, приводящих к уменьшению или избыточному изменению размеров и формы листа, наблюдается активация ВММ и накопление FLD.

Таким образом, содержание FLD в значительной степени отражает физиологическое состояние растения и баланс между ростом и стрессовыми реакциями.

Наиболее выраженная зависимость отмечена для FLD от FormFactor (рисунок 3).

3. Связь МП листа с содержанием PAC

Для PAC также характерна выраженная нелинейность зависимостей (рисунок 4), хотя абсолютные значения R^2 ниже, чем для FLD. Наиболее значимые связи об-

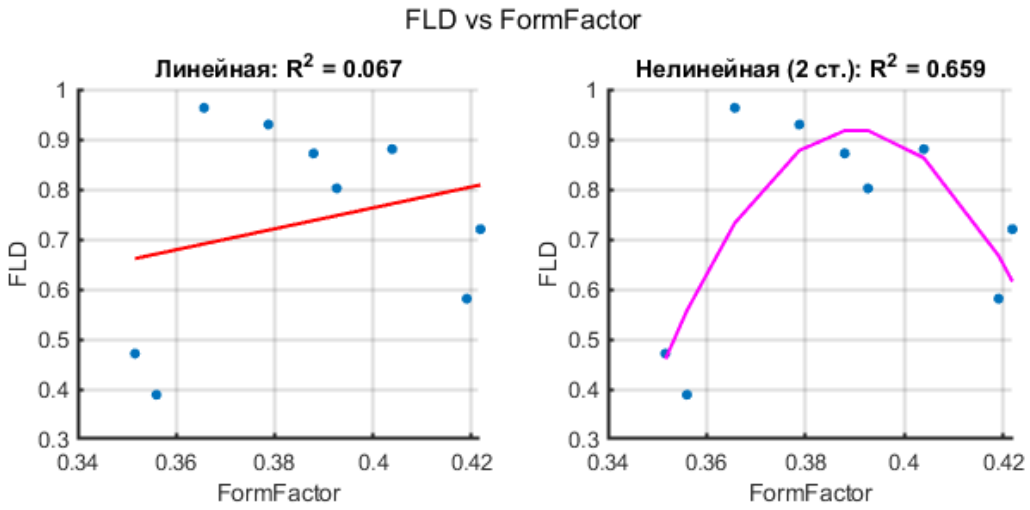


Рисунок 3. – Зависимость содержания FLD от FormFactor

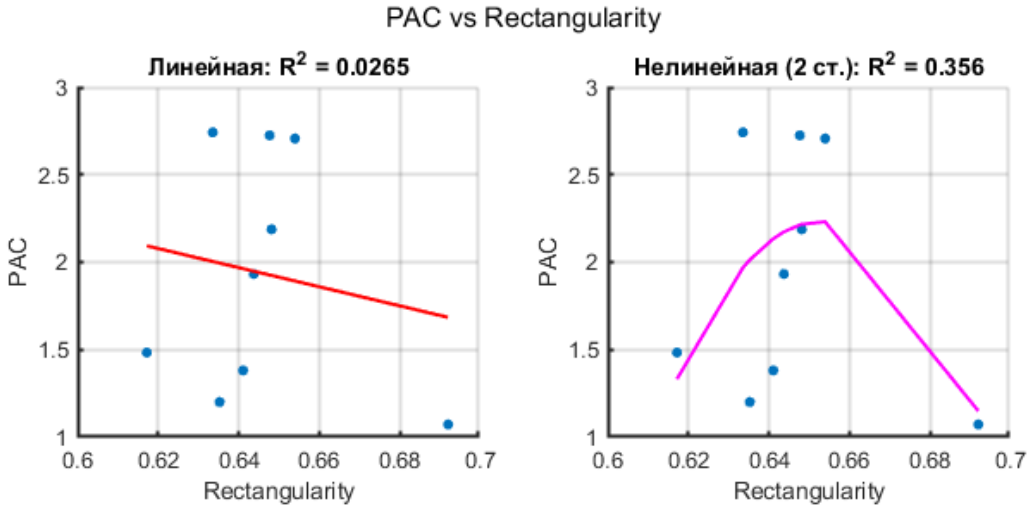


Рисунок 4. – Зависимость PAC от Rectangularity

наружены для ширины листа (R^2 = 0,386), прямоугольности (R^2 = 0,356), длины листа (R^2 = 0,313). При этом линейные модели практически не выявляют зависимости (R^2 близки к нулю), тогда как учет квадратичного члена резко повышает качество аппроксимации.

PAC являются компонентами FS, выполняющими, в том числе, структурно-защитные функции. Их накопление связано с реакциями на стресс, усилением защитных механизмов, ограничением роста.

Нелинейный характер зависимости PAC от МП указывает на то, что их синтез активируется преимущественно в условиях, отклоняющихся от оптимальных для роста. Это проявляется в увеличении содержания PAC как при уменьшении размеров листа (дефицит ресурсов), так и при его избыточном развитии (возможная дисрегуляция процессов роста).

Таким образом, PAC можно рассматривать как маркер состояния, характеризующегося нарушением оптимального баланса между ростом и метаболической регуляцией.

4. Закономерности накопления FS

FS демонстрирует наиболее сильные связи с МП листа (рисунок 5).

Наиболее выраженная зависимость выявлена для форм-фактора: R^2 линейной модели – 0,676, R^2 нелинейной модели – 0,707.

Сильные зависимости также наблюдаются для длины листа (R^2 = 0,502), выпуклого периметра (R^2 = 0,401).

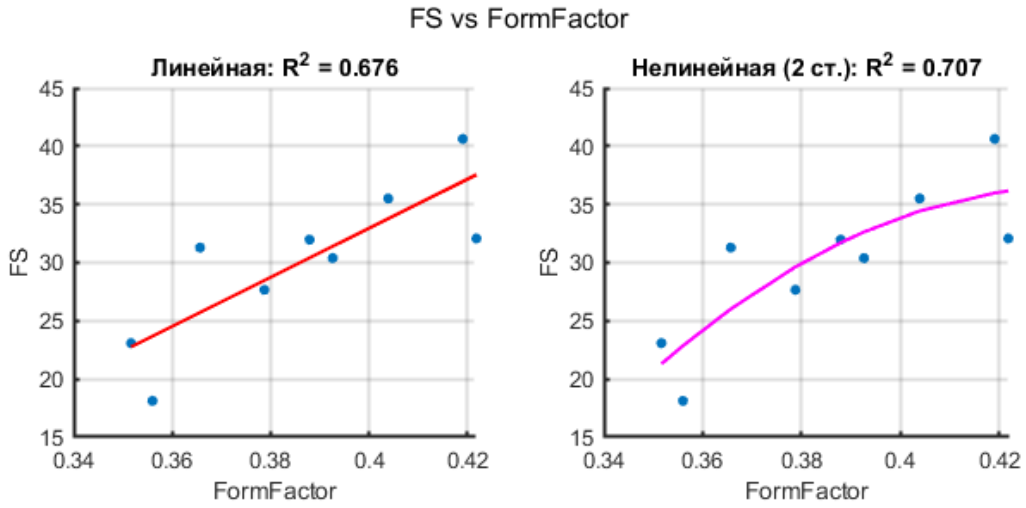


Рисунок 5. – Зависимость FS от FormFactor

В отличие от FLD и PAC, для FS уже на уровне линейной модели фиксируется значимая связь, что указывает на наличие базовой зависимости между общим фенольным метаболизмом и развитием листа.

FS представляют собой интегральную характеристику ВММ, включающую различные группы БАВ. Их уровень частично связан с размером и развитием листа (линейная компонента), но в большей степени определяется регуляторными механизмами (нелинейная компонента).

Это объясняет тот факт, что нелинейная модель лишь умеренно улучшает R^2, в отличие от FLD, где нелинейность является доминирующей.

Полученные результаты свидетельствуют о нелинейной природе взаимосвязи между МП и уровнем ВМ.

Выявленные зависимости соответствуют современному представлению о том, что ПММ и ВММ тесно взаимосвязаны и конкурируют за предшественники [17, 18].

FS синтезируются из аминокислот фенилаланина, поступающего из ПММ, и их накопление зависит от активности фенилпропаноидного пути [19, 20].

При оптимальных условиях роста ресурсы направляются в биосинтез белков и формирование биомассы, что приводит к снижению содержания ВМ. При стрессе или нарушении роста происходит обратное перераспределение [5, 6].

Выявленные нелинейные зависимости отражают минимум БАВ при интенсивном росте, максимум при стрессе или отклонении от оптимума. Это согласуется с данными о том, что синтез FS активируется при неблагоприятных условиях [21, 22].

Кроме того, установлено, что МП являются индикаторами метаболического состояния растения, что согласуется с данны-

Таблица 2. – Сравнение линейной и нелинейной моделей для ключевых пар

Пара	R^2 линейной модели	R^2 нелинейной модели	Лучшая модель	Интерпретация
FormFactor – FLD	0,067	0,659	нелинейная	Пример улучшения модели $\Delta R^2 = 0{,}592$
Rectangularity – PAC	0,027	0,356	нелинейная	Пример искажения биологической картины линейной интерпретацией
Length – PAC	0,0002	0,313	нелинейная	Пример «скрытой» нелинейной зависимости
FormFactor – FS	0,676	0,707	нелинейная	Пример превосходства нелинейной модели
Length_mm – FS	0,431	0,502	нелинейная	Отражение связи накопления FS с биомассой/размером листа
ConvexPerimeter – FLD	0,193	0,415	нелинейная	Подчеркивает участие геометрии листа в регуляции FLD

ми о структурной локализации ВМ [2, 23].

Полученные в работе результаты демонстрируют выраженный нелинейный характер связи между МП листа и содержанием ВМ FS, FLD, PAC, что требует интерпретации в контексте современных представлений о регуляции метаболизма растений.

Полученные результаты свидетельствуют о существовании нелинейных взаимосвязей между морфологической организацией организмов и особенностями их вторичного метаболизма, что позволяет сформулировать ряд общих закономерностей.

1. Нелинейность как отражение метаболической интеграции

Выявленное повсеместное преимущество нелинейной модели над линейной согласуется с современным пониманием того, что граница между ПММ и ВММ носит условный характер и представляет собой динамически интегрированную систему [2].

Согласно современным представлениям [24]:

– ПММ обеспечивает растение энергией и базовыми метаболитами (сахара, аминокислоты),

– ВММ использует эти соединения как предшественники для синтеза специализированных веществ, включая FS.

Таким образом, любое изменение интенсивности роста напрямую влияет на доступность субстратов для синтеза FS, FLD, PAC. Эта зависимость не является пропорциональной, а имеет экстремумы, что отражает перераспределение потоков углерода и азота между двумя метаболическими блоками.

2. Подтверждение концепции trade-off между ростом и ВММ

Полученные данные хорошо согласуются с концепцией **trade-off (компромисса)** между ростом и синтезом ВМ.

Известно, что первичные метаболиты используются для роста и формирования биомассы, ВМ синтезируются в условиях стресса или ограничения ресурсов [25].

Многочисленные исследования показывают, что абиотические факторы (температура, свет, питание) изменяют одновременно рост и уровень ВМ, при стрессе происходит перераспределение метаболитов в их пользу.

В частности, FS синтезируются через фенилпропаноидный путь из аминокислоты фенилаланина, участвуют в реакциях защиты и адаптации [20].

Это напрямую поддерживает вывод ВМ: конкуренция за аминокислотные предшественники лежит в основе наблюдаемых зависимостей.

3. Обоснование нелинейной зависимости

Нелинейный характер обнаруженных зависимостей может быть объяснен на основе физиологической модели, согласно которой синтез ВМ имеет две зоны повышения:

1. При дефиците ресурсов рост ограничен, избыток углеродных скелетов направляется во вторичный метаболизм, усиливается синтез FS.

2. При стрессовых избытках факторов нарушения метаболического баланса активируются защитные механизмы, резко возрастает накопление антиоксидантных соединений.

Такая двусторонняя реакция хорошо согласуется с литературными данными о том, что FS активируются как при биотическом, так и при абиотическом стрессе, их накопление является частью универсального адаптационного ответа растений [27].

В противоположность этому, при оптимальных условиях: ресурсы направляются на рост, синтез ВМ минимален.

Таким образом, выявленная зависимость отражает классическую закономерность «рост – защита».

4. Особенности отдельных групп ВМ

4.1. FLD

Результаты показывают высокую чувствительность FLD к изменениям МП листа.

Согласно литературе, FLD играют ключевую роль в антиоксидантной защите, их синтез усиливается под действием стрессов (UV, засуха, солевой стресс) [28].

Кроме того, FLD участвуют в сигнальных процессах и регуляции роста, интегрируют метаболические и гормональные ответы растения [29].

Это объясняет высокий уровень нелинейности: FLD не просто продукты метаболизма, они являются регуляторами адаптации, реагирующими на отклонения от оптимального состояния.

4.2. PAC

Для PAC характерны более слабые, но устойчивые нелинейные зависимости.

Это согласуется с тем, что РАС являются структурными компонентами FS, их синтез связан с защитой и стабилизацией клеточных структур [27].

Их накопление усиливается при стрессе, при нарушении роста, при изменении морфогенеза.

Следовательно, РАС отражают дестабилизацию физиологического состояния растения.

4.3. FS

Для FS обнаружена комбинация выраженной линейной компоненты и дополнительной нелинейной регуляции.

Это соответствует литературным данным: FS являются наиболее широко распространенной группой ВМ, их уровень зависит как от развития растения, так и от внешних факторов [27].

Таким образом, FS выступают как интегральный показатель ВММ, отражающий как рост, так и стрессовые процессы.

5. Системная интерпретация: метаболический баланс

Полученные результаты демонстрируют единый закономерный паттерн:

1. Минимум содержания БАВ наблюдается при МП листа, соответствующих активному росту и максимальному накоплению биомассы.

2. Повышение содержания БАВ происходит при отклонении МП в обе стороны – как при уменьшении, так и при увеличении значений параметров.

Данный характер зависимости соответствует нелинейному типу, что отражает фундаментальный биологический механизм: конкуренцию между ПММ (рост) и ВММ (синтез БАВ) за ограниченный пул первичных предшественников.

При оптимальных условиях: аминокислоты преимущественно используются для синтеза белков и формирования биомассы, синтез ВМ подавляется.

При стрессе или нарушении оптимального развития: снижается интенсивность роста, высвобождаются ресурсы для ВММ, усиливается синтез FS.

6. Роль МП листа как индикаторов метаболизма

Важным результатом является установление связи МП листа с уровнем БАВ.

Известно, что ВМ часто накапливаются органоспецифически, их синтез связан с функциональной специализацией тканей [2].

Следовательно, МП листа (длина, форма, периметр) могут отражать физиологическое состояние растения. В этом случае МП листа выступает как морфологический маркер распределения метаболических потоков.

7. Теоретическое значение полученных результатов

Данные исследования позволяют уточнить существующие представления о регуляции ВММ:

1. Подтверждают тесную связь ПММ и ВММ.

2. Демонстрируют нелинейную природу этой связи.

3. Поддерживают концепцию конкурентного использования предшественников.

4. Указывают на возможность использования МП как индикаторов метаболического состояния.

8. Итоговая интерпретационная модель

На основании результатов и литературных данных можно предложить следующую схему (рисунок 6).

Таким образом, полученные результаты согласуются с современными представлениями о том, что синтез ВМ определяется сложным взаимодействием метаболических, физиологических и экологических факторов.

Нелинейный характер выявленных зависимостей отражает фундаментальный механизм адаптации растений, основанный на перераспределении ресурсов между ростом и защитой.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Настоящее исследование демонстрирует, что связь между МП листа и накоплением ВМ носит выраженно нелинейный характер. Для всех анализируемых показателей нелинейные регрессионные модели обладают более высокой объясняющей способностью по сравнению с линейными, что свидетельствует о невозможности адекватного описания сложной регуляции метаболизма растений с помощью простых пропорциональных зависимостей.

Выявленные нелинейные зависимости отражают универсальный механизм, при котором синтез FS, FLD, РАС минимален при оптимальных условиях роста и увеличивается при отклонении от этого оп-

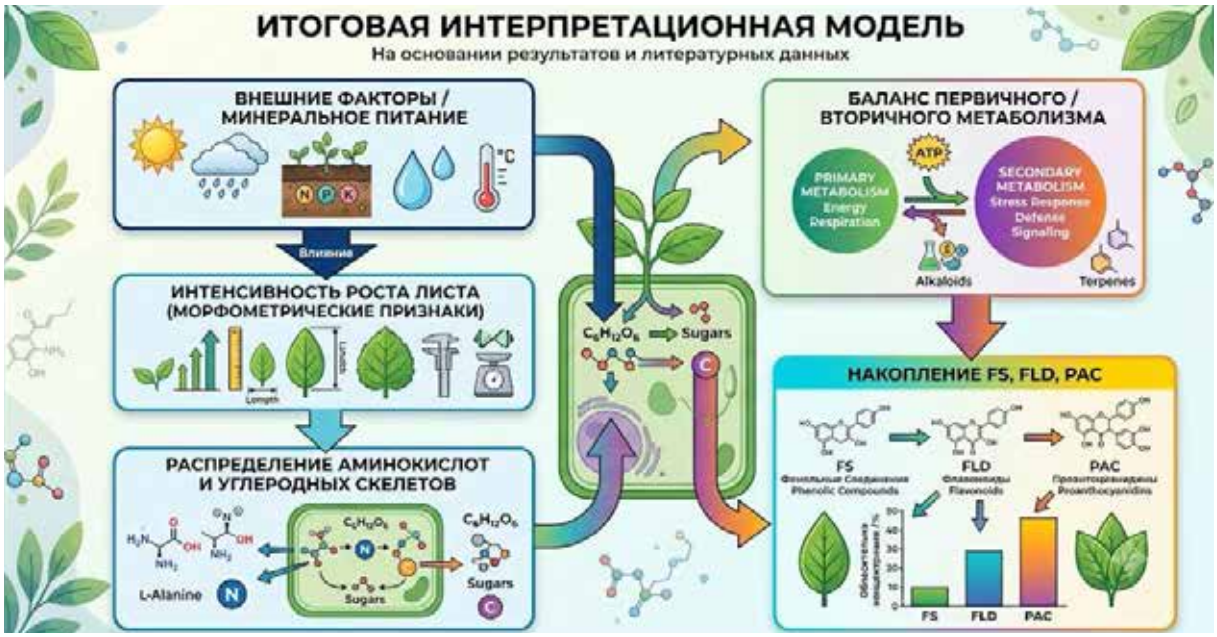


Рисунок 6. – Итоговая интерпретационная модель

тимума. Это подтверждает концепцию метаболического компромисса между ПММ и ВММ, при котором обе системы конкурируют за общий пул биосинтетических предшественников.

Показано, что МП листа могут служить надежными интегральными индикаторами метаболических процессов, обеспечивая связь между структурой растения и его биохимическим состоянием. Данный результат открывает возможности для разработки неразрушающих методов оценки физиологического состояния растений и прогнозирования содержания ВМ на основе легко измеряемых МП.

В более широком аспекте полученные данные подтверждают, что регуляция ВММ определяется сложными нелинейными взаимодействиями, включающими динамику роста, влияние факторов среды и метаболические ограничения. Эти выводы имеют важное значение для понимания адаптивных стратегий растений и для разработки подходов, направленных на повышение содержания БАВ.

В дальнейшем перспективным направлением исследований является интеграция метаболомных, транскриптомных и экологических данных с целью выявления регуляторных сетей, лежащих в основе выявленных нелинейных зависимостей, а также проверка предложенных механизмов на более широком спектре видов растений и условий выращивания.

SUMMARY

G. N. Buzuk, V. A. Yorshyk
NONLINEAR DEPENDENCE OF PHENOLIC COMPOUND ACCUMULATION ON MORPHOMETRIC PARAMETERS OF *ARCTOSTAPHYLOS UVA-URSI* (L.) SPRENG LEAF

The study of patterns in the accumulation of secondary metabolites is a relevant task in modern plant physiology and pharmacognosy. Understanding the relationship between plant growth and secondary metabolism is one of the key challenges in plant physiology and biochemical ecology. This study investigates the relationship between leaf morphometric parameters and biologically active compounds accumulation, including total phenolic compounds, flavonoids, and proanthocyanidins. Linear and nonlinear regression methods were used for analysis.

The aim of the work was to study the relationship between leaf morphometric parameters with the content of biologically active substances – total phenolic compounds, flavonoids, and proanthocyanidins.

Statistical analysis showed that in all the cases considered, nonlinear models significantly exceed the linear ones in terms of the determination coefficient. For a number of dependencies, R^2 values increased more than 5–10 times when moving from a linear to a polynomial model.

The results obtained are interpreted as

manifestation of competition between primary and secondary metabolism for a common pool of precursors. In the period of intensive growth resources are redistributed in favor of the structural components biosynthesis, whereas phenolic compounds synthesis increases in case of deviation from optimal conditions,.

Overall, the results obtained emphasize an important role of leaf morphometric parameters as integral indicators of the plant metabolic state and experimentally confirm the hypothesis of nonlinear, resource-limited regulation of secondary metabolite biosynthesis. It is shown that leaf morphometric parameters can be considered integral indicators of the plant metabolic state. These findings contribute to understanding plant adaptive strategies and may serve as a basis for optimizing biologically active substances accumulation in medicinal and agricultural systems.

Keywords: secondary metabolites, phenolic compounds, flavonoids, proanthocyanidins, leaf morphometry, nonlinear regression, *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng.

ЛИТЕРАТУРА

1. Elshafie, H. S. A Comprehensive Review on the Biological, Agricultural and Pharmaceutical Properties of Secondary Metabolites Based-Plant Origin / H. S. Elshafie, I. Camele, A. A. Mohamed // International journal of molecular sciences. – 2023. – Vol. 24, N 4. – Art. 3266. – DOI: 10.3390/ijms24043266.

2. Palazon, J. Secondary Metabolites in Plants / J. Palazon, M. A. Alcalde // Plants. – 2025. – Vol. 14, N 14. – Art. 2146. – DOI: 10.3390/plants14142146.

3. Plant secondary metabolites exert therapeutic effects by modulating autophagy pathways / Y. Ma, Y. Cui, W. Hu [et al.] // Frontiers in plant science. – 2026. – Vol. 17. – Art. 1782554. – DOI: 10.3389/fpls.2026.1782554.

4. Phenylpropanoids metabolism: recent insight into stress tolerance and plant development cues / V. Ninkuu, O. O. Aluko, J. Yan [et al.] // Frontiers in plant science. – 2025. – Vol. 16. – Art. 1571825. – DOI: 10.3389/fpls.2025.1571825.

5. Polivanova, O. B. Regulation and metabolic engineering of the general phenylpropanoid pathway in response to stress in plants / O. B. Polivanova, M. Y. Cherednichenko // Problems of Biological Medical and Pharmaceutical Chemistry. – 2023. – Vol. 26, N 5. – P. 3–9. – DOI: 10.29296/25877313-2023-05-01.

6. Response of Phenylpropanoid Pathway and the Role of Polyphenols in Plants under Abiotic Stress / A. Sharma, B. Shahzad, A. Rehman [et al.] // Molecules. – 2019. – Vol. 24, N 13. – Art. 2452. – DOI: 10.3390/molecules24132452.

7. Mao, Y. Biosynthesis and Regulatory Mechanisms of Plant Flavonoids: A Review / Y. Mao, J. Luo, Z. Cai // Plants. – 2025. – Vol. 14, N 12. – Art. 1847. – DOI: 10.3390/plants14121847.

8. Plant Growth-Defense Trade-Offs: Molecular Processes Leading to Physiological Changes / J. P. Pgueroa-Macías, Y. C. García, M. Núñez [et al.] // International journal of molecular sciences. – 2021. – Vol. 22, N 2. – Art. 693. – DOI: 10.3390/ijms22020693.

9. Panda, S. Catch-22 in specialized metabolism: balancing defense and growth / S. Panda, Y. Kazachkova, A. Aharoni // Journal of experimental botany. – 2021. – Vol. 72, N 17. – P. 6027–6041. – DOI: 10.1093/jxb/erab348.

10. Bridging metabolic pathways: coordinated regulation of isoprenoid and phenylpropanoid metabolism in plants / X. Di, R. Hu, Y. Gao [et al.] // Journal of experimental botany. – 2026. – P. 1–20. – DOI: 10.1093/jxb/erag199.

11. Production of secondary metabolites under challenging environments: understanding functions and mechanisms of signalling molecules / Sana, T. Aftab, M. Naeem [et al.] // Frontiers in plant science. – 2025. – Vol. 16. – Art. 1569014. – DOI: 10.3389/fpls.2025.1569014.

12. Бузук, Г. Н. Универсальный характер М-образной зависимости между основным и специализированным обменом у лекарственных растений / Г. Н. Бузук, М. Я. Ловкова, С. М. Соколова // Вестник фармации. – 2006. – № 1. – С. 23–33. – URL: https://cyberleninka.ru/article/n/universalnyy-harakter-m-obraznoy-zavisimosti-mezhdu-osnovnym-i-spetsializirovannym-obmenom-u-lekarstvennyh-rasteniy (дата обращения: 03.06.2026).

13. Кузьмичева, Н. А. Характер зависимости содержания флавоноидов в растениях от положения ценопопуляции в экологическом ряду / Н. А. Кузьмичева, Ю. А. Кузьмичев // Вестник фармации. – 2015. – № 2. – С. 25–32.

14. Созинов, О. В. Ресурсно-фитохимическая изменчивость и биоэкологическая характеристика Vaccinium vitis-idaea (Ericaceae) в сосняке мшистом на орографическом градиенте (Республика Беларусь) / О. В. Созинов, Н. А. Кузьмичева // Растительные ресурсы. – 2016. – Т. 52, № 2. – С. 202–214.

15. Бузук, Г. Н. М-образная зависимость действия элементов на накопление алкалоидов у лекарственных растений / Г. Н. Бузук, М. Я. Ловкова // Агро XXI. – 2011. – № 7–9. – С. 43–45.

16. Бузук, Г. Н. Морфометрия лекарственных растений. 2. Vaccinium myrtillus L.: взаимосвязь морфологических признаков и химического состава / Г. Н. Бузук, Н. А. Кузьмичева,

А. В. Руденко // Вестник фармации. – 2007. – № 1. – С. 26–36.

17. Pott, D. M. From Central to Specialized Metabolism: An Overview of Some Secondary Compounds Derived From the Primary Metabolism for Their Role in Conferring Nutritional and Organoleptic Characteristics to Fruit / D. M. Pott, S. Osorio, J. G. Vallarino // Frontiers in plant science. – 2019. – Vol. 10. – Art. 835. – DOI: 10.3389/fpls.2019.00835.

18. Evaluating plant growth–defense tradeoffs by modeling the interaction between primary and secondary metabolism / J. Zrimec, S. Correa, M. Zagorščak [et al.] // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 2025. – Vol. 122, N 32. – Art. e2502160122. – DOI: 10.1073/pnas.2502160122.

19. Vogt, T. Phenylpropanoid biosynthesis / T. Vogt // Molecular plant. – 2010. – Vol. 3, N 1. – P. 2–20. – DOI: 10.1093/mp/ssp106.

20. Phenylpropanoids metabolism: recent insight into stress tolerance and plant development cues / V. Ninkuu, O. O. Aluko, J. Yan [et al.] // Frontiers in plant science. – 2025. – Vol. 16. – Art. 1571825. – DOI: 10.3389/fpls.2025.1571825.

21. Phenylalanine Ammonia-Lyase: A Core Regulator of Plant Carbon Metabolic Flux Redistribution-From Molecular Mechanisms and Growth Modulation to Stress Adaptability / X. Wu, S. Zhu, L. He [et al.] // Plants. – 2025. – Vol. 14, N 24. – Art. 3811. – DOI: 10.3390/plants14243811.

22. Phenylpropanoid Pathway Engineering: An Emerging Approach towards Plant Defense / V. Yadav, Z. Wang, C. Wei [et al.] // Pathogens. – 2020. – Vol. 9, N 4. – Atr. 312. – DOI: 10.3390/pathogens9040312.

23. Shahhat I. M. A. Morphological structures as determinants of secondary metabolite biosynthesis and localization in medicinal plants: a comprehensive review / I. M. A. Shahhat // Advances in Herbal Research. – 2025. – Vol. 8, N 1. – P. 1–8. – DOI: 10.25163/ahi.8110232.

24. Plant Primary and Secondary Metabolites // Creative Proteomics. – URL: https://metabolomics.creative-proteomics.com/resource/plant-primary-and-secondary-metabolites.htm (date of access: 02.06.2026).

25. Plant Metabolomics: An Overview of the Role of Primary and Secondary Metabolites against Different Environmental Stress Factors / U. Salam, S. Ullah, Z. H. Tang [et al.] // Life. – 2023. – Vol. 13, N 3. – Art. 706. – DOI: 10.3390/life13030706.

26. Medicinal plants in a changing climate: understanding the links between environmental stress and secondary metabolite synthesis / D. Jangpangi, B. Patni, V. Chandola, S. Chandra // Frontiers in plant science. – 2025. – Vol. 16. – Art. 1587337. – DOI: 10.3389/fpls.2025.1587337.

27. Xu, L. A Comprehensive Review of Phenolic Compounds in Horticultural Plants / L. Xu, X. Wang // International journal of molecular sciences. – 2025. – Vol. 26, N 12. – Art. 5767. – DOI: 10.3390/ijms26125767.

28. Diverse Physiological Roles of Flavonoids in Plant Environmental Stress Responses and Tolerance / A. Shomali, S. Das, N. Arif [et al.] // Plants. – 2022. – Vol. 11, N 22. – Art. 3158. – DOI: 10.3390/plants11223158.

29. Flavonoids in Plant Salt Stress Responses: Biosynthesis, Regulation, Functions, and Signaling Networks / M. T. Akhtar, M. Noor, X. Lin [et al.] // Plants. – 2026. – Vol. 15, N 1. – Art. 171. – DOI: 10.3390/plants15010171.

REFERENCES

1. Elshafie HS, Camele I, Mohamed AA. A Comprehensive Review on the Biological, Agricultural and Pharmaceutical Properties of Secondary Metabolites Based-Plant Origin. Int J Mol Sci. 2023;24(4 Art 3266). doi: 10.3390/ijms24043266

2. Palazon J, Alcalde MA. Secondary Metabolites in Plants. Plants (Basel). 2025;14(14 Art 2146). doi: 10.3390/plants14142146

3. Ma Y, Cui Y, Hu W, Zhang Q, Zhou X, Liu F. Plant secondary metabolites exert therapeutic effects by modulating autophagy pathways. Front Plant Sci. 2026;17(Art 1782554). doi: 10.3389/fpls.2026.1782554

4. Ninkuu V, Aluko OO, Yan J, Zeng H, Liu G, Zhao J, et al. Phenylpropanoids metabolism: recent insight into stress tolerance and plant development cues. Front Plant Sci. 2025;16(Art 1571825). doi: 10.3389/fpls.2025.1571825

5. Polivanova OB, Cherednichenko MY. Regulation and metabolic engineering of the general phenylpropanoid pathway in response to stress in plants. Problems of Biological Medical and Pharmaceutical Chemistry. 2023;26(5):3–9. doi: 10.29296/25877313-2023-05-01

6. Sharma A, Shahzad B, Rehman A, Bhardwaj R, Landi M, Zheng B. Response of Phenylpropanoid Pathway and the Role of Polyphenols in Plants under Abiotic Stress. Molecules. 2019;24(13 Art 2452). doi: 10.3390/molecules24132452

7. Mao Y, Luo J, Cai Z. Biosynthesis and Regulatory Mechanisms of Plant Flavonoids: A Review. Plants (Basel). 2025;14(12 Art 1847). doi: 10.3390/plants14121847

8. Figueroa-Macías JP, García YC, Núñez M, Díaz K, Olea AF, Espinoza L. Plant Growth-Defense Trade-Offs: Molecular Processes Leading to Physiological Changes. Int J Mol Sci. 2021;22(2 Art 693). doi: 10.3390/ijms22020693

9. Panda S, Kazachkova Y, Aharoni A. Catch-22 in specialized metabolism: balancing defense and growth. J Exp Bot. 2021;72(17):6027–41. doi: 10.1093/jxb/erab348

10. Di X, Hu R, Gao Y, Schaller H, Madhujith T, Hao G, et al. Bridging metabolic path-

ways: coordinated regulation of isoprenoid and phenylpropanoid metabolism in plants. J Exp Bot. 2026:1–20. doi: 10.1093/jxb/erag199

11. Sana, Aftab T, Naeem M, Jha PK, Prasad PVV. Production of secondary metabolites under challenging environments: understanding functions and mechanisms of signalling molecules. Front Plant Sci. 2025;16(Art 1569014). doi: 10.3389/fpls.2025.1569014

12. Buzuk GN, Lovkova MIa, Sokolova SM. The universal nature of the M-shaped relationship between basic and specialized metabolism in medicinal plants. Vestnik farmatsii. 2006;(1):23–33. URL: https://cyberleninka.ru/article/n/universalnyy-harakter-m-obraznoy-zavisimosti-mezhduosnovnym-i-spetsializirovannym-obmenom-u-lekarstvennyh-rasteniy (data obrashcheniya: 03.06.2026). (In Russ.)

13. Kuz'micheva NA, Kuz'michev IuA. The nature of the dependence of the flavonoid content in plants on the position of the cenopopulation in the ecological series. Vestnik farmatsii. 2015;(2):25–32. (In Russ.)

14. Sozinov OV, Kuz'micheva NA. Resource-phytochemical variability and bioecological characteristics of Vaccinium vitis-idaea (Ericaceae) in a mossy pine forest on an orographic gradient (Republic of Belarus). Rastitel'nye resursy. 2016;52(2):202–14. (In Russ.)

15. Buzuk GN, Lovkova MIa. M-shaped dependence of the effect of elements on the accumulation of alkaloids in medicinal plants. Agro XXI. 2011;(7-9):43–5. (In Russ.)

16. Buzuk GN, Kuz'micheva NA, Rudenko AV. Morphometry of medicinal plants. 2. Vaccinium myrtillus L.: relationship between morphological features and chemical composition. Vestnik farmatsii. 2007;(1):26–36. (In Russ.)

17. Pott DM, Osorio S, Vallarino JG. From Central to Specialized Metabolism: An Overview of Some Secondary Compounds Derived From the Primary Metabolism for Their Role in Conferring Nutritional and Organoleptic Characteristics to Fruit. Front Plant Sci. 2019;10(Art 835). doi: 10.3389/fpls.2019.00835

18. Zrimec J, Correa S, Zagorščak M, Petek M, Bleker C, Stare K, et al. Evaluating plant growth–defense trade-offs by modeling the interaction between primary and secondary metabolism. Proc Natl Acad Sci U S A. 2025;122(32 Art e2502160122). doi: 10.1073/pnas.2502160122

19. Vogt T. Phenylpropanoid biosynthesis. Mol Plant. 2010;3(1):2–20. doi: 10.1093/mp/ssp106

20. Ninkuu V, Aluko OO, Yan J, Zeng H, Liu G, Zhao J, et al. Phenylpropanoids metabolism: recent insight into stress tolerance and plant development cues. Front Plant Sci. 2025;16(Art 1571825). doi: 10.3389/fpls.2025.1571825

21. Wu X, Zhu S, He L, Cheng G, Li T, Meng W, et al. Phenylalanine Ammonia-Lyase: A Core Regulator of Plant Carbon Metabolic Flux Redistribution-From Molecular Mechanisms and Growth Modulation to Stress Adaptability. Plants (Basel). 2025;14(24 Art 3811). doi: 10.3390/plants14243811

22. Yadav V, Wang Z, Wei C, Amo A, Ahmed B, Yang X, et al. Phenylpropanoid Pathway Engineering: An Emerging Approach towards Plant Defense. Pathogens. 2020;9(4 Atr 312). doi: 10.3390/pathogens9040312

23. Shahhat IMA. Morphological structures as determinants of secondary metabolite biosynthesis and localization in medicinal plants: a comprehensive review. Advances in Herbal Research. 2025;8(1):1–8. doi: 10.25163/ahi.8110232

24. Plant Primary and Secondary Metabolites. Creative Proteomics. URL: https://metabolomics.creative-proteomics.com/resource/plant-primary-and-secondary-metabolites.htm (date of access: 02.06.2026)

25. Salam U, Ullah S, Tang ZH, Elateeq AA, Khan Y, Khan J, et al. Plant Metabolomics: An Overview of the Role of Primary and Secondary Metabolites against Different Environmental Stress Factors. Life (Basel). 2023;13(3 Art 706). doi: 10.3390/life13030706

26. Jangpangi D, Patni B, Chandola V, Chandra S. Medicinal plants in a changing climate: understanding the links between environmental stress and secondary metabolite synthesis. Front Plant Sci. 2025;16(Art 1587337). doi: 10.3389/fpls.2025.1587337

27. Xu L, Wang X. A Comprehensive Review of Phenolic Compounds in Horticultural Plants. Int J Mol Sci. 2025;26(12 Art 5767). doi: 10.3390/ijms26125767

28. Shomali A, Das S, Arif N, Sarraf M, Zahra N, Yadav V, et al. Diverse Physiological Roles of Flavonoids in Plant Environmental Stress Responses and Tolerance. Plants (Basel). 2022;11(22 Art 3158). doi: 10.3390/plants11223158

29. Akhtar MT, Noor M, Lin X, Lu Z, Jin B. Flavonoids in Plant Salt Stress Responses: Biosynthesis, Regulation, Functions, and Signaling Networks. Plants (Basel). 2026;15(1 Art 171). doi: 10.3390/plants15010171

Адрес для корреспонденции:
г. Витебск, Республика Беларусь,
тел. +375-29-715-08-38,
e-mail: buzukg@mail.ru,
профессор, доктор фармацевтических наук,
Бузук Г. Н.

Поступила 11.06.2026 г.