

DOI: <https://doi.org/10.32653/CH22198-118>



Исследовательская статья

Каширская Наталья Николаевна
кандидат биологических наук, старший научный сотрудник
Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Россия
nkashirskaya81@gmail.com

Чернышева Елена Владиславовна
кандидат биологических наук, старший научный сотрудник
Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Россия
chernysheva1988@gmail.com

Хомутова Татьяна Эдуардовна
кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник
Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Россия
khomutova-t@rambler.ru

Евстигнеев Алексей Максимович
независимый исследователь
Тульский государственный университет, Тула, Россия
eustigneeew.oleg2015@yandex.ru

Клещенко Александр Александрович
кандидат исторических наук, старший научный сотрудник
Институт археологии РАН, Москва, Россия
sansanych@bk.ru

Малашев Владимир Юрьевич
кандидат исторических наук, старший научный сотрудник
Институт археологии РАН, Москва, Россия
malashev@yandex.ru

Мимоход Роман Алексеевич
кандидат исторических наук, старший научный сотрудник
Институт археологии РАН, Москва, Россия
mimokhod@gmail.com

Зенюк Дмитрий Игоревич
младший научный сотрудник
Азовский историко-археологический и палеонтологический музей-заповедник, Азов, Россия
dspl-online@dspl.ru

Для цитирования: Каширская Н.Н., Чернышева Е.В., Хомутова Т.Э., Евстигнеев А.М., Клещенко А.А., Малашев В.Ю., Мимоход Р.А., Зенюк Д.И., Амаякян С.Г., Бобохян А.А., Борисов А.В. Микробиологические следы древней пищи в сосудах из погребений // История, археология и этнография Кавказа. 2026. Т. 22. No 1. С. 98-118. doi.org/10.32653/CH22198-118

© Каширская Н.Н., Чернышева Е.В., Хомутова Т.Э., Евстигнеев А.М., Клещенко А.А., Малашев В.Ю., Мимоход Р.А., Зенюк Д.И., Амаякян С.Г., Бобохян А.А., Борисов А.В., 2026
© Дагестанский федеральный исследовательский центр РАН, 2026

Амаякян Симон Геворгович
кандидат исторических наук, старший научный сотрудник
Институт археологии и этнографии
Национальная академия наук Республики Армения, Ереван, Армения
s.hmayakyan@gmail.com

Бобохян Арсен Александрович
кандидат исторических наук, ведущий научный сотрудник
Институт археологии и этнографии
Национальная академия наук Республики Армения, Ереван, Армения
arsen.bobokhyan@sci.am

Борисов Александр Владимирович
кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник
Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Россия
a.v.borisovv@gmail.com

МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ СЛЕДЫ ДРЕВНЕЙ ПИЩИ В СОСУДАХ ИЗ ПОГРЕБЕНИЙ

Аннотация. Цель работы заключалась во введении в научный оборот новой информации о трофической структуре и таксономической диагностике микроорганизмов, сохранившихся в придонном грунте заполнения ритуальных сосудов из погребений в различных регионах Кавказа, степной зоны России и Армении. Были исследованы образцы грунта из 42 сосудов. В 4 образцах оценка численности трофических групп микробных сообществ позволила установить отсутствие пищи, в 16 образцах – наличие низкокалорийной пищи и в 12 образцах – наличие пищи с высоким содержанием жира. В 16 образцах грунта, половина из которых принадлежала к группе с высоким содержанием жира, впервые была проведена оценка таксономического положения пищевых бактерий по результатам секвенирования последовательности гена 16Sp-ПНК, а также дрожжей по результатам секвенирования последовательности участка гена ITS1–5.8S–ITS2–28Sp-ПНК. Были идентифицированы штаммы бактерий, осуществляющих молочнокислое брожение – *Sporolactobacillus terrae*, *Sporolactobacillus vineae*, *Heyndrickxia coagulans* и *Heyndrickxia acidiproducens*, дрожжи *Candida sorbosivorans*, а также патогенные бактерии *Bacillus licheniformis* и *Clostridium botulinum*. Наличие *Clostridium botulinum* оценивалось методом люминесцентной микроскопии выделенных из грунта консорциумов клеток. Уточнено филогенетическое положение штамма *Sporolactobacillus vineae*, выделенного ранее из грунта заполнения античной ойнохой. Таксономическая диагностика микроорганизмов в грунте ритуальных сосудов необходима для оценки и мониторинга микробных сообществ погребальных комплексов, где захоронение пищевых продуктов способствовало обогащению микробного разнообразия и обеспечивало консервацию древних биотехнологически значимых штаммов.

Ключевые слова: Кавказ; Крым; погребения; горшки; пища; липолитические микроорганизмы; молочнокислые бактерии

DOI: <https://doi.org/10.32653/CH22198-118>



Research paper

Natalya N. Kashirskaya
Cand. Biol. Sci., Senior Researcher
Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, RAS, Pushchino, Russia
nkashirskaya81@gmail.com

Elena V. Chernysheva
Cand. Biol. Sci., Senior Researcher
Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, RAS, Pushchino, Russia
chernysheva1988@gmail.com

Tatiana E. Khomutova,
Cand. Biol. Sci., Leading Researcher
Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, RAS, Pushchino, Russia
khomutova-t@rambler.ru

Alexey M. Evstigneev,
Tula State University, Tula, Russia
Independent Researcher
eustigneev.oleg2015@yandex.ru

Alexander A. Kleshchenko,
Cand. Hist. Sci., Senior Researcher
Institute of Archaeology, RAS, Moscow, Russia
sansanych@bk.ru

Vladimir Yu. Malashev,
Cand. Hist. Sci., Senior Researcher
Institute of Archaeology, RAS, Moscow, Russia
malashev@yandex.ru

Roman A. Mimokhod,
Cand. Hist. Sci., Senior Researcher
Institute of Archaeology, RAS, Moscow, Russia
mimokhod@gmail.com

Dmitry I. Zenyuk,
Junior Researcher, Department of Archaeology
Azov History, Archaeology and Palaeontology Museum-Reserve, Azov, Russia
dspl-online@dspl.ru

For citation: Kashirskaya N.N., Chernysheva E.V., Khomutova T.E., Evstigneev A.M., Kleshchenko A.A., Malashev V.Yu., Mimokhod R.A., Zenyuk D.I., Hmayakyan S.G., Bobokhyan A.A., Borisov A.V. Microbiological Traces of Ancient Food in Vessels from Burials. *History, Archeology and Ethnography of the Caucasus*. 2026. Vol. 22. N. 1. P. 98-118. doi.org/10.32653/CH22198-118

© Kashirskaya N.N., Chernysheva E.V., Khomutova T.E., Evstigneev A.M., Kleshchenko A.A., Malashev V.Yu., Mimokhod R.A., Zenyuk D.I., Hmayakyan S.G., Bobokhyan A.A., Borisov A.V., 2026
© Daghestan Federal Research Centre of RAS, 2026

Simon G. Hmayakyan
Cand. Hist. Sci., Senior Researcher
Institute of Archaeology and Ethnography, National Academy of Sciences of the Republic of Armenia,
Yerevan, Armenia
s.hmayakyan@gmail.com

Arsen A. Bobokhyan
Cand. Hist. Sci., Leading Researcher
Institute of Archaeology and Ethnography, National Academy of Sciences of the Republic of Armenia,
Yerevan, Armenia
arsen.bobokhyan@sci.am

Alexander V. Borisov
Cand. Biol. Sci., Leading Researcher
Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, RAS, Pushchino, Russia
a.v.borisovv@gmail.com

MICROBIOLOGICAL TRACES OF ANCIENT FOOD IN VESSELS FROM BURIALS

Abstract. The objective of this study was to introduce new data regarding the trophic structure and taxonomic identification of microorganisms preserved in the bottom sediment of ritual vessels. Samples were collected from various regions across the Caucasus, the steppe zones of Russia, and Armenia. Soil samples from 42 vessels were analyzed. Based on the quantitative assessment of trophic microbial groups, it was determined that 4 samples contained no food remains, 16 samples contained low-calorie food, and 12 samples contained food with high-fat content. In 16 of these samples – half of which belonged to the high-fat group – the taxonomic classification of food-related bacteria was conducted for the first time using 16S rRNA gene sequencing. Additionally, yeast strains were identified through ITS1–5.8S–ITS2–28S rRNA gene sequencing. The study identified lactic acid fermentation bacteria, specifically *Sporolactobacillus terrae*, *Sporolactobacillus vineae*, *Heyndrickxia coagulans*, and *Heyndrickxia acidiproducens*, as well as the yeast *Candida sorbosivorans*. Pathogenic bacteria, including *Bacillus licheniformis* and *Clostridium botulinum*, were also detected. The presence of *Clostridium botulinum* was verified via luminescence microscopy of cell consortia isolated from the soil. Furthermore, the phylogenetic position of the *Sporolactobacillus vineae* strain, previously isolated from the sediment of an ancient oinochoe, was refined. Taxonomic diagnostics of microorganisms in the soil of ritual vessels is essential for assessing and monitoring microbial communities within burial complexes. In these contexts, the interment of food products contributed to increased microbial diversity and facilitated the preservation of ancient, biotechnologically significant strains.

Keywords: Caucasus; Crimea; burials; vessels; food; lipolytic microorganisms; lactic acid bacteria

Введение

Современная археология рассматривает пищу как важную составляющую материальной культуры и коллективной идентичности древних народов и племен [1; 2]. Рацион населения мог отражать расслоение общества, быть результатом климатических сдвигов или изменений ресурсной базы [1]. Большинство исследований археологической пищи относятся к археоботанике [3] и археозоологии [4; 5; 6; 7]. Археоботанические остатки, как правило, сохраняются благодаря обугливанию [8; 9; 3]. Без пирогенного воздействия могут сохраняться зерна крахмала [10]. Большой массив данных о характере растительной пищи был получен в результате многочисленных исследований посуды и инструментов, предназначенных для перетирания употребляемых растений [11; 12; 13; 14]. В области археозоологии применяется таксономическая оценка фрагментов костей животных [6; 15]; методы палеопротеомики [7] и палеогеномики [16]. Анализ остеологических материалов из погребений раннего железного века позволил установить особенности видового и анатомического состава костей животных в погребальных комплексах различных категорий. В категории «напутственная пища» чаще всего встречались мясные части туш МРС, а в категории «жертвенный комплекс» – головы лошадей, реже КРС или мясные части туш МРС [17]. При изучении поселения золотоордынского времени Подымалово-1 были установлены относительные объемы потребления мяса домашних копытных, с применением коэффициента кратности весовых показателей туш разных видов, причем основное значение как в хозяйстве, так и в мясном питании принадлежало крупному рогатому скоту и лошади [18]. В погребениях I–II вв. в окрестностях поселения Херсонес 1 мясо копытных животных, как правило, располагалось в сосудах открытых форм (тарелки, миски, чашки, блюда), а в погребениях III–IV вв. – непосредственно на земле или поверх костей погребенного [19]. В качестве дополнительного археозологического материала могут рассматриваться костяные украшения и бытовые орудия из кости [20].

Если повреждение костей затрудняет их морфологический анализ, для таксономической идентификации животных применяется фингерпринтинг («отпечатки пальцев») – масс-спектрометрия маркерных пептидов коллагена, характерных для каждого таксона [21]. Метабаркодирование ДНК/РНК костей животных позволяет идентифицировать сразу несколько видов в одном образце костной массы [22].

К наиболее сложным объектам экспериментальной археологии относятся остатки ферментированных продуктов: хлеб, сыр, алкогольные изделия. В древних обществах эти продукты были центральными компонентами рациона [23]. При ферментации простые сахара преобразуются в спирт, органические кислоты и углекислый газ в микроаэрофильных или анаэробных условиях. Благодаря деятельности пробиотических бактерий повышается питательная ценность продукта и подавляется развитие патогенных микроорганизмов [24; 25].

Считается, что процессы ферментирования зерна, винограда и фруктов были открыты в Египте и Месопотамии в 4 тысячелетии до н.э. [26]. Древняя выпечка содержала как дрожжи, так и молочнокислые бактерии [27]. Штаммы дрожжей в керамических порах древних гончарных сосудов оказались генотипически похожими на современные дрожжи традиционных африканских напитков [28]. Анализ генетического разнообразия европейских и ближневосточных дрожжей указывает на тесную взаимосвязь между дрожжами хлеба и пива [23]. К одним из наиболее ранних одомашненных штаммов могли принадлежать дрожжи, ДНК которых была выделена из сосудов, датированных 3150 г. до н. э. [29]. Однако, анализ ДНК современных дрожжевых штаммов, с учетом их генетических мутаций, позволяет предполагать, что одомашнивание древнейшего штамма *S. cerevisiae* произошло гораздо раньше, около 11000 лет назад [23].

Не менее длинной является история соложения. Возникновение пивоварения относится к начальным стадиям выращивания зерновых. В раннем неолитическом Китае соложение начали практиковать около 7000 лет до н.э. [30; 31], в Судане – около 9000 лет до н.э. [32; 33], в Греции его связывают с появлением первой керамики [34], а в Центральной Америке – с началом использования кукурузы [35]. О производстве пива из зерновых свидетельствует наличие орудий труда – каменных бассейнов,

точильных камней и очагов, а также остатков ячменя [36; 33]. К древнейшим методам соложения относится изготовление баппира – пивного хлеба, жевание зерна и применение плесневых грибов [37; 38]. В пивоварении молочнокислое брожение наиболее часто индуцируется молочнокислыми бактериями *Lactobacillus*, *Leuconostoc* и *Pediococcus* [39].

В отличие от редких находок пищевых артефактов, погребальные сосуды в захоронениях встречаются повсеместно. Исходное содержимое большинства сосудов полностью разложилось к настоящему времени, однако в грунте их заполнения могут сохраняться следы пищи: ферменты, связанные с ее разложением [40; 41; 42] и покоящиеся формы микроорганизмов, в том числе – бактерий, осуществляющих молочнокислое брожение [43]. Впервые наличие бактерий, способных к молочнокислому брожению, было показано Е.В. Демкиной при изучении содержимого сосуда эпохи бронзы катакомбной культуры XVI–XV вв. до н.э. [44].

Цель настоящей работы заключалась во введении в научный оборот новой информации о трофической структуре и таксономической диагностике микроорганизмов, сохранившихся в придонном грунте заполнения ритуальных сосудов из разновозрастных погребений на территории различных регионов. Исследование продолжает серию работ по комплексному изучению обширного блока образцов из древних сосудов, собранных на территории степной зоны, из могильников разных эпох и разной культурной принадлежности. Выбор степной зоны обусловлен минимальным влиянием внешних условий на микробные сообщества в грунте сосудов, поскольку промачивание почвы на глубину погребений в большей части случаев здесь не происходит, в отличие от лесной зоны. Ранее в этих же образцах нами проводилась оценка численности липолитических бактерий, использующих жиры в качестве источника питания, и комплексная оценка липазной активности [40–43]. В связи с тем, что полнота археологических данных в рассматриваемом блоке образцов сильно варьирует (для большинства сосудов известно только время погребения, но не известны внешний вид и величина сосуда, а также пол и возраст погребенного), в настоящей работе мы не ставили задачу оценить особенности погребальной пищи по микробиологическому следу в различных археологических контекстах. В задачи входило оценить соотношение трофических групп микробных сообществ в грунте сосудов, выделить консорциумы пищевых бактерий и провести таксономическую идентификацию биотехнологически значимых штаммов, выделенных в чистые культуры. Проведенная ранее диагностика чистой культуры, полученной из грунта заполнения античной ойнохой из погребения №370 грунтового могильника Волна-1, показала сходство выделенного штамма с известным штаммом *Sporolactobacillus pectinivorans* [43]. В настоящей работе идентификация этого штамма была уточнена, с учетом его более высокого генетического сходства с другим видом споролактобацилл – *Sporolactobacillus vineae*. Диагностика остальных биотехнологически значимых штаммов микроорганизмов, полученных из 16 образцов грунта погребальных сосудов, была проведена нами впервые. Мы полагаем, что настоящая работа важна для получения представлений о микроорганизмах, принимавших участие в ферментации пищевых продуктов прошлых эпох.

Объекты и методы исследования

Объектами исследования были пробы грунта из погребальных сосудов следующих археологических памятников (таблица 1): Братские-1 курганы (III–IV вв. н.э., аланская культура, Чеченская Республика), Октябрьский (III–I половина V в. н.э., аланская культура, РСО-Алания), Волна-1 (V–III вв. до н.э., Таманский полуостров), Литвиновский (III тыс. до н.э. – XIV в. н.э., Ростовская область), Волхонские выселки (XXVII–XXII вв. до н.э., Липецкая область), Нор-Армавир (VII в. до н.э., урартская культура, Армения), «Мецамор» (конец V тыс. до н.э., урартская культура, Армения).

Археологические сосуды пронумерованы в том порядке, в котором они будут приводиться в обсуждении результатов (табл. 2). Всего было проанализировано 42 образца грунта. Образцы отбирались в поле, с соблюдением асептических условий, из придонного слоя толщиной 1–2 см и хранились в лаборатории в герметически закрытых пластиковых пакетах при комнатной температуре.

Методы исследований

Исследование на всех этапах, за исключением таксономической идентификации бактерий и дрожжей, проводилось в лаборатории археологического почвоведения ИФХиБПП РАН. Определение таксономической принадлежности бактерий и дрожжей проводилось в ЦКП Биоинженерия ФИЦ «Фундаментальных основ биотехнологии» РАН.

Оценка численности трофических групп микроорганизмов. Для оценки численности трофических групп микроорганизмов, способных к участию в разложении пищевых продуктов, проводился посев из грунта на твердые питательные среды. Подробная методика посева и состав сред представлены в Приложении 1.

Липолитические микроорганизмы, растущие на твердой питательной среде с добавлением Твин-80, связаны с разложением жиров. Широкий спектр протеолитических микроорганизмов, участвующих в разложении белков, учитывался на мясопептонном агаре (МПА) или дрожжевом пептонном агаре (ДПА). В качестве диагностической среды для подсчета протеолитических бактерий, предпочитающих белки молока, мы выбрали среду М-17, используемую для роста молочнокислых бацилл. Амилолитические микроорганизмы, способные к усвоению крахмала, выращивались на крахмалоаммиачном агаре (КАА). Олиготрофная группа, к которой относится большинство почвенных микроорганизмов, использующих низкие концентрации органических веществ после их утилизации всеми вышеперечисленными группами, учитывалась на почвенном агаре (ПА).

Таблица 1. Типы сосудов и номера погребений (*отмечены сосуды, откуда проводилось выделение чистых культур биотехнологически значимых микроорганизмов (см. Приложение 3) / Table 1. Vessel types and burial numbers (*asterisks indicate vessels from which pure cultures of biotechnologically significant microorganisms were isolated; see Appendix 3).

№	Могильник	Погребение	Тип сосуда
1	Волна-1	681	Ойнохойя
2	Братские-1 курганы	1425	Кружка
3	Братские-1 курганы	1443	Кувшин
4	Братские-1 курганы	1373	Миска
5	Октябрьский I	861	Кувшинчик
6	Октябрьский I	837	Кувшин №1
7	Октябрьский I	1063	Кружка
8	Октябрьский I	1063	Кувшинчик
9	Братские-1 курганы	1395	Миска
10	Октябрьский I	802	Кувшинчик
11	Октябрьский I	838	Кувшин
12	Волна-1	370	Ойнохойя*
13	Волна-1	352	Амфора
14	Октябрьский I	857	Миска*
15	Братские-1 курганы	1469	Кувшин
16	Октябрьский I	815	Кувшинчик
17	Братские-1 курганы	1383	Кружка
18	Волна-1	680	Кувшин
19	Братские-1 курганы	1452	Кувшин*
20	Октябрьский I	815	Корчага*
21	Братские-1 курганы	1355	Миска*
22	Октябрьский I	814	Кружка
23	Литвиновский	К1(10)	Горшок*
24	Октябрьский I	837	Кувшин №2
25	Октябрьский I	14	Кувшинчик
26	Октябрьский I	14	Миска
27	Братские-1 курганы	1452	Кувшин (подношение)*

28	Литвиновский	К. 1 (16)	Курильница
29	Волхонские выселки	К. 1 (1)	Горшок
30	Братские-1 курганы	1355	Кувшинчик
31	Братские-1 курганы	1452	Кружка
32	Октябрьский I	265	Кувшинчик
33	Братские-1 курганы	1452	Миска*
34	Нор-Армавир	Раскоп Л-7	Горшок №2*
35		Раскоп Л-7	Горшочек №3*
36		Раскоп Л-7	Кубок №4*
37		Раскоп Л-7	Кувшин №5*
38		Раскоп Л-7	Кубок №6*
39		Раскоп Л-7	Кувшин №7*
40		Раскоп Л-7	Горшочек №10*
41	Мецамор	Культурный слой	Кувшинчик SF 223*
42		Культурный слой, сектор А1, контекст 687	Кувшинчик SJ 2*

Выделение консорциумов микроорганизмов, способных к молочнокислому брожению. Консорциумы (ассоциации) микроорганизмов, способных к ферментации пищевых продуктов, были выделены путем инкубирования образцов грунта в жидкой питательной среде Elliker, используемой для выделения из природных источников молочнокислых стрептококков [45] и на среде MRS, используемой для выделения молочнокислых бацилл [46]. Подробная методика выделения и состав сред представлены в Приложении 2. Оценка морфологии клеток в консорциумах проводилась методом люминесцентной микроскопии, после окраски препаратов акридином оранжевым.

Выделение чистых культур микроорганизмов, способных к молочнокислому брожению, и определение их таксономической принадлежности. Чистые культуры биотехнологически значимых микроорганизмов, способных осуществлять молочнокислое брожение, были выделены из грунта погребальных сосудов на среде Rogosa (см. Приложение 2). Выделение ДНК из биомассы бактерий проводили согласно методу [47]. Для оценки таксономической принадлежности бактерий проводилось секвенирование ПЦР-фрагментов гена 16Sр-РНК. Для оценки таксономической принадлежности грибов исследовался участок гена рибосомального оперона ITS1–5.8S–ITS2–28Sр-РНК. Более подробно методика оценки таксономической принадлежности микроорганизмов представлена в Приложении 3.

Результаты и обсуждение

Развитие микробных сообществ в погребальных сосудах после смешивания пищи с грунтом заполнения могильной ямы, в зависимости от характера пищи, могло происходить следующим образом. Твердые продукты с высоким содержанием жира и низкой его дисперсией (такие как жирное мясо, масло, сыр) формировали зоны с низкой доступностью кислорода, где преимущество получали бактерии, обладающие липолитической активностью и способные к росту в микроаэрофильных и анаэробных условиях. При этом нарушение воздушного режима почвы подавляло рост автохтонных олиготрофных бактерий. Жидкие продукты с низким содержанием питательных веществ не нарушали воздушный режим почвы и могли служить источником питания для олиготрофных почвенных микроорганизмов. Жидкие молочные продукты, включающие белок и жир в диспергированном состоянии [48], способствовали росту численности всех групп микроорганизмов, как пищевых, так и почвенных.

На рис. 1 представлена кластеризованная тепловая карта численности трофических групп микроорганизмов в образцах с низкой интенсивностью их роста на твердых питательных средах (до 1,5 млн КОЕ/г почвы). Преобладающими группами здесь были липолитические бактерии, утилизирующие жир, и олиготрофные бактерии, растущие на почвенном агаре.

В отдельный кластер выделен образец № 1 – ойнохойя из погребения 681 грунтового могильника Волна-1. Здесь численность всех трофических групп, кроме олиготрофов, не превышала 0,3 млн КОЕ/г почвы. Повышенная численность олиготрофных бактерий в образце свидетельствует о том, что

почвенное микробное сообщество могло принимать непосредственное участие в разложении напитка, который содержался в ойнохойе. Проведенная ранее таксономическая идентификация штамма *Sporolactobacillus*, выделенного нами из грунта ойнохойи, позволила с высокой вероятностью установить здесь исходное наличие вина [43].

Два объекта следующего кластера – № 2 (кружка из погр. 1425) и № 3 (кувшин из погр. № 1443) курганного могильника Братские-1 курганы – отличались относительно высокой численностью липолитических бактерий на фоне предельно низких значений численности остальных групп.

Остальные сосуды группировались в два крупных кластера по численности и соотношению липолитических и олиготрофных микроорганизмов. Низкая численность олиготрофных бактерий отмечена в образцах № 4–13. При этом в грунте из четырех сосудов (№ 8–11) микробный след не наблюдался. Эти сосуды могли быть пустыми или содержали только воду. Остальные варианты могли содержать низкокалорийную пищу. О возможности ее ферментации свидетельствуют смешанные бактериальные культуры, способные к сбраживанию молока, выделенные из сосудов № 1, 6, 12–14, 16, 18, 19 (табл. 2).

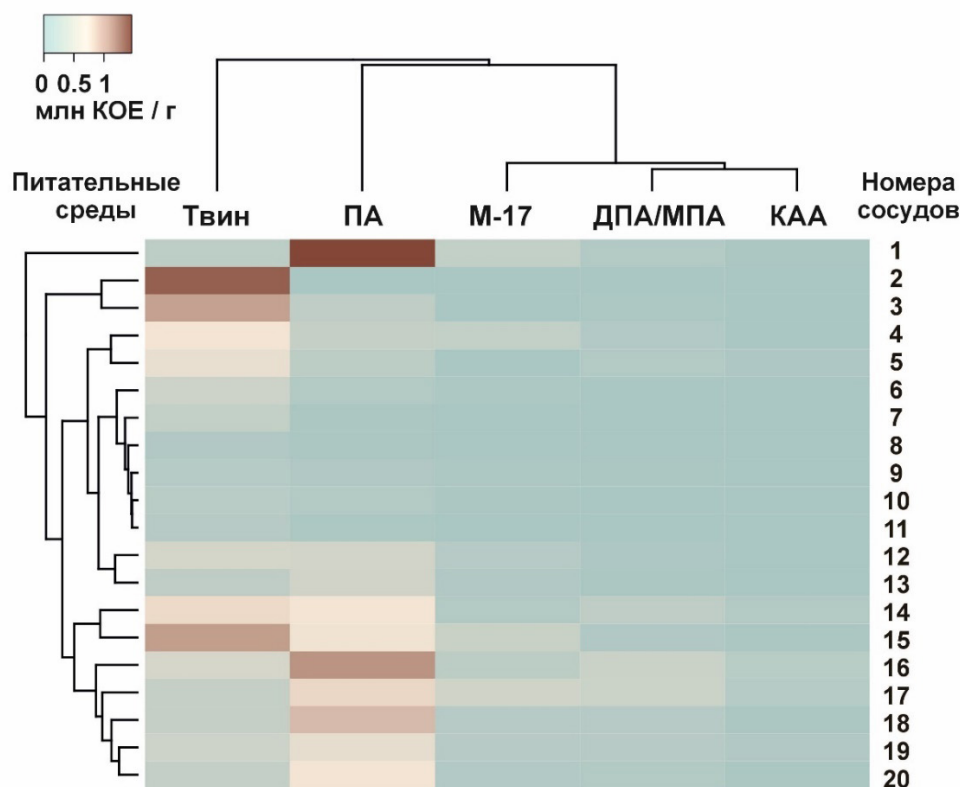


Рис. 1. Кластеризованная тепловая карта численности трофических групп микроорганизмов, растущих на твердых питательных средах (см. Приложение 1, табл. 1), в образцах грунта со дна сосудов, где была зафиксирована низкая интенсивность роста микроорганизмов (до 1,5 млн КОЕ/г почвы)

Fig. 1. Clustered heatmap of the abundance of microbial trophic groups grown on solid nutrient media (see Appendix 1, Table 1) in sediment samples from the bottom of vessels where low microbial growth intensity was recorded (up to 1.5 million CFU/g soil)

На рис. 2 представлены результаты кластерного анализа численности трофических групп в образцах с высокой интенсивностью их роста на питательных средах. Все эти сосуды содержали жирную пищу, о чем свидетельствует преобладание липолитических бактерий, численность которых достигала 12 млн КОЕ/г почвы. В отдельную группу выделялись миска и кружка из детских погребений (№ 21 и № 22). Здесь с наибольшей вероятностью можно предположить исходное присутствие жидких молочных продуктов, поскольку отмечено высокое изобилие протеолитических бактерий на содержащей лактозу среде М-17, а высокая численность олиготрофных микроорганизмов свидетельствует

о благоприятном воздушном режиме. Известно, что жир в плазме молока присутствует в диспергированном состоянии. Жировая фаза представлена микроскопическими шарообразными каплями, средний диаметр которых сопоставим с размерами микробных клеток – от 2 до 2,5 мкм [48]. Жидкие молочные продукты не нарушают воздушный режим почвы и не препятствуют развитию автохтонной почвенной микрофлоры.

Таблица 2. Результаты сбраживания молока консорциумами бактерий (культурами, состоящими из нескольких штаммов или видов), выделенными из археологических сосудов, при 40°C (*отмечены образцы, способные к сбраживанию молока при 30°C) / Table 2. Results of milk fermentation at 40°C by bacterial consortia (cultures consisting of several strains or species) isolated from archaeological vessels (*asterisks indicate samples capable of fermenting milk at 30°C).

Могильник	Образец	Время образования молочного сгустка смешанной культурой
Литвиновский	№ 28 курильница К.1 (П.16)	Более суток
Нор-Армавир	№ 34 горшок №2 (Л-7)	
	№ 35 малый горшок №3(Л-7)	
	№ 38 кубок №6 (Л-7)	
	№ 39 кувшин №7 (Л-7)	
Волна-1	№1 ойнохойя (681)	3 часа*
	№12 ойнохойя (370)	
	№18 кувшин (680)	6 часов
	№13 амфора (352)	
Братские-1 курганы	№33 миска (1452)	3 часа
	№31 кружка (1452)	Более суток
	№19 кувшин (1452)	
	№27 кувшин-подношение (1452)	
	№21 миска (1355)	
Октябрьский	№16 кувшинчик (815)	3 часа
	№6 кувшин №1 (837)	Длительное
	№14 миска (857)	Длительное
	№22 кружка (814)	Длительное

В отдельную подгруппу был выделен образец № 23 – горшок эпохи бронзы из курганного могильника Литвиновский. Грунт из этого горшка отличался максимальной численностью липолитических бактерий и низкой численностью остальных групп. Следы исходного продукта в горшке представляли собой тлен бурого цвета, комковато-порошистой структуры. В образце № 28 – курильнице из того же могильника – был обнаружен аналогичный тлен. Благодаря высокой численности липолитических бактерий курильница № 28 заняла отдельное положение в кластере III. Здесь могли содержаться жир или смола, употребляемые при совершении ритуалов погребального обряда.

Верхнюю подгруппу кластера III составили образцы № 24–26 – кувшин, кувшинчик и миска из курганного могильника Октябрьский. Ни в одном из этих сосудов не был обнаружен морфологически различимый тлен, однако ингибирование роста всех микробных групп, кроме липолитических бактерий, может свидетельствовать о создании анаэробных условий вследствие смешивания почвы с гидрофобной жировой фазой.

Нижняя подгруппа кластера III включала более равновесные варианты трофической структуры микробных сообществ. Здесь обращает на себя особое внимание образец № 27 – кувшин-подношение из коллективного погребения 1452. Грунт из кувшина отличался повышенной численностью бактерий, разлагающих белок. Инкубация микробного консорциума из грунта кувшина № 27 в анаэробных условиях, при 24% углекислого газа в отсутствие кислорода, позволила обнаружить с помощью люминесцентной микроскопии клетки возбудителя ботулизма – *Clostridium botulinum*. Такие же результаты были получены для кувшина № 19, принадлежавшего мужчине из погребения 1452, а в миске № 21 из детского погребения 1355 *C. botulinum* не выявлялся. Известно, что подавляющее число случаев ботулизма связаны с употреблением мяса [49], тогда как случаи заражения молочных продуктов клостридиями считаются достаточно редкими [50; 51; 52]. Попадание *C. botulinum* в пищевые продукты, как правило, происходит вследствие недостаточной очистки сырья от почвенных частиц, поэтому интенсивное заражение содержимого погребальных сосудов спорами *C. botulinum* очевидно, происходило после контакта пищи с грунтом заполнения могильной ямы. Но условия для прорастания спор возбудителя ботулизма могли быть благоприятными только в случае прекращения доступа кислорода. Кроме того, выделение кислот другими видами пищевых микроорганизмов могло блокировать рост *C. botulinum*. Порча продуктов в погребениях – как молочнокислое брожение (в случае молока), так и аэробное гниение (в случае мяса), сопровождалась увеличением кислотности среды. Однако в отдельных зонах заполнения погребального сосуда могли развиваться анаэробные условия, давая преимущество развитию почвенных клостридий, в том числе – *C. botulinum*. Необходимо отметить, что *C. botulinum* является одним из агентов анаэробного гниения белка в составе мяса, рыбы или продуктов растительного происхождения, тогда как маслянокислое брожение молока в анаэробных условиях вызывают другие виды клостридий – такие, как *C. butyricum* и *C. pasteurianum*. Таким образом, содержимое кувшинов № 19 и № 27 по наличию *C. botulinum* можно идентифицировать как не молочный белковый продукт.

Кластер IV, включающий кружку из коллективного погр. 1452 курганного могильника Братские-1 курганы, найденную у скелета женщины (№ 31) и кувшинчик из погр. 265 курганного могильника Октябрьский I (№ 32), характеризовался высокими значениями численности липолитических микроорганизмов – до 6 млн КОЕ / г почвы. Пища в этих сосудах была более калорийной, по сравнению с образцами из кластера III. В кружке №31 мог содержаться зерновой продукт, на что указывает высокая численность амилолитических бактерий, растущих на крахмалоаммиачном агаре.

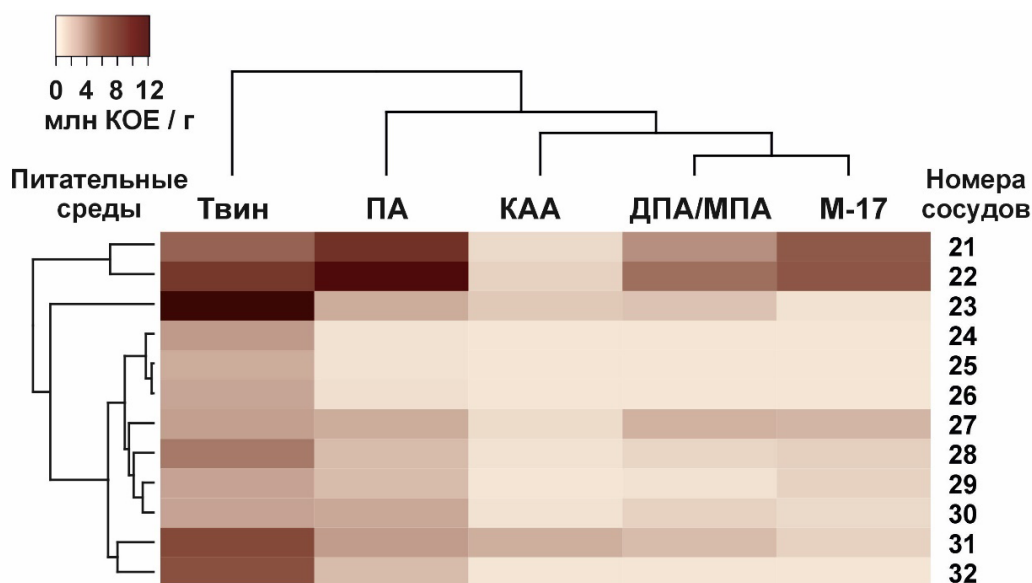


Рис. 2. Кластеризованная тепловая карта численности трофических групп микроорганизмов, растущих на твердых питательных средах (см. Приложение 1, табл. 1), в образцах грунта со дна сосудов, где была зафиксирована высокая интенсивность роста микроорганизмов (численность до 12 млн КОЕ / г почвы)

Fig. 2. Clustered heatmap of the abundance of microbial trophic groups grown on solid nutrient media (see Appendix 1, Table 1) in sediment samples from the bottom of vessels where high microbial growth intensity was recorded (up to 12 million CFU/g soil)

Таким образом, анализ двух групп образцов грунта, различающихся по биологической активности микробных сообществ, выявил частые случаи повышенной численности липолитических бактерий. Здесь же наблюдались наименьшие коэффициенты вариации 62–78%, по сравнению с остальными трофическими группами – от 100 до 150%. Таким образом, липолитические микроорганизмы, как наиболее устойчивые к условиям погребения, были выделены в качестве оптимального маркера присутствия пищи в погребальных сосудах.

В образце № 33 численность трофических групп микробного сообщества не оценивалась из-за чрезвычайно малого количества материала. Образцы № 34–42, в целом, характеризовались низкой интенсивностью роста микроорганизмов на питательных средах, однако по результатам генетического анализа выделенных культур, однозначно, содержали пищевые продукты.

Из 13 сосудов (табл. 3) были выделены и идентифицированы чистые культуры бактерий, способных к сбраживанию молока: *Sporolactobacillus terrae* (№ 23, 34–40); *Sporolactobacillus vineae* (№ 12); *Heyndrickxia coagulans* (№ 19, 33, 41); *Heyndrickxia acidiproducens* (№ 42). Из двух сосудов были выделены условно патогенные спорообразующих бациллы, перспективные для биотехнологии: *Bacillus licheniformis* (№ 21); *Bacillus thuringiensis* (№ 27). Дрожжи *Candida sp.* были выделены из сосудов № 14 и № 20. Филогенетическое положение выделенных штаммов представлено в приложении 4 (рис. 1–3).

Таблица 3. Результаты таксономической идентификации чистых культур микроорганизмов из грунта сосудов археологических памятников / Table 3. Taxonomic identification results of pure microbial cultures isolated from the sediment of vessels from archaeological sites.

Могильник	Образец	Микроорганизм
<i>Бактерии</i>		
Литвиновский	№ 23 Горшок К1(10)	<i>Sporolactobacillus terrae</i>
Нор Армавир	№ 34 Горшок №2 (Л-7)	
	№ 35 Горшочек №3 (Л-7)	
	№ 36 Кубок №4 (Л-7)	
	№ 37 Кувшин №5 (Л-7)	
	№ 38 Кубок №6 (Л-7)	
	№ 39 Кувшин №7 (Л-7)	
№ 40 Горшочек №10 (Л-7)		
Братские-1 курганы	№ 19 Кувшин (1452)	<i>Heyndrickxia coagulans</i>
	№ 33 Миска (1452)	
Мецамор, культурный слой	№ 41 Кувшинчик SF 223	<i>Heyndrickxia acidiproducens</i>
	№ 42 Кувшинчик SJ 2 (сектор А1, контекст 687)	
Волна-1	№ 12 Ойнохойя (370)	<i>Sporolactobacillus vineae</i>
Братские-1 курганы	№ 21 Миска (1355)	<i>Bacillus licheniformis</i>
	№ 27 Кувшин (1452)	<i>Bacillus thuringiensis</i>
<i>Дрожжи</i>		
Октябрьский I	№ 14 Миска (857)	<i>Дрожжи Candida sp.</i>
Октябрьский I	№ 20 Корчага (815)	

Представители рода *Sporolactobacillus* входят в состав пищевых продуктов [53], некоторые из них могут быть связаны с ферментацией вина [54]. Ранее была показана высокая вероятность присутствия вина для ойнохойи № 12 из погребения № 370 грунтового могильника Волна-1 [43]. Выделенный из ойнохойи №12 штамм *Sporolactobacillus*, по исходным результатам секвенирования ПЦР-фрагментов гена 16Sp-РНК [43], был генетически близок к перспективному для пищевой промышленности виду *S. pectinivorans* [55], однако после уточнения расположения штамма на филогенетическом древе, с учетом статистической достоверности порядка его ветвления, определенной с помощью анализа 1000 альтернативных деревьев, штамм в настоящее время отнесен к виду *Sporolactobacillus vineae*

(см. Приложение 4, рис. 1). Неоднозначный статус этого штамма указывает на его новизну, для доказательства которой необходима полная расшифровка генома.

Heyndrickxia coagulans (до 2020 года *Bacillus coagulans*) применяется в процессах изготовления йогурта [56]. Многочисленные пробиотические штаммы *H. coagulans* способствуют росту полезных бактерий и подавляют рост вредных, а также положительно влияют на иммунную систему человека и животных [57; 58; 59].

Другой вид *Heyndrickxia* – *H. Acidiproducens*, обладает мощной кислотообразующей способностью [60], вырабатывает антибактериальные и антиоксидантные метаболиты, эффективные в отношении патогенов с множественной лекарственной устойчивостью [61; 62], используется при ферментации йогурта на основе растительного сырья [63].

Bacillus licheniformis был выделен нами из детской миски, где микробиологическая реконструкция погребальной пищи показала наличие молочного жира и белка. Исходное присутствие *B. Licheniformis* в молочном продукте более вероятно, чем загрязнение из почвы, поскольку основной средой обитания этих бактерий является молоко и продукты его переработки [64]. В качестве одного из основных агентов порчи молока *B. Licheniformis* выступает благодаря своей способности к быстрому росту. Некоторые штаммы *B. Licheniformis* вырабатывают токсины и вызывают отравления [65], однако его безопасные пробиотические штаммы используются в производстве сыров [66].

Bacillus thuringiensis повсеместно встречается в окружающей среде и тесно связан с пищей [67].

Дрожжи *Candida sorbosivorans*, выделенные из миски и корчаги курганного могильника Октябрьский, являются частью естественной микрофлоры меда [68].

Таким образом, штаммы пищевых микроорганизмов, выделенные нами из грунта погребальных сосудов, оказались генетически близки к современным пробиотическим и патогенным штаммам.

Выводы

В качестве оптимального маркера присутствия пищи в погребальных сосудах может рассматриваться трофическая группа липолитических микроорганизмов, как наиболее устойчивая к условиям погребения.

В выборке из 42 сосудов, найденных в разновозрастных погребениях различных регионов, только в четырех случаях не удалось выявить микробиологические следы пищевых продуктов. В грунте из 16 сосудов установлена низкая интенсивность роста микроорганизмов на твердых питательных средах. Однако из половины сосудов рассматриваемой группы были выделены консорциумы бактерий, способных к сбраживанию молока, что может свидетельствовать об исходном присутствии ферментированной пищи – как молочной, так и мясной.

В 12 сосудах выявлена высокая численность микроорганизмов на твердых питательных средах. Максимальные показатели численности липолитических и протеолитических бактерий в таких сосудах могут быть связаны с исходным присутствием твердой пищи – продуктов типа сыра или творога.

В двух сосудах из детских погребений могильников Октябрьский и Братские-1 курганы с высокой вероятностью находился жидкий молочный продукт. Из грунта миски в детском погребении был выделен *Bacillus licheniformis*, основной средой обитания которого является молоко и продукты его переработки.

Впервые проведена оценка таксономической принадлежности бактерий и дрожжей из погребальных сосудов. Идентифицированы штаммы бактерий, осуществляющих молочнокислородное брожение – *Sporolactobacillus terrae*, *Sporolactobacillus vineae*, *Heyndrickxia coagulans* и *Heyndrickxia acidiproducens*, дрожжи *Candida sorbosivorans*, а также патогенные бактерии *Clostridium botulinum* и *Bacillus licheniformis*.

Обнаружение как пробиотических, так и патогенных микроорганизмов в грунте погребальных сосудов имеет важное значение для оценки и мониторинга микробных сообществ погребальных комплексов, где захоронение пищевых продуктов способствовало обогащению микробного разнообразия и обеспечивало консервацию древних биотехнологически значимых штаммов.

Приложение 1

Для оценки трофической структуры микробных сообществ придонного грунта погребальных сосудов использовались следующие питательные среды (таблица 1): среда для липолитических микроорганизмов на основе твин-80; среда для протеолитических микроорганизмов – дрожжевой или мясной пептонный агар – ДПА/МПА; среда М-17, используемая для выделения молочнокислых бактерий из природных источников; среда для амилитических микроорганизмов – крахмалоаммиачный агар КАА; среда для олиготрофных микроорганизмов – почвенный агар ПА.

Навеска почвы 1 г помещалась в стерильную пластиковую пробирку (50 мл) и заливалась 10 мл стерильного 0.5% раствора пиродифосфата натрия с добавлением 0.1% пирувата натрия. Почвенная суспензия обрабатывалась ультразвуком на дезинтеграторе QSONICA CL-188 на 30% мощности прибора. Суспензию разводили в 100 – 1000 раз путем последовательного перенесения 1 мл суспензии в 9 мл стерильной водопроводной воды. Затем 50 мкл. итогового разведения наносили на поверхность твердой питательной среды в чашках Петри. Инкубация колоний проводилась в термостатах при температуре 25 °С в течение 5 – 7 суток.

Таблица 1. Состав питательных сред для культивирования почвенных и пищевых микроорганизмов из грунта сосудов / Table 1. Composition of nutrient media for the cultivation of soil and food-related microorganisms isolated from vessel sediment.

Название питательной среды	Состав питательной среды (г/л)
Твин	Твин-80 (10), пептон (10), натрий хлористый (5), кальций хлористый (0.01), агар (20)
ДПА/МПА	Дрожжевой или мясной пептон (10), агар (20)
М-17	Лактоза (5), пептон соевый (5), пептон мясной (2.5), пептон казеиновый (2.5), экстракт дрожжевой (2.5), экстракт мясной (5), кислота аскорбиновая (0.5), натрия 3-глицерофосфат (19), магний серноокислый (0.25), агар (12.75)
КАА	Крахмал растворимый (10), аммоний серноокислый (2), калий фосфорнокислый двузамещенный (1), магний серноокислый 7-водный (1), натрий хлористый (1), кальций углекислый (3), агар (15)
ПА	Чернозем (200), агар (20)

Приложение 2

Для выделения чистых культур микроорганизмов, способных к ферментации пищевых продуктов, навеску придонного грунта заполнения из погребальных сосудов помещали в пробирку и заливали стерильным бульоном Elliker в соотношении 1:5. Инкубация накопительной культуры составляла от 2 суток (образцы из погребений Армении) до 30 суток (образцы из погребений юга России).

Для получения колоний смешанных культур молочнокислых бактерий и дрожжей после инкубации в жидких питательных средах были использованы следующие твердые питательные среды (таблица 2): Среда на основе томатного сока – томатно-соковый агар ТСА, стандартные среды MRS и Rogosa, дифференциальный агар Валлерштейна ДАВ, используемый для выделения молочнокислых бактерий, с подавлением роста плесневых грибов.

Инкубация колоний смешанных культур молочнокислых бактерий и дрожжей проводилась в анаэробных условиях «Анаэробная система BBL Gas Pac 100» при концентрации CO₂ более 10%.

Микропрепараты готовили с помощью бактериологической петли, клетки окрашивали акридином оранжевым в концентрации 0.05 мкг/мл, высушивали и просматривали под люминесцентным микроскопом «Leica DM 2000» с использованием синего светофильтра.

Таблица 2. Состав питательных сред для выделения бактерий, способных к сбраживанию молока, из грунта сосудов / Table 2. Composition of nutrient media for the isolation of milk-fermenting bacteria from vessel sediment.

Название питательной среды	Состав питательной среды (г/л)
Elliker (Sigma)	Казеина гидролизат (20), экстракт дрожжевой (5), желатин (2.5), глюкоза (5), лактоза (5), сахароза (5), натрий хлористый (4), натрий уксуснокислый (1.5), кислота аскорбиновая (0.5)
MRS (Sigma)	Пептон казеиновый (10), экстракт мясной (8), экстракт дрожжевой (4), глюкоза (20), калий фосфорнокислый двузамещенный (2), аммоний лимоннокислый двузамещенный (2), натрий уксуснокислый (5) магний сернокислый (0.2), марганец сернокислый (0.04)
TCA (Sigma)	Томатный порошок (20), гидролизат казеина (10), пептонизированное молоко (10), агар (11)
Rogosa (Sigma)	Пептон казеиновый (10), экстракт дрожжевой (5), глюкоза (20), калий фосфорнокислый однозамещенный (6), аммоний лимоннокислый (2), натрий уксуснокислый (15), магний сернокислый (0.575), сульфат железа II (0.034), марганец сернокислый (0.12), агар (15).
ДАВ (Sigma)	Циклогексимид (0.004), бромкрезоловый зеленый (0.022), кальций хлористый (0.125), казеина гидролизат (5), декстроза (50), хлорид железа III (0.0025), магний сернокислый (0.125), марганец сернокислый (0.0025), калий фосфорнокислый однозамещенный (0.55), калий хлористый (0.425), экстракт дрожжевой (4), агар (14)

Приложение 3

Для таксономической идентификации чистых культур проводилась полимеразная цепная реакция и дальнейшее секвенирование, с использованием универсальной праймерной системы (11f-1492r). Для оценки таксономической принадлежности бактерий проводилось секвенирование ПЦР-фрагментов гена 16Sp-РНК, для оценки таксономической принадлежности грибов – секвенирование ПЦР-фрагментов гена рибосомального оперона ITS1 – 5.8S – ITS2 – 28Sp-РНК. В данном случае использовалась праймерная система ITS5 – LR5, позволяющая амплифицировать участок ДНК, включающий межгенную область, 5.8s РНК и участок 28s РНК. Температурно-временной профиль ПЦР включал ряд циклов: первый – 94°C × 9 мин, 55°C × 1 мин, 72°C × 2 мин; последующие 30 циклов – 94°C × 1 мин, 55°C × 1 мин, 72°C × 2 мин; завершающий цикл – 72°C × 7 мин. Продукты ПЦР анализировали с помощью электрофореза в 1% геле агарозы (для бактерий) и 2% геле агарозы (для грибов) при напряженности электрического поля 6 В/см.

Выделение и очистку продуктов ПЦР проводили из легкоплавкой агарозы с применением набора реактивов Wizard PCR Preps (Promega, США), согласно рекомендациям производителя. Секвенирование полученных ПЦР-фрагментов проводили по методу Сэнгера с соавторами с помощью набора реактивов BigDye Terminator v.3.1 (Applied Biosystems, Inc., USA) на генетическом анализаторе 3730 (Applied Biosystems, Inc., USA) ЦКП “Биоинженерия” ФИЦ Биотехнологии РАН согласно инструкциям производителя. Филогенетический анализ полученных нуклеотидных последовательностей проводили на основе программы BLAST в базе данных NCBI GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>).

Приложение 4.

Филогенетическое положение выделенных штаммов определялось с использованием метода “maximum likelihood”. Цифрами показана статистическая достоверность порядка ветвления, определенная с помощью “bootstrap” – анализа 1000 альтернативных деревьев.

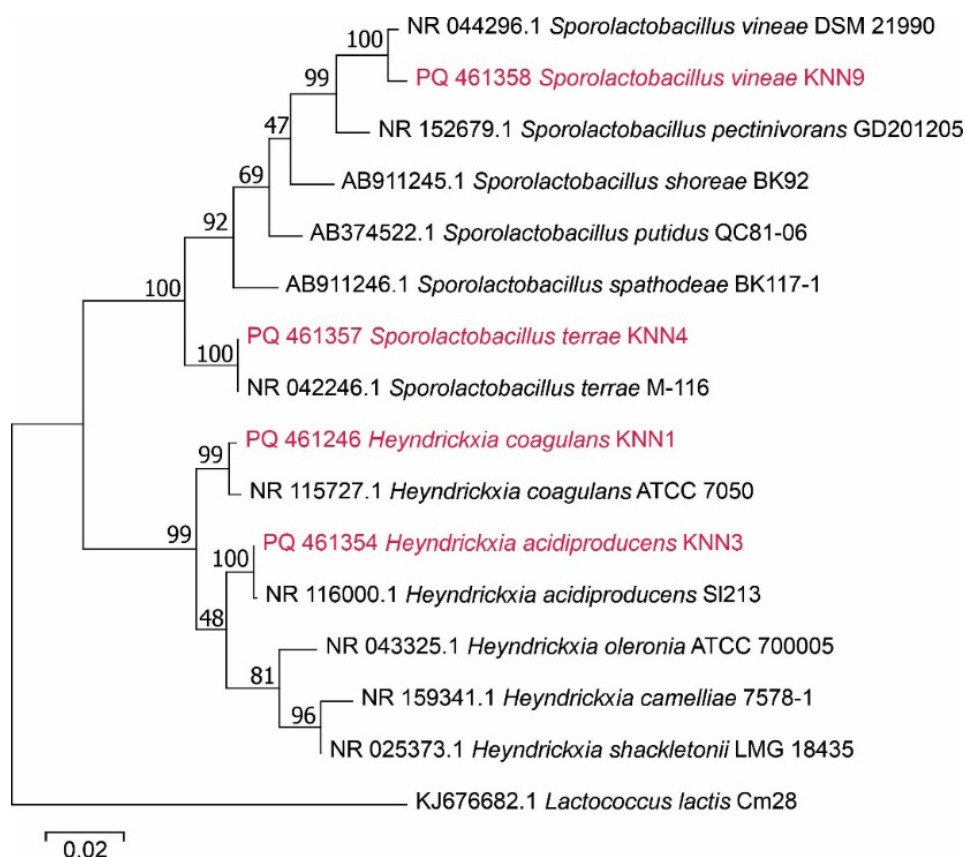


Рис. 1. Филогенетическое положение штаммов бактерий, осуществляющих молочнокислое брожение, выделенных из археологических источников и зарегистрированных в базе данных NCBI GenBank

Fig. 1. Phylogenetic position of lactic acid fermentation bacterial strains isolated from archaeological sources and registered in the NCBI GenBank database

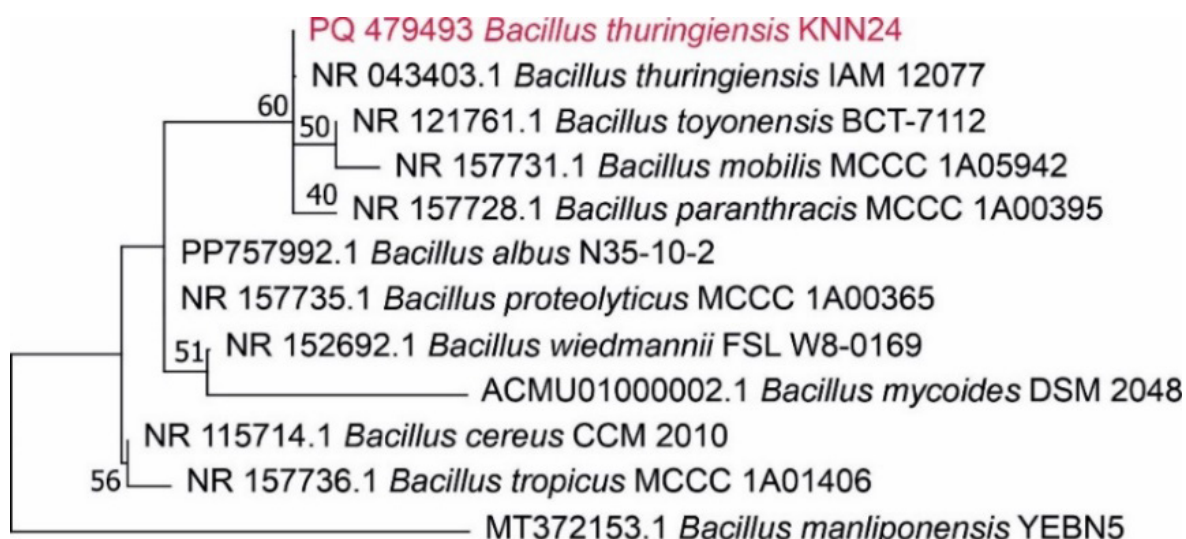


Рис. 2. Филогенетическое положение штамма *Bacillus licheniformis*, выделенного из археологического источника и зарегистрированного в базе данных NCBI GenBank

Fig. 2. Phylogenetic position of the *Bacillus licheniformis* strain isolated from an archaeological source and registered in the NCBI GenBank database

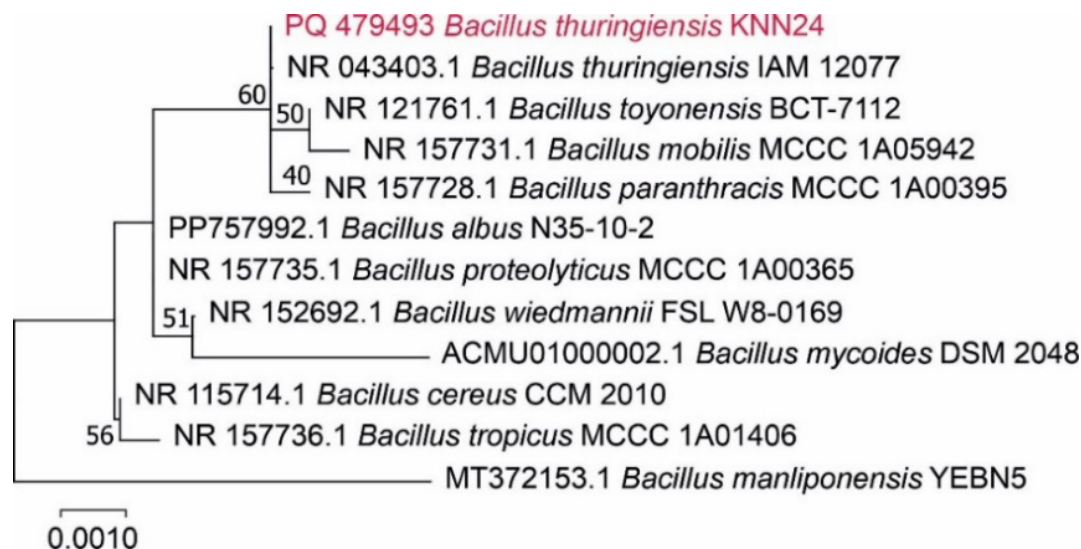


Рис. 3. Филогенетическое положение штамма *Bacillus thuringiensis*, выделенного из археологического источника и зарегистрированного в базе данных NCBI GenBank

Fig. 3. Phylogenetic position of the *Bacillus thuringiensis* strain isolated from an archaeological source and registered in the NCBI GenBank database

Благодарность: Авторы выражают благодарность Р. Овсепяну за консультации, отбор и транспортировку археологических материалов объекта Мецамор.

Финансирование. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФ, грант 22-68-00010.

Acknowledgements: The authors would like to thank R. Hovsepyan for the consultations, selection and transportation of archaeological materials from the Metsamor site.

Financing. The work was carried out with the financial support of the Russian Science Foundation, grant 22-68-00010.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Twiss K. The archaeology of food and social diversity // *Journal of archaeological research*. 2012. Т. 20. С. 357–395. <https://doi.org/10.1007/s10814-012-9058-5>
2. Mitrović M. Special food on the feasting menu: Remains of archaeological meals served with ethnoanthropological aperitifs // *Antropologija*. 2024. Т. 24. №. 1. С. 27–47.
3. Berihuete-Azorin M., Kerfant C., Allué E., Burguet-Coca A., Burjachs F., Expósito Barea I., Fernández Iriarte T., Garay Palacios B., Revelles J., Robledo A., Rodríguez Antón D., Speciale C. Archaeobotany in an era of change and challenge: potential and fragility of macro-and micro-remains // *World Archaeology*. 2024. С. 1–16. <https://doi.org/10.1080/00438243.2024.2382140>
4. Антипина Е. Е. Современная археозоология: задачи и методы исследования 2016. Междисциплинарная интеграция в археологии (по материалам лекций для аспирантов и молодых ученых). М.: ИА РАН, 2016. С. 96–117.
5. Clutton-Brock, J. The spread of domestic animals in Africa // *The Archaeology of Africa*. Routledge. 2014. С. 61–70.
6. Яворская Л.В. Археозоологическое исследование поселения Жемчужина-I и вопросы экономики Юго-Восточного Крыма в золотоордынский период // *Поволжская археология*. 2020. Т. 32. №. 2. С. 170–180. doi. Org/10.24852/pa2020.2.32.170.180
7. Allen M.S., Kahn J.G. Advances in East Polynesian zooarchaeology: Special Issue introduction, review (2016–2024), and assessment // *Archaeology in Oceania*. 2024. Т. 59. №. 2. С. 157–175. <https://doi.org/10.1002/arco.5329>

REFERENCES

1. Twiss K. The archaeology of food and social diversity. *Journal of Archaeological Research*. 2012; 20: 357-395. <https://doi.org/10.1007/s10814-012-9058-5>
2. Mitrović M. Special food on the feasting menu: remains of archaeological meals served with ethnoanthropological aperitifs. *Antropologija*. 2024; 24(1): 27-47.
3. Berihuete-Azorin M., Kerfant C., Allué E., Burguet-Coca A., Burjachs F., Expósito Barea I., Fernández Iriarte T., Garay Palacios B., Revelles J., Robledo A., Rodríguez Antón D., Speciale C. Archaeobotany in an era of change and challenge: potential and fragility of macro-and micro-remains. *World Archaeology*. 2024: 1-16. <https://doi.org/10.1080/00438243.2024.2382140>
4. Antipina E.E. *Modern archaeozoology: research goals and methods. Interdisciplinary Integration in Archaeology (based on lecture materials for postgraduate students and young scientists)*. Moscow: IA RAS, 2016: 96-117. (In Russ)
5. Clutton-Brock J. The spread of domestic animals in Africa. *The Archaeology of Africa*. Routledge, 2014: 61-70.
6. Yavorskaya LV. Archaeozoological study of the Zhemchuzhina-I settlement and issues of the economy of the South-Eastern Crimea during the Golden Horde period. *Povolzhskaya Archaeology*. 2020; 32(2): 170-180. doi.org/10.24852/pa2020.2.32.170.180
7. Allen MS., Kahn J.G. Advances in East Polynesian zooarchaeology: special issue introduction, review (2016–2024), and assessment. *Archaeology in Oceania*. 2024; 59(2): 157-175. <https://doi.org/10.1002/arco.5329>

8. Heiss A.G., Pouget N., Wiethold J., Delor-Ahü A., Le Goff I. Tissue-based analysis of a charred flat bread (galette) from a Roman cemetery at Saint-Memmie (Dép. Marne, Champagne-Ardenne, north-eastern France) // *Journal of Archaeological Science*. 2015. T. 55. C. 71–82. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2014.12.014>
9. González Carretero L., Wollstonecroft M., Fuller D.Q. A methodological approach to the study of archaeological cereal meals: a case study at Çatalhöyük East (Turkey) // *Vegetation history and archaeobotany*. 2017. T. 26. C. 415–432. <https://doi.org/10.1007/s00334-017-0602-6>
10. Ramsey M.N., Nadel D. A new archaeobotanical proxy for plant food processing: Archaeological starch spherulites at the submerged 23,000-year-old site of Ohalo II // *Journal of Archaeological Science*. 2021. T. 134. C. 105465. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2021.105465>
11. Piperno D.R., Ranere A.J., Holst I., Iriarte J., Dickau R. Starch grain and phytolith evidence for early ninth millennium BP maize from the Central Balsas River Valley, Mexico // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2009. T. 106. №. 13. C. 5019–5024. <https://doi.org/10.1073/pnas.0812525106>
12. Evershed R.P. Organic residue analysis in archaeology: the archaeological biomarker revolution // *Archaeometry*. 2008. T. 50. №. 6. C. 895–924. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4754.2008.00446.x>
13. Colonese A.C., Hendy J., Lucquin A., Speller C.F., Collins M.J., Carrer F., Gubler R., Kühn M., Fischer R., Craig O.E. New criteria for the molecular identification of cereal grains associated with archaeological artefacts // *Scientific Reports*. 2017. T. 7. №. 1. C. 6633. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-06390-x>
14. Ibáñez-Estévez J.J., Anderson P.C., Arranz-Otaegui A., González-Urquijo J. E., Jörgensen-Lindahl A., Mazzucco N., Pichon F., Richter T. Sickle gloss texture analysis elucidates long-term change in plant harvesting during the transition to agriculture // *Journal of Archaeological Science*. 2021. T. 136. C. 105502. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2021.105502>
15. Антипина Е.Е. Методы реконструкции особенностей скотоводства на юге Восточной Европы в эпоху бронзы // *Российская археология*. 1997. №. 3. C. 20–32.
16. Grealy A.C., McDowell M.C., Scofield P., Murray D.C., Fusco D.A., Haile J., Prideaux G.J., Bunce M. A critical evaluation of how ancient DNA bulk bone metabarcoding complements traditional morphological analysis of fossil assemblages // *Quaternary Science Reviews*. 2015. T. 128. C. 37–47. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2015.09.014>
17. Григорьева И.М. Животные в погребальном обряде кочевников раннего железного века Оренбургского Приуралья в IV–II вв. до н. э. // *Археология евразийских степей*. 2023. №. 1. C. 39–44.
18. Рослякова Н.В., Григорьева И.М., Бачура О.П., Тузбеков А.И. Археозоологические материалы селища золотоордынского времени Подымалово-1 // *Уфимский археологический вестник*. 2024. T. 24. №. 3. C. 587–606.
19. Свиридов А.Н. К вопросу об особенностях расположения заупокойной пищи в погребениях конца I–IV в. из могильников ближайшей округи Херсонеса I // *Воспран readings*. C. 288.
20. Полянская Е.Ю., Антипина Е.Е. Животные в жизни фатьяновцев (по материалам костяных украшений и бытовых орудий из кости из Волосово-Даниловского могильника) // *Археология: история и перспективы. Сборник статей Одиннадцатой межрегиональной конференции*. Ярославль. 2024. C. 216–229.
21. Buckley M. Zooarchaeology by mass spectrometry (ZooMS) collagen fingerprinting for the species identification of archaeological bone fragments // *Zooarchaeology in Practice: case studies in methodology and interpretation in archaeofaunal analysis*. 2018. C. 227–247. https://doi.org/10.1007/978-3-319-64763-0_12
22. Seersholm F.V., Cole T.L., Grealy A., Rawlence N.J., Greig K., Knapp M., Stat M., Hansen A.J., Easton L.J., Shepherd L., Tennyson A.J.D., Scofield R.P., Walter R., Bunce M. Subsistence practices, past biodiversity, and anthropogenic impacts revealed
8. Heiss A.G., Pouget N., Wiethold J., Delor-Ahü A., Le Goff I. Tissue-based analysis of a charred flat bread (galette) from a Roman cemetery at Saint-Memmie (Dép. Marne, Champagne-Ardenne, north-eastern France). *Journal of Archaeological Science*. 2015; 55: 71-82. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2014.12.014>
9. González Carretero L., Wollstonecroft M., Fuller D.Q. A methodological approach to the study of archaeological cereal meals: a case study at Çatalhöyük East (Turkey). *Vegetation History and Archaeobotany*. 2017; 26: 415-432. <https://doi.org/10.1007/s00334-017-0602-6>
10. Ramsey M.N., Nadel D. A new archaeobotanical proxy for plant food processing: archaeological starch spherulites at the submerged 23,000-year-old site of Ohalo II. *Journal of Archaeological Science*. 2021; 134: 105465. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2021.105465>
11. Piperno D.R., Ranere A.J., Holst I., Iriarte J., Dickau R. Starch grain and phytolith evidence for early ninth millennium BP maize from the Central Balsas River Valley, Mexico. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2009; 106(13): 5019-5024. <https://doi.org/10.1073/pnas.0812525106>
12. Evershed R.P. Organic residue analysis in archaeology: the archaeological biomarker revolution. *Archaeometry*. 2008; 50(6): 895-924. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4754.2008.00446.x>
13. Colonese A.C., Hendy J., Lucquin A., Speller C.F., Collins M.J., Carrer F., Gubler R., Kühn M., Fischer R., Craig O.E. New criteria for the molecular identification of cereal grains associated with archaeological artefacts. *Scientific Reports*. 2017; 7(1): 6633. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-06390-x>
14. Ibáñez-Estévez J.J., Anderson P.C., Arranz-Otaegui A., González-Urquijo J.E., Jörgensen-Lindahl A., Mazzucco N., Pichon F., Richter T. Sickle gloss texture analysis elucidates long-term change in plant harvesting during the transition to agriculture. *Journal of Archaeological Science*. 2021; 136: 105502. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2021.105502>
15. Антипина Е.Е. Методы для реконструкции особенностей скотоводства в южной части Восточной Европы в эпоху бронзы. *Russian Archaeology*. 1997; 3: 20-32. (In Russ)
16. Grealy A.C., McDowell M.C., Scofield P., Murray D.C., Fusco D.A., Haile J., Prideaux G.J., Bunce M. A critical evaluation of how ancient DNA bulk bone metabarcoding complements traditional morphological analysis of fossil assemblages. *Quaternary Science Reviews*. 2015; 128: 37-47. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2015.09.014>
17. Grigoreva I.M. Animals in the burial rite of the nomads of the early Iron Age of the Orenburg Ural region in the IV–II centuries BC. *Archaeology of the Eurasian Steppes*. 2023; 1: 39-44. (In Russ)
18. Roslyakova N.V., Grigoreva I.M., Bachura O.P., Tuzbekov A.I. Archaeozoological materials of the Podymalovo-1 settlement of the Golden Horde period. *Ufa Archaeological Herald*. 2024; 24(3): 587-606. (In Russ)
19. Sviridov A.N. On the question of the features of the location of funeral food in the burials of the end of the I–IV centuries from the cemeteries of the immediate vicinity of Chersonesos. *Bosporan Readings*. 2024; 288. (In Russ)
20. Polyanskaya E.Yu., Antipina E.E. Animals in the life of the Fatyanovo people (based on materials of bone ornaments and household tools made of bone from the Volosovo-Danilovsky cemetery). *Archaeology: History and Perspectives. Collection of articles of the 11th interregional conference*. Yaroslavl, 2024; 216-229. (In Russ)
21. Buckley M. Zooarchaeology by mass spectrometry (ZooMS) collagen fingerprinting for the species identification of archaeological bone fragments. *Zooarchaeology in Practice: Case Studies in Methodology and Interpretation in Archaeofaunal Analysis*. 2018: 227-247. https://doi.org/10.1007/978-3-319-64763-0_12
22. Seersholm F.V., Cole T.L., Grealy A., Rawlence N.J., Greig K., Knapp M., Stat M., Hansen A.J., Easton L.J., Shepherd L., Tennyson A.J.D., Scofield R.P., Walter R., Bunce M. Subsistence practices, past biodiversity, and anthropogenic impacts revealed by

- by New Zealand-wide ancient DNA survey // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2018. T. 115. №. 30. C. 7771–7776. <https://doi.org/10.1073/pnas.1803573115>
23. LeGras J.L., Merdinoglu D., Cornuet J.M., Karst F. Bread, beer and wine: *Saccharomyces cerevisiae* diversity reflects human history // *Molecular ecology*. 2007. T. 16. №. 10. C. 2091–2102. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03266.x>
24. Van Boekel M., Fogliano V., Pellegrini N., Stanton C., Scholz G., Lalljie S., Somoza V., Knorr D., Jasti P.R., Eisenbrand G. A review on the beneficial aspects of food processing // *Molecular nutrition & food research*. 2010. T. 54. №. 9. C. 1215–1247. <https://doi.org/10.1002/mnfr.200900608>
25. Ran C., Qingqing Y., Meilin C., Zhang X., Wei Z. Screening and biological characteristics of excellent acid-producing lactic acid bacteria in corn silage // *China Brewing*. 2024. T. 43. №. 8. C. 144–152. DOI: 10.11882/j.issn.0254-5071.2024.08.021
26. Tamang J.P., Samuel D. Dietary cultures and antiquity of fermented foods and beverages // *Fermented foods and beverages of the world*. 2010. T. 1. №. 1.3. C. 1.
27. Wood E. *World sourdoughs from antiquity*. 1996. Ten Speed Press. Berkeley, CA
28. Aouizerat T., Gutman I., Paz Y., Maeir A.M., Gadot Y., Gelman D., Szitenberg A., Drori E., Pinkus A., Schoemann M., Kaplan R., Ben-Gedalya T., Copenhagen-Glazer S., Reich E., Saragovi A., Lipschits O., Klutstein M., Hazan R. Isolation and characterization of live yeast cells from ancient vessels as a tool in bio-archaeology // *MBio*. 2019. T. 10. №. 2. C. 10.1128/mbio.00388-19. <https://doi.org/10.1128/mbio.00388-19>
29. Fay J., Benavides J. Evidence for domesticated and wild populations of *Saccharomyces cerevisiae* // *PLoS genetics*. 2005. T. 1. №. 1. C. 66–71. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.0010005>
30. McGovern P., Zhang J., Tang J., Zhang Z., Hall G., Moreau R., Nuñez A., Butrym E., Richards M., Wang C., Cheng G., Zhao Z., Wang C. Fermented beverages of pre-and proto-historic China // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2004. T. 101. №. 51. C. 17593–17598. <https://doi.org/10.1073/pnas.0407921102>
31. Crawford G., Underhill A., Zhao Z., Lee G., Feinman G., Nicholas L., Luan F., Yu H., Fang H., Cai F. Late Neolithic plant remains from northern China: preliminary results from Liangchengzhen, Shandong // *Current Anthropology*. 2005. T. 46. №. 2. C. 309–317. <https://doi.org/10.1086/428788>
32. Rojo Guerra M., Garrido Pena R., Martinez-de-Lagran I., Tejedor Ropdriguez C. Los preimeros agricultores y ganaderos del interior peninsular // *Diez años de investigaciones en el valle de Ambrona (Soria)*. Ayto. de Miño de Medinaceli, Junta de Castilla y León, Caja Duero y Adema, Soria, 2008.
33. Haaland R. Porridge and pot, bread and oven: food ways and symbolism in Africa and the Near East from the Neolithic to the present // *Cambridge Archaeological Journal*. 2007. T. 17. №. 2. C. 165–182. <https://doi.org/10.1017/S0959774307000236>
34. Perlès, C. Les stratégies alimentaires dans les temps préhistoriques // *Histoire de l'alimentation*. 1996. C. 29–46.
35. Smalley J., Blake M. Sweet beginnings: Stalk sugar and the domestication of maize // *Current Anthropology*. 2003. T. 44. №. 5. C. 675–703. <https://doi.org/10.1086/377664>
36. Stordeur D., Willcox G. Indices de culture et d'utilisation des céréales à Jerf el Ahmar // *De Méditerranée et d'ailleurs...: mélanges offerts à Jean Guilaine*. 2009. C. 693–710.
37. Samuel D., Bolt P. Rediscovering ancient Egyptian beer // *Brewer's Guardian*. 1995. T. 124. №. Dec. C. 27–31.
38. Jennings J., Antrobus K., Atencio S., Glavich E., Johnson R., Loffler G., Luu C. “Drinking beer in a blissful mood” alcohol production, operational chains, and feasting in the ancient world // *Current Anthropology*. 2005. T. 46. №. 2. C. 275–303. <https://doi.org/10.1086/427119>
39. Oyewole O. Lactic fermented foods in Africa and their benefits // *Food Control*. 1997. T. 8. №. 5–6. C. 289–297. [https://doi.org/10.1016/S0956-7135\(97\)00075-3](https://doi.org/10.1016/S0956-7135(97)00075-3)
40. Каширская Н.Н., Чернышева Е.В., Удалцов С.Н., Плеханова Л.Н. Липазная и эстеразная активность в грунтах из древних погребальных сосудов // *Биофизика*. 2023. T. 68. New Zealand-wide ancient DNA survey. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2018; 115(30): 7771–7776. <https://doi.org/10.1073/pnas.1803573115>
23. LeGras J.L., Merdinoglu D., Cornuet J.M., Karst F. Bread, beer and wine: *Saccharomyces cerevisiae* diversity reflects human history. *Molecular Ecology*. 2007; 16(10): 2091–2102. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03266.x>
24. Van Boekel M., Fogliano V., Pellegrini N., Stanton C., Scholz G., Lalljie S., Somoza V., Knorr D., Jasti P.R., Eisenbrand G. A review on the beneficial aspects of food processing. *Molecular Nutrition & Food Research*. 2010; 54(9): 1215–1247. <https://doi.org/10.1002/mnfr.200900608>
25. Ran C., Qingqing Y., Meilin C., Zhang X., Wei Z. Screening and biological characteristics of excellent acid-producing lactic acid bacteria in corn silage. *China Brewing*. 2024; 43(8): 144–152. DOI: 10.11882/j.issn.0254-5071.2024.08.021
26. Tamang J.P., Samuel D. Dietary cultures and antiquity of fermented foods and beverages. *Fermented Foods and Beverages of the World*. 2010; 1(1.3): 1.
27. Wood E. *World sourdoughs from antiquity*. Berkeley, CA: Ten Speed Press, 1996.
28. Aouizerat T., Gutman I., Paz Y., Maeir A.M., Gadot Y., Gelman D., Szitenberg A., Drori E., Pinkus A., Schoemann M., Kaplan R., Ben-Gedalya T., Copenhagen-Glazer S., Reich E., Saragovi A., Lipschits O., Klutstein M., Hazan R. Isolation and characterization of live yeast cells from ancient vessels as a tool in bio-archaeology. *MBio*. 2019; 10(2): 10.1128/mbio.00388-19. <https://doi.org/10.1128/mbio.00388-19>
29. Fay J., Benavides J. Evidence for domesticated and wild populations of *Saccharomyces cerevisiae*. *PLoS Genetics*. 2005; 1(1): 66–71. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.0010005>
30. McGovern P., Zhang J., Tang J., Zhang Z., Hall G., Moreau R., Nuñez A., Butrym E., Richards M., Wang C., Cheng G., Zhao Z., Wang C. Fermented beverages of pre-and proto-historic China. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2004; 101(51): 17593–17598. <https://doi.org/10.1073/pnas.0407921102>
31. Crawford G., Underhill A., Zhao Z., Lee G., Feinman G., Nicholas L., Luan F., Yu H., Fang H., Cai F. Late Neolithic plant remains from northern China: preliminary results from Liangchengzhen, Shandong. *Current Anthropology*. 2005; 46(2): 309–317. <https://doi.org/10.1086/428788>
32. Rojo Guerra M., Garrido Pena R., Martinez-de-Lagran I., Tejedor Ropdriguez C. Los preimeros agricultores y ganaderos del interior peninsular. *Diez años de investigaciones en el valle de Ambrona (Soria)*. Ayto. de Miño de Medinaceli, Junta de Castilla y León, Caja Duero y Adema, Soria, 2008.
33. Haaland R. Porridge and pot, bread and oven: food ways and symbolism in Africa and the Near East from the Neolithic to the present. *Cambridge Archaeological Journal*. 2007; 17(2): 165–182. <https://doi.org/10.1017/S0959774307000236>
34. Perlès C. Les stratégies alimentaires dans les temps préhistoriques. *Histoire de l'alimentation*, 1996: 29–46.
35. Smalley J., Blake M. Sweet beginnings: stalk sugar and the domestication of maize. *Current Anthropology*. 2003; 44(5): 675–703. <https://doi.org/10.1086/377664>
36. Stordeur D., Willcox G. Indices de culture et d'utilisation des céréales à Jerf el Ahmar. *De Méditerranée et d'ailleurs...: mélanges offerts à Jean Guilaine*. 2009: 693–710.
37. Samuel D., Bolt P. Rediscovering ancient Egyptian beer. *Brewer's Guardian*. 1995; 124(Dec): 27–31.
38. Jennings J., Antrobus K., Atencio S., Glavich E., Johnson R., Loffler G., Luu C. “Drinking beer in a blissful mood” alcohol production, operational chains, and feasting in the ancient world. *Current Anthropology*. 2005; 46(2): 275–303. <https://doi.org/10.1086/427119>
39. Oyewole O. Lactic fermented foods in Africa and their benefits. *Food Control*. 1997; 8(5-6): 289–297. [https://doi.org/10.1016/S0956-7135\(97\)00075-3](https://doi.org/10.1016/S0956-7135(97)00075-3)
40. Kashirskaya N.N., Chernysheva E.V., Udaltsov S.N., Plekhanova L.N. Lipase and esterase activity in soils from ancient burial vessels. *Biophysics*. 2023; 68(6): 1200–1209. DOI: 10.31857/

№ 6. С. 1200–1209. DOI: 10.31857/S000630292306011X

41. *Каширская, Н. Н., Чернышева, Е. В., & Малашев, В. Ю.* Комплексный подход к выявлению жирной пищи в сосудах из погребений раннего этапа аланской культуры Северного Кавказа // История, археология и этнография Кавказа. Учредители: Дагестанский федеральный исследовательский центр РАН. 2023. Т. 19. №. 1. С. 150–172. <https://doi.org/10.32653/CH191150-172>

42. *Chernysheva E., Kashirskaya N., Demkina E., Khomutova T., Plekhanova L., Borisov A.* Organic grave good-related soil microorganisms: Read-out of soil biological memory for archaeological research // *Catena*. 2025. Т. 254. С. 108955. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2025.108955>.

43. *Плеханова Л.Н., Каширская Н.Н., Мимоход Р.А., Сударев Н.И.* Новые данные по определению характера пищи в сосудах античного могильника Волна 1 // Российская археология. 2024. №3. С. 101–116. DOI:10.31857/S0869606324030071

44. *Дёмкина Е. В., Дорошенко Е. В., Бабич Т. Л., Миронов В. В., Борисов А. В., Дёмкина Т. С., Эль-Регистан Г. И.* Погребенные почвы как нетрадиционный источник выделения биотехнологически значимых штаммов бактерий // *Микробиология*. 2019. Т. 88. №. 5. С. 605–618. DOI: 10.1134/S0026365619050057

45. *Elliker, P. R., Anderson, A. W., & Hannesson, G.* An agar culture medium for lactic acid streptococci and lactobacilli // *Journal of Dairy Science*. 1956. Т. 39. №. 11. С. 1611–1612. DOI: 10.3168/jds.S0022-0302(56)94896-2

46. *de Man, J. D., Rogosa, D., & Sharpe, M. E.* A medium for the cultivation of lactobacilli // *Journal of applied microbiology*. 1960. Т. 23. № 1. С. 130–135. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.1960.tb00188.x>

47. *Birnboim, H., & Doly, J.* A rapid alkaline extraction procedure for screening recombinant plasmid DNA // *Nucleic acids research*. 1979. Т. 7. №. 6. С. 1513–1523. <https://doi.org/10.1093/nar/7.6.1513>

48. *Богатова О. В., Догарева Н. Г.* Химия и физика молока. 2004. Издательство: Оренбургский государственный университет. 137 с.

49. *Салиева С.Т., Кудайбердиева Ж.И., Жолдошев С.Т., Абдыраева Б.Р., Мурзакулова А.Б., Ташов К.Э.* Этиотропный подход в анализе и диагностике ботулизма и пищевой токсикоинфекций // *Успехи современной науки*. 2016. Т. 10. №. 11. С. 54–60.

50. *Ерусланов Б.В., Светоч Э.А., Мицевич И.П., Фурсова Н.К., Дятлов И.А.* Ботулизм: характеристика возбудителя и лабораторные методы его диагностики // *Бактериология*. 2018. Т. 3. №. 4. С. 47–59. DOI: 10.20953/2500-1027-2018-4-47-59

51. *Шадрова Н.Б., Прунтова О.В., Андреева С.В.* Изучение биомаркеров различных видов клостридий для идентификации *Clostridium botulinum* масс-спектрометрическим методом // *Актуальные вопросы ветеринарной биологии*. 2024. Т. 63. №. 3. С. 7–13. DOI: 10.24412/2074-5036-2024-363-7-13

52. *Kostrova Y.B., Lyashchuk Y.O.* Account of biological risk factors in foodstuffs for increase of food safety // *Wschodnioeuropejskie Czasopismo Naukowe (East European Scientific Journal)*. 2017. Т. 26. №.10. С. 62–71.

53. *Deak, T.* A survey of current taxonomy of common foodborne bacteria: Part II. Gram-positive phyla of Firmicutes and Actinobacteria // *Acta Alimentaria*. 2011. Т. 40. №. 1. С. 95–116. <https://doi.org/10.1556/aalim.40.2011.1.13>

54. *Sorci, E. H.* A Study of Grapevine Growth and Performance in Vineyard and Non-Agricultural Portuguese Soils: дис. Instituto Superior de Agronomia, Universidade de Lisboa. 2022.

55. *Lan Q X., Chen J., Lin L., Ye X.L., Yan Q.Y., Huang J.F., Liu C.C., Yang G. W.* *Sporolactobacillus pectinivorans* sp. nov., an anaerobic bacterium isolated from spoiled jelly // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2016. Т. 66. №. 11. С. 4323–4328. <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.001351>

56. *Cao J., Yu Z., Zhang Q., Yu L., Zhao J., Zhang H., Chen W., Zhai Q.* Effects of *Bacillus coagulans* GBI-30, 6086 as an adjunct starter culture on the production of yogurt // *Food Research International*. 2022. Т. 160. С. 111398. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2022.111398>

S000630292306011X

41. *Kashirskaya NN., Chernysheva EV., Malashev VYu.* An integrated approach to the identification of fatty foods in vessels from burials of the early stage of the Alan culture of the North Caucasus. *History, Archaeology and Ethnography of the Caucasus*. 2023; 19(1): 150-172. <https://doi.org/10.32653/CH191150-172> (In Russ)

42. *Chernysheva E., Kashirskaya N., Demkina E., Khomutova T., Plekhanova L., Borisov A.* Organic grave good-related soil microorganisms: read-out of soil biological memory for archaeological research. *Catena*. 2025; 254: 108955. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2025.108955>. (In Russ)

43. *Plekhanova LN., Kashirskaya NN., Mimokhod RA., Sudaev NI.* New data on determining the nature of food in vessels of the ancient Volna 1 cemetery. *Russian Archaeology*. 2024; 3: 101-116. DOI: 10.31857/S0869606324030071 (In Russ)

44. *Demkina EV., Doroshenko EV., Babich TL., Mironov VV., Borisov AV., Demkina TS., El-Registan GI.* Buried soils as an unconventional source for the isolation of biotechnologically significant bacterial strains. *Microbiology*. 2019; 88(5): 605-618. DOI: 10.1134/S0026365619050057 (In Russ)

45. *Elliker PR., Anderson AW., Hannesson G.* An agar culture medium for lactic acid streptococci and lactobacilli. *Journal of Dairy Science*. 1956; 39(11): 1611-1612. DOI: 10.3168/jds.S0022-0302(56)94896-2

46. *de Man JD., Rogosa D., Sharpe ME.* A medium for the cultivation of lactobacilli. *Journal of Applied Microbiology*. 1960; 23(1): 130-135. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.1960.tb00188.x>

47. *Birnboim H., Doly J.* A rapid alkaline extraction procedure for screening recombinant plasmid DNA. *Nucleic Acids Research*. 1979; 7(6): 1513-1523. <https://doi.org/10.1093/nar/7.6.1513>

48. *Bogatova OV., Dogareva NG.* *Chemistry and physics of milk*. Orenburg: Orenburg State University, 2004. (In Russ)

49. *Salieva ST., Kudaiberdieva ZhL., Zholdoshev ST., Abdyraeva BR., Murzakulova AB., Tashov KE.* Etiotropic approach in the analysis and diagnosis of botulism and food toxicoinfections. *Successes of Modern Science*. 2016; 11(10): 54-60. (In Russ)

50. *Eruslanov BV., Svetoch EA., Mitsevich IP., Fursova NK., Dyatlov IA.* Botulism: characteristics of the pathogen and laboratory methods for its diagnosis. *Bacteriology*. 2018; 3(4): 47-59. DOI: 10.20953/2500-1027-2018-4-47-59 (In Russ)

51. *Shadrova NB., Pruntova OV., Andreeva SV.* Study of biomarkers of various clostridia species for the identification of *Clostridium botulinum* by mass spectrometry. *Current Issues in Veterinary Biology*. 2024; 63(3): 7-13. DOI: 10.24412/2074-5036-2024-363-7-13 (In Russ)

52. *Kostrova YB., Lyashchuk YO.* Account of biological risk factors in foodstuffs for increase of food safety. *East European Scientific Journal*. 2017; 26(10): 62-71.

53. *Deak T.* A survey of current taxonomy of common foodborne bacteria: Part II. Gram-positive phyla of Firmicutes and Actinobacteria. *Acta Alimentaria*. 2011; 40(1): 95-116. <https://doi.org/10.1556/aalim.40.2011.1.13>

54. *Sorci EH.* *A study of grapevine growth and performance in vineyard and non-agricultural Portuguese soils*. Diss. Instituto Superior de Agronomia, Universidade de Lisboa, 2022.

55. *Lan Q.X., Chen J., Lin L., Ye X.L., Yan Q.Y., Huang J.F., Liu C.C., Yang G.W.* *Sporolactobacillus pectinivorans* sp. nov., an anaerobic bacterium isolated from spoiled jelly. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2016; 66(11): 4323-4328. <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.001351>

56. *Cao J., Yu Z., Zhang Q., Yu L., Zhao J., Zhang H., Chen W., Zhai Q.* Effects of *Bacillus coagulans* GBI-30, 6086 as an adjunct starter culture on the production of yogurt. *Food Research International*. 2022; 160: 111398. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2022.111398>

57. *Chang X., Kang M., Shen Y., Yun L., Yang G., Zhu L., Meng X., Zhang J., Su X.* *Bacillus coagulans* SCC-19 maintains intestinal health in cadmium-exposed common carp (*Cyprinus carpio* L.) by strengthening the gut barriers, relieving oxidative stress and

57. Chang X., Kang M., Shen Y., Yun L., Yang G., Zhu L., Meng X., Zhang J., Su X. *Bacillus coagulans* SCC-19 maintains intestinal health in cadmium-exposed common carp (*Cyprinus carpio* L.) by strengthening the gut barriers, relieving oxidative stress and modulating the intestinal microflora // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2021. T. 228. C. 112977. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2021.112977>
58. Guo S., Xi Y., Xia Y., Wu T., Zhao D., Zhang Z., Ding B. Dietary *Lactobacillus fermentum* and *Bacillus coagulans* supplementation modulates intestinal immunity and microbiota of broiler chickens challenged by *Clostridium perfringens* // *Frontiers in Veterinary Science*. 2021; 8: 680742. <https://doi.org/10.3389/fvets.2021.680742>
59. Liang J., Li C., Chen Z., Guo F., Dou J., Wang T., Xu Z.S. Progress of research and application of *Heyndrickxia coagulans* (*Bacillus coagulans*) as probiotic bacteria // *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*. 2024. T. 14. C. 1415790. <https://doi.org/10.3389/fcimb.2024.1415790>
60. Yu H., Huang D., Ou J., Chen Z., Tang J. Research on the characteristics of acid production and separation of acid-producing bacteria from Sichuan bran vinegar // *China Condiment*. 2017. T. 42, №. 5. C. 36–41.
61. Koilybayeva M., Shynikul Z., Ustenova G., Waleron K., Jońca J., Mustafina K., Amirkhanova A., Koloskova Y., Bayaliyeva R., Akhayeva T., Alimzhanova M., Turgumbayeva A., Kurmangaliyeva G., Kantureyeva A., Batyrbayeva D., Alibayeva Z. Gas chromatography – mass spectrometry profiling of volatile metabolites produced by some bacillus spp. and evaluation of their antibacterial and antibiotic activities // *Molecules*. 2023. T. 28. №. 22. C. 7556. <https://doi.org/10.3390/molecules28227556>
62. Huët M.A.L., Puchooa D. Bioremediation of heavy metals from aquatic environment through microbial processes: A potential role for probiotics // *Journal of Applied Biology & Biotechnology* Vol. 2017. T. 5. №. 6. C. 14–23. DOI:10.7324/jabb.2017.50603
63. Jeong S.Y., Kang S., Kim M.J., Kang E.S., Wu X., Lee N.R., Park S. Physicochemical properties of mulberry extract and silk protein added yogurt fermented with lactic acid bacteria isolated from vinegar and kimchi // *Journal of Applied Biological Chemistry*. 2018. T. 61. №. 1. C. 17–23. <https://doi.org/10.3839/jabc.2018.003>
64. Dai H., Ma L., Xu Z., Soteyome T., Yuan L., Yang Z., Jiao X.A. Invited review: Role of *Bacillus licheniformis* in the dairy industry – Friends or foes? // *Journal of Dairy Science*. 2024. T. 107 №.10. C. 7520–7532. <https://doi.org/10.3168/jds.2024-24826>
65. Mezian L., Chinha A.I., Vecchione A., Ghelardi E., Bonatto J.M.C., Marsaioli A.J., Moussa-Boudjemaa B. Aerobic spore-forming bacteria in powdered infant formula: Enumeration, identification by MALDI-TOF mass spectrometry (MS), presence of toxin genes and rpoB gene typing // *International Journal of Food Microbiology*. 2022; 368. C. 109613. <https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2022.109613>
66. Zhao J., Ma M., Yan X., Zhang G., Xia J., Zeng G., Gong D. Expression and characterization of a novel lipase from *Bacillus licheniformis* NCU CS-5 for application in enhancing fatty acids flavor release for low-fat cheeses // *Food Chemistry*. 2022. T. 368. C. 130868. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2021.130868>
67. Damgaard P.H., Larsen H.D., Hansen B.M., Bresciani J., Jørgensen K. Enterotoxin-producing strains of *Bacillus thuringiensis* isolated from food // *Letters in Applied Microbiology*. 1996. T. 23. №. 3. C. 146–150. <https://doi.org/10.1111/j.1472-765X.1996.tb00051.x>
68. Carvalho C.M., Meirinho S., Estevinho M.L.F., Choupina A. Yeast species associated with honey: different identification methods // *Archivos de zootecnia*. 2010. T. 59. №. 225. C. 103–113.
- modulating the intestinal microflora. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2021; 228: 112977. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2021.112977>
58. Guo S., Xi Y., Xia Y., Wu T., Zhao D., Zhang Z., Ding B. Dietary *Lactobacillus fermentum* and *Bacillus coagulans* supplementation modulates intestinal immunity and microbiota of broiler chickens challenged by *Clostridium perfringens*. *Frontiers in Veterinary Science*. 2021; 8: 680742. <https://doi.org/10.3389/fvets.2021.680742>
59. Liang J., Li C., Chen Z., Guo F., Dou J., Wang T., Xu ZS. Progress of research and application of *Heyndrickxia coagulans* (*Bacillus coagulans*) as probiotic bacteria. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*. 2024; 14: 1415790. <https://doi.org/10.3389/fcimb.2024.1415790>
60. YuH., Huang D., Ou J., Chen Z., Tang J. Research on the characteristics of acid production and separation of acid-producing bacteria from Sichuan bran vinegar. *China Condiment*. 2017; 42(5): 36–41.
61. Koilybayeva M., Shynikul Z., Ustenova G., Waleron K., Jońca J., Mustafina K., Amirkhanova A., Koloskova Y., Bayaliyeva R., Akhayeva T., Alimzhanova M., Turgumbayeva A., Kurmangaliyeva G., Kantureyeva A., Batyrbayeva D., Alibayeva Z. Gas chromatography – mass spectrometry profiling of volatile metabolites produced by some bacillus spp. and evaluation of their antibacterial and antibiotic activities. *Molecules*. 2023; 28(22): 7556. <https://doi.org/10.3390/molecules28227556>
62. Huët MAL., Puchooa D. Bioremediation of heavy metals from aquatic environment through microbial processes: a potential role for probiotics. *Journal of Applied Biology & Biotechnology*. 2017; 5(6): 14–23. DOI: 10.7324/jabb.2017.50603
63. Jeong SY., Kang S., Kim MJ., Kang ES., Wu X., Lee NR., Park S. Physicochemical properties of mulberry extract and silk protein added yogurt fermented with lactic acid bacteria isolated from vinegar and kimchi. *Journal of Applied Biological Chemistry*. 2018; 61(1): 17–23. <https://doi.org/10.3839/jabc.2018.003>
64. Dai H., Ma L., Xu Z., Soteyome T., Yuan L., Yang Z., Jiao XA. Invited review: role of *Bacillus licheniformis* in the dairy industry – friends or foes? *Journal of Dairy Science*. 2024; 107(10): 7520–7532. <https://doi.org/10.3168/jds.2024-24826>
65. Mezian L., Chinha A.I., Vecchione A., Ghelardi E., Bonatto J.M.C., Marsaioli A.J., Moussa-Boudjemaa B. Aerobic spore-forming bacteria in powdered infant formula: enumeration, identification by MALDI-TOF mass spectrometry (MS), presence of toxin genes and rpoB gene typing. *International Journal of Food Microbiology*. 2022; 368: 109613. <https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2022.109613>
66. Zhao J., Ma M., Yan X., Zhang G., Xia J., Zeng G., Gong D. Expression and characterization of a novel lipase from *Bacillus licheniformis* NCU CS-5 for application in enhancing fatty acids flavor release for low-fat cheeses. *Food Chemistry*. 2022; 368: 130868. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2021.130868>
67. Damgaard P.H., Larsen H.D., Hansen B.M., Bresciani J., Jørgensen K. Enterotoxin-producing strains of *Bacillus thuringiensis* isolated from food. *Letters in Applied Microbiology*. 1996; 23(3): 146–150. <https://doi.org/10.1111/j.1472-765X.1996.tb00051.x>
68. Carvalho CM., Meirinho S., Estevinho MLF., Choupina A. Yeast species associated with honey: different identification methods. *Archivos de Zootecnia*. 2010; 59(225): 103–113.

Поступила в редакцию 16.04.2025

Принята в печать 16.09.2025

Опубликована 15.03.2026

Received 16.04.2025

Accepted 16.09.2025

Published 15.03.2026