

УДК 581.1

УРОВЕНЬ ПЕРЕКИСНОГО ОКИСЛЕНИЯ ЛИПИДОВ В ЛИСТЬЯХ *VACCINIUM MYRTILLUS* L. В УСЛОВИЯХ ЛЕСОПАРКОВОГО ЗЕЛЕННОГО ПОЯСА Г. КИРОВА

Н. Ю. Егорова^{1, 2*}, А. С. Сюткина^{1, 2}

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства имени профессора Б. М. Житкова (ул. Преображенская, 79, Киров, Россия, 610000), *n_chirkova@mail.ru

² Вятский государственный агротехнологический университет (Октябрьский пр., 133, Киров, Россия, 610000)

Представлены сведения об интенсивности процессов перекисного окисления липидов в листьях *Vaccinium myrtillus* L. (сем. Ericaceae Juss.) в различных эколого-ценотических условиях. Исследования проводили в вегетационный сезон 2022 года в лесных фитоценозах в травяно-кустарничковом ярусе с участием *V. myrtillus* в пределах лесопаркового зеленого пояса г. Кирова (подзона южной тайги). Активность перекисного окисления липидов оценивали по содержанию в листьях продуктов, реагирующих с тиобарбитуровой кислотой. Установлено, что интенсивность процессов окисления липидов, которую определяли по накоплению малонового диальдегида, в ельниках характеризуется более низкими значениями (0,026–0,028 мМоль/г сырой массы) по сравнению с сосняками, где его концентрация в листьях достигала 0,031 мМоль/г сырой массы. Результаты корреляционного анализа свидетельствуют о высокой положительной связи между интенсивностью накопления малонового диальдегида и освещенностью ($r = 0,90$ при $p \leq 0,05$) в местообитаниях *V. myrtillus* и отрицательной корреляционной связи ($r = -0,90$ при $p \leq 0,05$) между концентрацией малонового диальдегида и богатством почв азотом в рассматриваемых биотопах. Полученные результаты свидетельствуют, что в более освещенных и бедных питательными веществами экотопах, которые соответствуют условиям местообитания вида в сосняках, происходит активизация процессов формирования и накопления малонового диальдегида по сравнению с ельниками, для которых изменения содержания малонового диальдегида в рассматриваемые периоды вегетации менее значительны.

Ключевые слова: *Vaccinium myrtillus* L.; окислительный стресс; перекисное окисление липидов; малоновый диальдегид; эколого-ценотические условия

Для цитирования: Егорова Н. Ю., Сюткина А. С. Уровень перекисного окисления липидов в листьях *Vaccinium myrtillus* L. в условиях лесопаркового зеленого пояса г. Кирова // Труды Карельского научного центра РАН. 2023. № 7. С. 117–125. doi: 10.17076/eb1754

N. Yu. Egorova^{1,2*}, A. S. Syutkina^{1,2}. LIPID PEROXIDATION LEVELS IN LEAVES OF VACCINIUM MYRTILLUS L. IN URBAN FORESTS OF THE KIROV CITY'S GREEN BELT

¹ Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming (79 Preobrazhenskaya St., 610000 Kirov, Russia), *n_chirkova@mail.ru

² Vyatsky State Agrotechnological University (133 Oktyabrsky Ave., 610000 Kirov, Russia)

The paper presents data on the rates of lipid peroxidation processes in leaves of *Vaccinium myrtillus* L. (family Ericaceae Juss.) under various ecosociological conditions. The studies were carried out in the growing season of 2022 in urban forest communities with *V. myrtillus* in the field layer in Kirov City's green belt (southern taiga subzone). The activity of lipid peroxidation was estimated from the foliar content of products that react with thiobarbituric acid. We found that the rate of lipid oxidation processes, as represented by the accumulation of malonic dialdehyde, was lower in spruce forests (0.026–0.028 mmol/g wet weight) compared to pine forests, where its concentration in leaves reached 0.031 mmol/g wet weight. The results of correlation analysis indicate a strong positive relationship to exist between the rate of malonic dialdehyde accumulation and illuminance ($r = 0.90$ at $p \leq 0.05$) in the habitats of *V. myrtillus* and a negative relationship ($r = -0.90$ at $p \leq 0.05$) between the concentration of malonic dialdehyde and soil nitrogen richness in the habitats. The research results indicate that in better illuminated and nutrient-poor habitats, such as found in pine forests, the processes of malonic dialdehyde production and accumulation in this species are activated, as opposed to spruce forests, where changes in the content of malonic dialdehyde over the studied growth periods were less significant.

Keywords: *Vaccinium myrtillus* L.; oxidative stress; lipid peroxidation; malonic dialdehyde; ecosociological conditions

For citation: Egorova N. Yu., Syutkina A. S. Lipid peroxidation levels in leaves of *Vaccinium myrtillus* L. in urban forests of the Kirov City's green belt. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2023. No. 7. P. 117–125. doi: 10.17076/eb1754

Введение

В течение своего индивидуального развития растительные организмы в природных условиях подвергаются воздействию различных факторов окружающей среды. Способность растений приспосабливаться к ним и сохранять при этом жизненный потенциал является одним из определяющих условий существования видов в ценозе и зависит от возможности реализовать защитно-приспособительные механизмы, т. е. адаптироваться к разнообразным стрессовым воздействиям [Шакирова, 2001].

К настоящему времени получены многочисленные данные, свидетельствующие о том, что адаптация растений к условиям произрастания связана с антиоксидантной системой защиты, в том числе с инициацией перекисного окисления липидов (ПОЛ). С одной стороны, в оптимальных условиях генерация активных форм кислорода (АФК) представляет собой неотъемлемую часть жизненного процесса растительного организма, но под влиянием абиотических стресс-факторов их уровень в клетках может резко возрасти и вызвать развитие окислительного стресса. Следствием этого являются интенсификация ПОЛ, повреждения органелл, мембран,

структуры нуклеиновых кислот и денатурация белков. С другой стороны, инициация ПОЛ и генерация АФК выступают в качестве своеобразного «счетчика» стрессовой нагрузки, запуская в определенный момент работу антиоксидантной системы [Лукаткин, Голованова, 1988; Mittler, 2002; Kaur, Gupta, 2005; Половинкина и др., 2011; Розенцвет и др., 2014; Koliupaev et al., 2019; Kerchev, Van Breusegem, 2022].

Как показывает анализ литературных данных, объектами большинства исследований активности процессов ПОЛ являются растения, произрастающие на урбанизированных территориях и в условиях техногенного воздействия [Петухов и др., 2018]. Тогда как сведений о количественном содержании малонового диальдегида (МДА), показателя антиоксидантного стресса, в дикорастущих ягодных и лекарственных растениях, являющихся важными компонентами трофических цепей, в литературных источниках крайне мало. В связи с этим актуальность оценки адаптивного потенциала растений – эдификаторов растительных сообществ, основанной на изучении их биохимической устойчивости при воздействии стрессовых факторов окружающей среды, не вызывает сомнений.

Объектом настоящего исследования является черника обыкновенная (*Vaccinium myrtillus* L., сем. Ericaceae Juss.) – листопадный, вегетативно-подвижный явнополицентрический кустарничек, хамефит.

Черника обыкновенная широко распространена в Кировской области. Наиболее часто этот вид является доминантом или субдоминантом травяно-кустарничкового яруса преимущественно средневозрастных, спелых, приспевающих низко- и среднеполнотных хвойных и лиственных типов леса [Егорова и др., 2021]. Многочисленными исследованиями установлены эколого-биологические особенности черники, фитоценотическая приуроченность, популяционные и продукционные параметры вида в таежных экосистемах Кировской области [Егорова, 2017; Егорова и др., 2019, 2021; Егорова, Пестрикова, 2020]. Исследования биохимических адаптаций этого таксона к условиям биотопа в Кировской области ранее не проводились.

Цель работы – изучить интенсивность процессов перекисного окисления липидов в листьях *Vaccinium myrtillus* L. в зависимости от эколого-ценотических условий местообитания и фенологических фаз развития.

Материалы и методы

Исследования проводились в 2022 году на территории лесопаркового зеленого пояса г. Кирова, где имеются крупные фрагменты лесной растительности. Для выявления растительных сообществ с участием в травяно-кустарничковом ярусе черники использовали маршрутный метод. Геоботанические описания выполняли согласно общепринятым подходам и методам [Ипатов, 2000]. Для этого в каждом растительном сообществе закладывали пробные площади 20×20 м. Всего было заложено 5 пробных площадей (ПП) (табл. 1). Экологические параметры растительных сообществ определяли с использованием фитоиндикационных экологических шкал Г. Элленберга [Ellenberg, 1974].

Листья отбирали с побегов текущего года вегетации у парциальных образований средневозрастного генеративного онтогенетического состояния. Сбор материала проводили в фенофазу «окончание цветения – образование плодов» и фенофазу «окрашивание плодов – полное созревание плодов».

Активность перекисного окисления липидов оценивали по содержанию в листьях продуктов, реагирующих с тиобарбитуровой кислотой (ТБК) [Лукаткин, Голованова, 1988]. Растительный материал гомогенизировали. В гомогенат добавляли смесь ТБК и трихлоруксусной кислоты.

Пробы помещали в нагретую до 95–100 °С автоматическую лабораторную водяную баню марки ЛБ 23 TERMEX на 30 мин. Затем охлаждали и центрифугировали 10 мин при 10 000 г. Оптическую плотность супернатанта измеряли при длине волны 532 и 600 нм на спектрофотометре UNICO 1201 (United Products & Instruments, Inc., США) и выражали в мМоль/г сырой массы.

Статистическая обработка проведена с использованием пакетов программ Microsoft Excel и Statistica 12. Данные представлены в виде средних арифметических значений и их стандартных ошибок. Значимость отличий средних значений выборок оценивали по t-критерию Стьюдента. Для оценки влияния условий экотопа (освещенность, эдафические параметры) на количественное содержание МДА в листьях *V. myrtillus* применялся корреляционный анализ.

Результаты и обсуждение

Исследованием установлено, что типичными для произрастания *V. myrtillus* в пределах лесопаркового зеленого пояса г. Кирова являются сосняки с примесью березы зеленомошные, сфагновые, а также ельники травяные с преобладанием ели финской (*Picea × fennica* (Regel) Kom.) в первом ярусе древостоя. Характеристика исследованных фитоценозов с *V. myrtillus* приведена в таблице 1.

Древостой в исследованных фитоценозах представлен сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), елью финской (*Picea × fennica*), березой повислой (*Betula pendula* Roth.), березой пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.). Возраст древостоя в сообществах с *V. myrtillus* варьирует от 55 до 80 лет, высота – от 15 до 19 м, сомкнутость крон – от 0,40 до 0,70.

В подлеске преобладают *Sorbus aucuparia* L., *Frangula alnus* Mill., *Juniperus communis* L.; всего зафиксировано 13 видов. В составе травяно-кустарничкового яруса исследуемых черничных фитоценозов отмечено от 19 до 38 видов сосудистых растений. *Vaccinium myrtillus* сопутствуют следующие виды: *V. vitis-idaea* L., *Rubus saxatilis* L., *Oxalis acetosella* L., *Linnaea borealis* L., *Melampyrum sylvaticum* L., *Majanthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Fragaria vesca* L., *Luzula pilosa* (L.) Willd. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса изменяется от 40 % в елово-сосновом с примесью березы травяно-зеленомошном лесу до 85 % в сосняке майниково-чернично-зеленомошно-сфагновом.

Фитоиндикационный анализ по шкалам Элленберга [Ellenberg, 1974] позволил определить параметры экотопа в исследованных фитоценозах с *V. myrtillus* (табл. 1). Так, по

Таблица 1. Эколого-фитоценотическая характеристика изученных местообитаний *Vaccinium myrtillus*
 Table 1. Ecological and phytocenotic description of the studied *Vaccinium myrtillus* habitats

Признак Feature	Тип фитоценоза / Type of phytocenosis				
	1	2	3	4	5
	Сосняк с примесью березы чернично-зеленомошный Bilberry-green moss pine forest with birch	Сосняк с примесью березы зеленомошно-черничный Green moss-bilberry pine forest with birch	Ельник кислично-черничный Sorrel-bilberry spruce forest	Ельник кислично-чернично-травяной Sorrel-bilberry-grass spruce forest	Сосняк майниково-чернично-зеленомошно-сфагновый Beadruby-bilberry-green moss-sphagnum pine forest
Состав древостоя Stand composition	8С2Б	8С2Б	9ЕП	9ЕП+Ос	10С+Б
Возраст (лет) Age (years)	75	75	55	80	70
Сомкнутость крон Crown closure	0,55	0,55	0,40	0,70	0,50
Высота древостоя (м) Stand height (m)	18,0	19,0	15,0	17,0	18,0
Общее проективное покрытие (%) Total projective cover (%)	60	60	85	55	40
Проективное покрытие <i>V. myrtillus</i> (%) Projective cover of <i>V. myrtillus</i> (%)	50	40	40	35	25
Экологические факторы (на основании экологических шкал Элленберга) Ecological factors (based on Ellenberg's indicator values)					
Освещенность Light intensity factor	5,5	5,8	4,7	4,7	5,8
Увлажнение Moisture factor	5,1	5,1	5,1	5,2	5,8
Реакция субстрата Substrate reaction	4,0	4,1	4,6	5,3	5,0
Обеспеченность субстрата азотом Substrate nitrogen	3,7	3,2	4,2	4,4	2,7

относительному освещению, преобладающему в местообитаниях вида, условия сосновых фитоценозов характеризуются достаточно высоким уровнем освещенности (6-я ступень шкалы Элленберга). Растительные сообщества с участием *V. myrtillus*, относящиеся к ельникам, преимущественно формируют теневыносливые растения, поэтому еловые насаждения отличаются более низким уровнем освещенности (5-я ступень шкалы Элленберга). Условия увлажнения в исследуемых растительных сообществах с *V. myrtillus* колеблются от средневлажных (5,1 балла) в ельниках и сосняках зеленомошных до влажных (5,8 балла) в сосняке сфагновом. По шкале кислотности почв, которая определяет зависимость видов от кислотности-щелочности почв, *V. myrtillus* занимает местообитания, характеризующиеся от кислых (сосняки зеленомошные) до умеренно кислых (ельники, сосняк сфагновый) (5-я ступень шкалы Элленберга). По шкале азотного богатства, которая показывает общий

запас питательных веществ (N, K, P, Mg) в почве, местообитания вида, относящиеся к соснякам сфагновым и зеленомошным, являются бедными по обеспеченности этими элементами, тогда как ельники характеризуются умеренной обеспеченностью питательными веществами.

Продукты перекисного окисления липидов являются индикатором биохимического повреждения клеток и стрессоустойчивости организма. Одним из конечных продуктов окисления липидов является малоновый диальдегид (МДА) [Загоскина, Назаренко, 2016], по его содержанию принято судить об уровне окислительного стресса, который испытывает растение. Результаты многочисленных исследований показывают, что изменения активности ПОЛ в растительных клетках могут быть вызваны воздействиями различного характера: низкая температура [Лукаткин, Голованова, 1988], засуха [Спивак, 2010], высокие концентрации солей [Розенцвет и др., 2014], химическое загрязнение [Петухов

и др., 2018]. Усиленное ПОЛ и накопление МДА приводит к нарушению целостности мембран и повреждению клеток. Основная опасность процессов ПОЛ для растений заключается в возможности полной утраты мембранами клеток барьерной функции [Чеснокова и др., 2007].

Определение уровня ПОЛ на разных этапах вегетации позволяет установить, в какие фенологические фазы растение подвергается наибольшему окислительному стрессу. Проведенное нами исследование интенсивности процессов ПОЛ, которое оценивали по накоплению МДА, показало, что в фазу «конец цветения – образование плодов» накопление МДА варьирует от 0,018 до 0,030 ммоль/г сырой массы (табл. 2). Наибольшее содержание МДА в листьях черники в этот период отмечено в сосняке с примесью березы чернично-зеленомошном, наименьшее – в сосняке майниково-чернично-зеленомошно-сфагновом.

В фазу «окрашивание плодов – полное созревание плодов» увеличение содержания МДА, напротив, наблюдалось в сосняке сфагновом – 0,031 ммоль/г сырой массы. Наименее интенсивно синтез МДА в этот период происходил в листьях *V. myrtillus*, отобранных из ельника кислично-чернично-травяного, – 0,026 ммоль/г сырой массы. Зависимость изменений физиолого-биохимических показателей, отражающих жизнеспособное функцио-

нальное состояние растительного объекта от фазы вегетации, показана ранее на примере растений кустарниковой биоморфы [Отвалко, 2013; Лаврушина, 2020]. Достоверность различий в накоплении МДА в зависимости от фазы вегетации также подтверждена статистически. Так, отмеченное увеличение содержания МДА в фазу «окрашивание плодов – полное созревание плодов» в ельнике кислично-черничном достоверно по коэффициенту Стьюдента на уровне значимости 99,99 %, в сосняке майниково-чернично-зеленомошно-сфагновом и ельнике кислично-чернично-травяном – 99,9 %.

На интенсивность процессов ПОЛ в растениях значительное влияние оказывает и место произрастания, на что обращали внимание и другие исследователи [Балаева-Тихомирова и др., 2018]. По результатам наших исследований также выявлены следующие отличия: ельники характеризуются более низкими значениями МДА (0,026–0,028 ммоль/г сырой массы) по сравнению с сосняками, где концентрация в листьях альдегида достигала 0,031 ммоль/г сырой массы. Кроме того, полученные данные показали, что рассматриваемые фитоценозы достоверно различаются между собой по анализируемому показателю. Так, уровень ПОЛ (по концентрации МДА) в фазу «конец цветения – образование плодов» в сосняке с примесью березы чернично-зеленомошном имел отличия с доверительным

Таблица 2. Накопление малонового диальдегида (ммоль/г сырой массы) в листьях *Vaccinium myrtillus* в различных типах фитоценозов

Table 2. Accumulation of malonic dialdehyde (mmol/g wet weight) in leaves of *Vaccinium myrtillus* in various types of phytocenoses

№ ПП No.	Тип фитоценоза Type of phytocenosis	Фенофаза «конец цветения – образование плодов» Phenophase 'end of flowering – fruit formation'	Фенофаза «окрашивание плодов – полное созревание плодов» Phenophase 'fruits coloring – full ripening of fruits'
1	Сосняк с примесью березы чернично-зеленомошный Bilberry–green moss pine forest with birch	0,030 ± 0,0008	0,030 ± 0,0009
2	Сосняк с примесью березы зеленомошно-черничный Green moss–bilberry pine forest with birch	0,026 ± 0,0032	0,028 ± 0,0003
3	Ельник кислично-черничный Sorrel–bilberry spruce forest	0,020 ± 0,0002 ^{1*}	0,028 ± 0,0009*
4	Ельник кислично-чернично-травяный Sorrel–bilberry–grass spruce forest	0,021 ± 0,0011 ^{1*}	0,026 ± 0,0009*
5	Сосняк майниково-чернично-зеленомошно-сфагновый Beadruby–bilberry–green moss–sphagnum pine forest	0,018 ± 0,0015 ^{1*}	0,031 ± 0,0017 ^{2*}

Примечание. Приведено среднее значение показателя ± стандартная ошибка; достоверность различия при $p \leq 0,05$ (t-критерий Стьюдента): * – между фенофазами в пределах одного фитоценоза; ¹ – различия статистически значимы по сравнению с сосняком с примесью березы чернично-зеленомошным в фенофазу «конец цветения – образование плодов»; ² – различия статистически значимы по сравнению с ельником кислично-чернично-травяным в фенофазу «окрашивание плодов – полное созревание плодов».

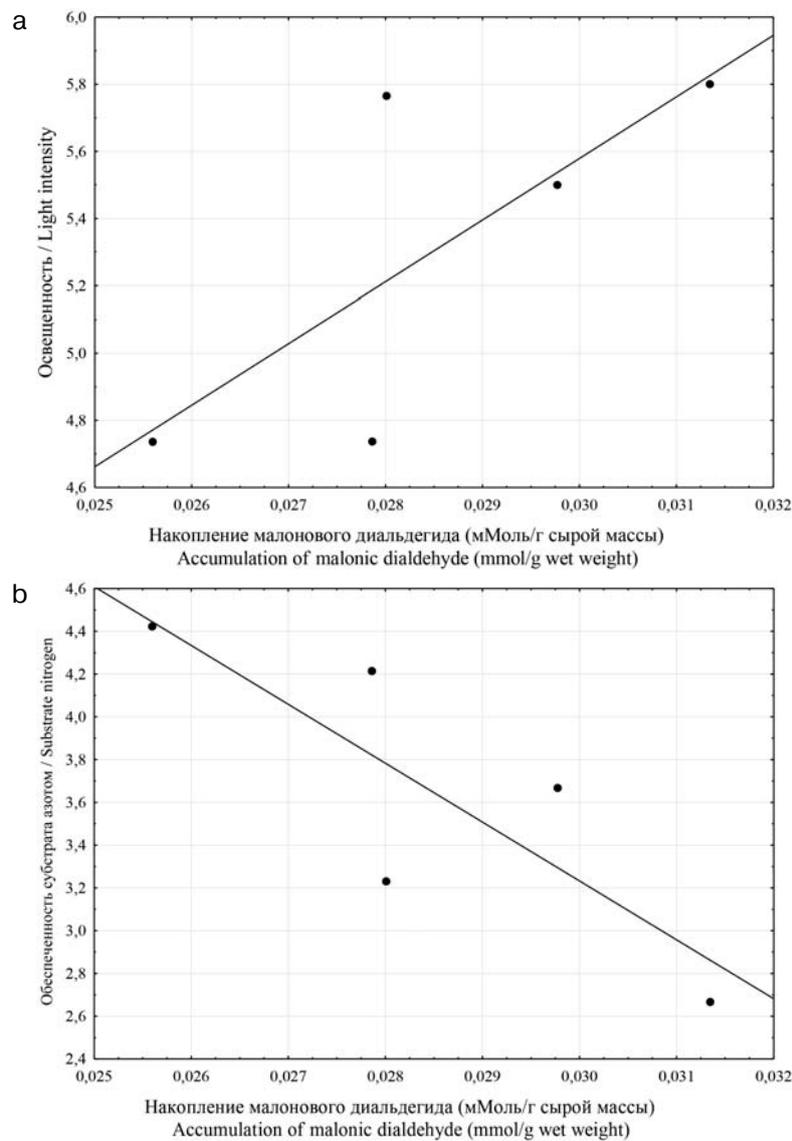
Note. The average value of the indicator is given ± standard error; the significance of the difference at $p \leq 0.05$ (Student's t-test): * – between phenophases within the same phytocenosis; ¹ – differences are statistically significant compared to the bilberry–green moss pine forest with birch in the phenophase 'end of flowering – fruit formation'; ² – differences are statistically significant compared to the sorrel–bilberry–grass spruce forest in the phenophase 'fruits coloring – full ripening of fruits'.

интервалом по коэффициенту Стьюдента 99,99 % от еловых местообитаний вида и сосняка сфагнового. В фазу «окрашивание плодов – полное созревание плодов» выявлено статистически значимое различие в накоплении МДА между ельником кислично-чернично-травяным и сосняком майниково-чернично-зеленомошно-сфагновым (доверительный интервал по коэффициенту Стьюдента 95,00 %).

Некоторые экологические факторы, воздействующие на растение в течение жизни, также могут способствовать развитию окислительного стресса и, как следствие, изменени-

ям во многих метаболических процессах [Кресславский и др., 2012].

Корреляционный анализ показал, что связь МДА с отдельными экологическими параметрами биотопа достаточно сильная. Установлена статистически достоверная высокая положительная корреляционная связь ($r = 0,90$ при $p \leq 0,05$) между интенсивностью накопления МДА и освещенностью в местообитаниях *V. myrtillus* (рис., а). Между концентрацией МДА и богатством почв азотом в исследуемых фитоценозах прослеживается отрицательная корреляция ($r = -0,90$ при $p \leq 0,05$) (рис., б).



Зависимость между интенсивностью накопления малонового диальдегида в листьях *Vaccinium myrtillus* и экологическими условиями местообитания: а – освещенность; б – обеспеченность субстрата азотом

The relationship between the intensity of malonic dialdehyde accumulation in the leaves of *Vaccinium myrtillus* and the ecological conditions of the habitat: a – light intensity factor; b – substrate nitrogen

Можно предположить, что в более освещенных и бедных питательными веществами экотопах, которые соответствуют условиям местообитания вида в сосняках, прежде всего сфагнового типа, происходит активизация процессов формирования и накопления МДА, по сравнению с ельниками, для которых изменения содержания МДА в рассматриваемые периоды вегетации менее значительны.

Вероятно, в сосновых местообитаниях у *V. myrtillus* повышается интенсивность фотосинтеза и наиболее чувствительными к стрессу оказываются фотохимические процессы, происходящие в тилакоидных мембранах, – фотоокисление воды. Риски фотоингибирования, возникающие в условиях лучшего освещения, являются одной из причин здесь усиления ПОЛ.

В целом более сложные условия произрастания и менее благоприятные эдафические условия, формирующиеся для исследуемого вида в сосняках сфагновых, могут быть стрессовыми факторами, вызывающими интенсификацию окислительных процессов.

Заключение

В ходе работы установлено, что в различных эколого-ценотических условиях интенсивность процессов ПОЛ отличается. Полученные результаты позволили отметить повышенный уровень содержания МДА – продукта перекисного окисления липидов клеточных мембран в листьях *V. myrtillus* в условиях сосновых лесов (в большей степени выражено в сосняках сфагнового типа).

Показано, что в фазу «окрашивание плодов – полное созревание плодов» уровень МДА возрастает в 0,8 раза по сравнению с фазой «конец цветения – образование плодов».

Литература

Балаева-Тихомирова О. М., Леонович Е. А., Авласевич О. В. Содержание эндогенных антиоксидантов и продуктов перекисного окисления липидов в сырье и экстрактах *Allium ursinum* Linnaeus, *A. schoenoprasum* L. и *Primula veris* L. // Вестник БарГУ. Сер. Биологические науки. Сельскохозяйственные науки. 2018. Вып. 6. С. 9–19.

Егорова Н. Ю. Особенности экологических предпочтений ягодных растений сем. *Vacciniaceae* Lindl. в лесных фитоценозах южной тайги // Бореальные леса: состояние, динамика, экосистемные услуги: Тезисы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 60-летию Института леса Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, 11–15 сентября 2017 года). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2017. С. 102–104.

Егорова Н. Ю., Егошина Т. Л., Ярославцев А. В. *Vaccinium myrtillus* L. в Кировской области (южно-таежная подзона): фитоценотическая приуроченность, экологические предпочтения // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021. № 53. С. 68–88. doi: 10.17223/19988591/4

Егорова Н. Ю., Егошина Т. Л., Ярославцев А. В., Шлыкова Д. А., Оботнин С. И. Динамика урожайности плодов *Vaccinium myrtillus* L. в ельниках северо-востока Европейской России // Сохранение лесных экосистем: проблемы и пути их решения: Мат-лы II Междунар. науч.-практ. конф. (г. Киров, 27–31 мая 2019 г.). Киров: ВятГУ, 2019. С. 264–267.

Егорова Н. Ю., Пестрикова Е. С. Оценка эколого-ценотических параметров различных типов местообитаний *Vaccinium myrtillus* L. в пределах южнотаежных лесных экосистем (Кировская область) // Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем: Мат-лы XVIII Всерос. науч.-практ. конф. с международным участием (Киров, 18 ноября 2020 г.). Киров: ВятГУ, 2020. С. 180–183.

Загоскина Н. В., Назаренко Л. В. Активные формы кислорода и антиоксидантная система растений // Вестник МГПУ. Сер. Естественные науки. 2016. № 2. С. 9–23.

Ипатов В. С. Методы описания фитоценоза. СПб.: СПб ун-т, 2000. 53 с.

Креславский В. Д., Лось Д. А., Аллахвердиев С. И., Кузнецов В. В. Сигнальная роль активных форм кислорода при стрессе у растений // Физиология растений. 2012. Т. 59. С. 1–16.

Лаврушина М. М. Уровень перекисного окисления липидов и окислительный стресс у растений рода Рододендрон // Шаг в науку: Мат-лы IV науч.-практ. конф. молодых ученых (II Всероссийской) (Москва, 18 декабря 2020 г.). М.: МГПУ, 2020. С. 679–682.

Лукаткин А. С., Голованова В. С. Интенсивность перекисного окисления липидов в охлажденных листьях теплолюбивых растений // Физиология растений. 1988. Т. 35, вып. 4. С. 773–780.

Отвалко Е. А. Изменение уровня перекисного окисления липидов и активности компонентов антиоксидантной системы защиты растений в различные фенологические фазы развития // Веснік Віцебскага дзяржаўнага ўніверсітэта імя П. М. Машэрава. 2013. № 2(74). С. 32–35.

Петухов А. С., Христин Н. А., Петухова Г. А. Перекисное окисление липидов в клетках растений в условиях городской среды // Вестник Российского университета дружбы народов. Сер. Экология и безопасность жизнедеятельности. 2018. Т. 26, № 1. С. 82–90. doi: 10.22363/2313-2310-2018-26-1-82-90

Половинкина Е. О., Кальясова Е. А., Сеницына Ю. В., Веселов А. П. Изменение уровня перекисного окисления липидов и активности компонентов антиоксидантного комплекса в хлоропластах гороха при воздействии слабых импульсных магнитных полей // Физиология растений. 2011. Т. 58, № 6. С. 930–934.

Розенцвет О. А., Нестеров В. Н., Богданова Е. С. Состав мембран дикорастущих галофитов с различными механизмами регуляции солевого обмена

в зависимости от абиотических факторов среды // Биологические мембраны. 2014. Т. 31, № 2. С. 137–146. doi: 10.7868/S0233475514010095

Спивак Е. А. Генерация активных форм кислорода, перекисное окисление липидов и проницаемость клеточных мембран в листьях проростков ячменя (*Hordeum vulgare* L.) при засухе // Вестник БГУ. Сер. 2. 2010. № 1. С. 51–54.

Шакирова Ф. М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция. Уфа: Гилем, 2001. 161 с.

Чеснокова Н. П., Понукалина Е. В., Бизенкова М. Н. Механизмы структурной и функциональной дезорганизации биосистем под влиянием свободных радикалов // Фундаментальные исследования. 2007. № 4. С. 110–121.

Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. Gottingen, 1974. 97 p.

Kaur N., Gupta A. K. Signal transduction pathways under abiotic stresses in plant // Current Sci. 2005. Vol. 88, no. 11. P. 1771–1780.

Kerchev P. I., Van Breusegem F. Improving oxidative stress resilience in plants // Plant J. 2022. Vol. 109. P. 359. doi: 10.1111/tjp.15493

Kolupaev Y. E., Karpets Y. V., Kabashnikova L. F. Antioxidative system of plants: cellular compartmentalization, protective and signaling functions, mechanisms of regulation (review) // Appl. Biochem. Microbiol. 2019. Vol. 55. P. 441. doi: 10.1134/S0003683819050089

Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance // Trends Plant Sci. 2002. Vol. 7, no. 9. P. 405–410.

References

Balaeva-Tikhomirova O. M., Leonovich E. A., Avlasevich O. V. The content of endogenous antioxidants and products of lipid peroxidation in raw materials and extracts of *Allium ursinum* Linnaeus, *A. schoenoprasum* L. and *Primula veris* L. Vestnik BarGU. Ser. Biologicheskie nauki. Sel'skokhozyaistvennyye nauki = BarSU Herald. Series: Biological Sciences. Agricultural Sciences. 2018;6:9–19. (In Russ.)

Chesnokova N. P., Ponukalina E. V., Bizenkova M. N. Mechanisms of structural and functional disorganization of biosystems under the influence of free radicals. Fundamental'nye issledovaniya = Fundamental Research. 2007;4:110–121. (In Russ.)

Egorova N. Yu. Features of ecological preferences of fam. Vacciniaceae Lindl. berry plants in forest communities of the southern taiga. Boreal'nye lesa: sostoyanie, dinamika, ekosistemnye uslugi: tezisy dokladov Vserossiiskoi nauchnoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem = Boreal forests: state, dynamics, ecosystem services: Proceedings of All-Russian sci. conf. (Petrozavodsk, Sept. 11–15, 2017). Petrozavodsk: KarRC RAS; 2017. P. 102–104. (In Russ.)

Egorova N. Yu., Egoshina T. L., Yaroslavtsev A. V. *Vaccinium myrtillus* L. in the Kirov Region (southern taiga subzone): phytocoenotic confinement and ecological preferences. Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology. 2021;53:68–88. doi: 10.17223/19988591/53/4 (In Russ.)

Egorova N. Yu., Egoshina T. L., Yaroslavtsev A. V., Shlykova D. A., Obotnin S. I. Dynamics of fruit yield of *Vaccinium myrtillus* L. in spruce forests of the North-East of European Russia. Sokhranenie lesnykh ekosistem: problemy i puti ikh resheniya: mat-ly II Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. (Kirov, 27–31 maya 2019 g.) = Conservation of forest ecosystems: problems and ways to solve them. Proceedings of II International scientific and practical conf. (Kirov, May 27–31, 2019). Kirov: VyatGU; 2019. P. 264–267. (In Russ.)

Egorova N. Yu., Pestrikova E. S. Assessment of ecological and cenotic parameters of various types of habitats of *Vaccinium myrtillus* L. within the southern taiga forest ecosystems (Kirov Region). Biodiagnostika sostoyaniya prirodnikh i prirodno-tekhnogennykh sistem: mat-ly XVIII Vseros. nauch.-prakt. konf. s mezhdunar. uchastiyem (Kirov, 18 noyabrya 2020 g.) = Biodiagnostics of the state of natural and natural-man made systems: Proceedings of XVIII All-Russian scientific and practical conf. with international participation (Kirov, Nov. 18, 2020). Kirov: VyatGU; 2020. P. 180–183. (In Russ.)

Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. Gottingen; 1974. 97 p.

Ipatov V. S. Methods for describing phytocenosis. St. Petersburg: SPbGU; 2000. 53 p. (In Russ.)

Kaur N., Gupta A. K. Signal transduction pathways under abiotic stresses in plant. Current Sci. 2005;88(11):1771–1780.

Kerchev P. I., Van Breusegem F. Improving oxidative stress resilience in plants. Plant J. 2022;109:359. doi: 10.1111/tjp.15493

Kolupaev Y. E., Karpets Y. V., Kabashnikova L. F. Antioxidative system of plants: cellular compartmentalization, protective and signaling functions, mechanisms of regulation (review). Appl. Biochem. Microbiol. 2019;55:441. doi: 10.1134/S0003683819050089

Kreslavskii V. D., Los' D. A., Allakhverdiev S. I., Kuznetsov V. V. Signaling role of reactive oxygen species during plant stress. Fiziologiya rastenii = Plant Physiology. 1912;59:1–16. (In Russ.)

Lavrushina M. M. Level of lipid peroxidation and oxidative stress in plants of the genus *Rhododendron*. Shag v nauku: Materialy IV nauchno-prakticheskoi konferentsii molodykh uchenykh (II Vserossiiskoi) = Step into science: Materials of the IV scientific and practical conference of young scientists (II All-Russian), Moscow, December 18, 2020. Moscow: MGPU; 2020. P. 679–682. (In Russ.)

Lukatkin A. S., Golovanova V. S. The intensity of lipid peroxidation in the cooled leaves of thermophilic plants. Fiziologiya rastenii = Plant Physiology. 1988;35(4):773–780. (In Russ.)

Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. Trends Plant Sci. 2002;7(9):405–410.

Otvalko Ye. A. Changes in the level of lipid peroxidation and the activity of components of the antioxidant system of plant protection in various phenological phases of development. Vestnik Vitsebskago dzyarzhavnaga universiteta imya P. M. Masherava = Bulletin of the Vitsebsk State University named after P. M. Masherov. 2013;2(74):32–35. (In Russ.)

Petukhov A. S., Khritokhin N. A., Petukhova G. A. Lipid peroxidation in plants cells under conditions of the urban environment. *Vestnik Rossiiskogo universiteta druzhby narodov. Ser. Ekologiya i bezopasnost' zhiznedeyatel'nosti = RUDN Journal of Ecology and Life Safety*. 2018;26(1):82–90. doi: 10.22363/2313-2310-2018-26-1-82-90 (In Russ.)

Polovinkina E. O., Kal'yasova E. A., Sinitsyna Yu. V., Veselov A. P. Changes in the level of lipid peroxidation and the activity of the components of the antioxidant complex in pea chloroplasts under the influence of weak pulsed magnetic fields. *Fiziologiya rastenii = Russian Journal of Plant Physiology*. 2011;58(6):930–934. (In Russ.)

Rozentsvet O. A., Nesterov V. N., Bogdanova E. S. The composition of membranes of wild-growing halophytes with different mechanisms of regulation of salt

metabolism depending on abiotic environmental factors. *Biologicheskie membrany = Biochemistry (Moscow), Series A: Membrane and Cell Biology*. 2014;31(2): 137–146. doi: 10.7868/S0233475514010095 (In Russ.)

Shakirova F. M. Nonspecific resistance of plants to stress factors and its regulation. Ufa: Gilem; 2001. 161 p. (In Russ.)

Spivak E. A. Generation of reactive oxygen species, lipid peroxidation and cell membrane permeability in the leaves of barley (*Hordeum vulgare* L.) seedlings during drought. *Vestnik BGU. Seriya 2 = Vestnik BSU. Series 2*. 2010;1:51–54. (In Russ.)

Zagoskina N. V., Nazarenko L. V. Reactive oxygen species and the antioxidant system of plants. *Vestnik MGPU. Ser. Estestv. Nauki = Vestnik Moscow City Teachers Training Univ. Nat. Sci.* 2016;22: 9–23. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 01.03.2023; принята к публикации / accepted: 11.05.2023.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Егорова Наталья Юрьевна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник отдела экологии и ресурсосведения растений ВНИИОЗ; доцент Вятского ГАТУ

e-mail: n_chirkova@mail.ru

Сюткина Анна Сергеевна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник отдела ветеринарии ВНИИОЗ; доцент Вятского ГАТУ

e-mail: annasiutkina@yandex.ru

CONTRIBUTORS:

Egorova, Natalya

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Associate Professor

Syutkina, Anna

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Associate Professor