

Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр
Российской академии наук»



ТРУДЫ

КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

№ 3, 2021

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ БИОЛОГИЯ

Петрозаводск
2021

Главный редактор
А. Ф. ТИТОВ, член-корр. РАН, д. б. н., проф.

Редакционный совет

А. М. АСХАБОВ, академик РАН, д. г.-м. н., проф.; О. Н. БАХМЕТ (зам. главного редактора), член-корр. РАН, д. б. н.; А. В. ВОРОНИН, д. т. н., проф.; И. В. ДРОБЫШЕВ, доктор биологии (Швеция – Канада); Э. В. ИВАНТЕР, член-корр. РАН, д. б. н., проф.; Х. ЙООСТЕН, доктор биологии, проф. (Германия); А. М. КРЫШЕНЬ, д. б. н.; Е. В. КУДРЯШОВА, д. флс. н., проф.; О. Л. КУЗНЕЦОВ, д. б. н.; Н. В. ЛУКИНА, член-корр. РАН, д. б. н., проф.; В. В. МАЗАЛОВ, д. ф.-м. н., проф.; Н. Н. НЕМОВА, член-корр. РАН, д. б. н., проф.; О. ОВАСКАЙНЕН, доктор математики, проф. (Финляндия); О. Н. ПУГАЧЕВ, академик РАН, д. б. н.; С. А. СУББОТИН, доктор биологии (США); Д. А. СУБЕТТО, д. г. н.; Н. Н. ФИЛАТОВ, член-корр. РАН, д. г. н., проф.; Т. Э. ХАНГ, доктор географии (Эстония); П. ХЁЛЬТТЯ, доктор геологии, проф. (Финляндия); К. ШАЕВСКИЙ, доктор математики, проф. (Польша); В. В. ЩИПЦОВ, д. г.-м. н., проф.

Редакционная коллегия серии «ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ БИОЛОГИЯ»

А. М. АНДРЕЕВА, д. б. н.; Т. О. ВОЛКОВА, д. б. н.; А. С. ГОРЮНОВ, к. ф.-м. н., доцент; В. А. ИЛЮХА (зам. отв. редактора), д. б. н., доцент; Н. М. КАЛИНКИНА, д. б. н.; О. Н. ЛЕБЕДЕВА, к. б. н., доцент; Е. М. МАТВЕЕВА, к. б. н.; А. Ю. МЕЙГАЛ, д. м. н., проф.; Н. Н. НЕМОВА (отв. редактор), чл.-корр. РАН, д. б. н., проф.; Л. Л. НОВИЦКАЯ, д. б. н.; Е. К. ОЛЕЙНИК, д. б. н., доцент; Л. П. СМИРНОВ, д. б. н.; Л. В. ТОПЧИЕВА (отв. секретарь), к. б. н.; Н. П. ШАРОВА, д. б. н.

Издается с января 2009 г.

Адрес редакции: 185910, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
Тел. (8142)762018; факс (8142)769600
E-mail: trudy@krc.karelia.ru

Электронная полнотекстовая версия: <http://transactions.krc.karelia.ru>; <http://journals.krc.karelia.ru>

© ФИЦ «Карельский научный центр РАН», 2021
© Институт биологии КарНЦ РАН, 2021
© Институт леса КарНЦ РАН, 2021

Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences

TRANSACTIONS

**of the KARELIAN RESEARCH CENTRE
of the RUSSIAN ACADEMY of SCIENCES**

No. 3, 2021

EXPERIMENTAL BIOLOGY

Petrozavodsk
2021

Editor-in-Chief

A. F. TITOV, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.

Editorial Council

A. M. ASKHABOV, RAS Academician, DSc (Geol.-Miner.), Prof.; O. N. BAKHMET (Deputy Editor-in-Chief), RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.); I. V. DROBYSHEV, PhD (Biol.) (Sweden – Canada); N. N. FILATOV, RAS Corr. Fellow, DSc (Geog.), Prof.; T. E. HANG, PhD (Geog.) (Estonia); P. HÖLTTÄ, PhD (Geol.), Prof. (Finland); E. V. IVANTER, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.; H. JOOSTEN, Dr. (Biol.), Prof. (Germany); A. M. KRYSHEN', DSc (Biol.); E. V. KUDRYASHOVA, DSc (Phil.), Prof.; O. L. KUZNETSOV, DSc (Biol.); N. V. LUKINA, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.; V. V. MAZALOV, DSc (Phys.-Math.), Prof.; N. N. NEMOVA, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.; O. OVASKAINEN, PhD (Math.), Prof. (Finland); O. N. PUGACHYOV, RAS Academician, DSc (Biol.); V. V. SHCHIPTSOV, DSc (Geol.-Miner.), Prof.; S. A. SUBBOTIN, PhD (Biol.) (USA); D. A. SUBETTO, DSc (Geog.); K. SZAJEWSKI, PhD (Math.), Prof. (Poland); A. V. VORONIN, DSc (Tech.), Prof.

Editorial Board of the Experimental Biology Series

A. M. ANDREEVA, DSc (Biol.); A. S. GORYUNOV, PhD (Phys.-Math.), Assistant Prof.; V. A. ILYUKHA (Deputy Editor-in-Charge), DSc (Biol.), Prof.; N. M. KALINKINA, DSc (Biol.); O. N. LEBEDEVA, PhD (Biol.), Assistant Prof.; E. M. MATVEEVA, PhD (Biol.); Assistant Prof.; A. Yu. MEIGAL, DSc (Med.), Prof.; N. N. NEMOVA (Editor-in-Charge), RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.); L. L. NOVITSKAYA, DSc (Biol.); E. K. OLEJNIK, DSc (Biol.), Assistant Prof.; N. P. SHAROVA, DSc (Biol.); L. P. SMIRNOV, DSc (Biol.); L. V. TOPCHIEVA (Executive Secretary), PhD (Biol.); T. O. VOLKOVA, DSc (Biol.)

Published since January 2009

Monthly

Editorial Office address: 11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia

Tel. (8142)762018; fax (8142)769600

E-mail: trudy@krc.karelia.ru

Full-text electronic version: <http://transactions.krc.karelia.ru>; <http://journals.krc.karelia.ru>

© Karelian Research Centre, Russian Academy
of Sciences, 2021

© Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian
Academy of Sciences, 2021

© Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences, 2021

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 581.1

АКТИВНЫЕ ФОРМЫ КИСЛОРОДА И КОМПОНЕНТЫ АНТИОКСИДАНТНОЙ СИСТЕМЫ – УЧАСТНИКИ МЕТАБОЛИЗМА РАСТЕНИЙ. ВЗАИМОСВЯЗЬ С ФЕНОЛЬНЫМ И УГЛЕВОДНЫМ ОБМЕНОМ

**К. М. Никерова, Н. А. Галибина, О. В. Чирва,
А. В. Климова (Успенская)**

Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

Продолжительная история изучения ферментов антиоксидантной системы (АОС), низкомолекулярных неферментативных антиоксидантов (АО) и активных форм кислорода (АФК) позволила получить обширную информацию об их строении, функциях, локализации в растительных организмах. Большое количество имеющихся на данный момент исследований показывают, как ферменты АОС, АО реагируют на изменения условий окружающей среды; активно пополняются знания об участии АОС и АФК в процессах обеспечения жизнедеятельности растений, обсуждается, как качественно и количественно изменяется пул АФК. В настоящем обзоре предпринята попытка показать, как АОС, АО и АФК функционируют при осуществлении нормального метаболизма у растений. Рассматриваются реакции, осуществляемые в процессах роста, развития и старения, сигнальной регуляции. Показана взаимосвязь ферментов АОС, АО и АФК с фенольным и углеводным обменами в растительном организме.

Ключевые слова: антиоксидантная система; активные формы кислорода; окислительный стресс; фенольный метаболизм; углеводный метаболизм.

**K. M. Nikerova, N. A. Galibina, O. V. Chirva, A. V. Klimova (Uspenskaya).
REACTIVE OXYGEN SPECIES AND ANTIOXIDANT SYSTEM COMPONENTS – PARTICIPANTS OF PLANT METABOLISM. RELATIONSHIPS WITH PHENOLIC AND CARBOHYDRATE METABOLISM**

A long history of studying of the antioxidant system (AOS) enzymes, low molecular weight antioxidants (AO), and reactive oxygen species (ROS) has provided extensive information about their structure, functions, and localization in plant organisms. A large number of currently available studies show how AOS and AO enzymes react to changes in environmental conditions. Knowledge about the participation of AOS and ROS in the essential life processes in plants is actively updated; qualitative and quantitative changes in the ROS pool are discussed. In this review, an attempt was made to show how AOS, AO and ROS operate in the normal metabolism in plants. The reactions taking place in the processes of growth, development, and aging, as well as signal regulation are considered. The rela-

tionship of the AOS, AO, and AOS enzymes with phenolic and carbohydrate metabolism in the plant body is demonstrated.

Key words: antioxidant system; reactive oxygen species; oxidative stress, phenolic metabolism; carbohydrate metabolism.

Введение

Прикрепленный образ жизни растений и быстро изменяющиеся условия внешней среды предполагают эволюцию метаболических процессов, лежащих в основе их роста и развития [Chinnusamy et al., 2004; Pitzschke, Hirt, 2006]. Отклонение любого фактора от оптимума приводит к образованию избыточного количества активных форм кислорода (АФК), что, в свою очередь, ведет к развитию окислительного стресса (ОС) [Mittler, 2017]. В процессе эволюции растения сформировали различные регуляторные пути преодоления ОС [Креславский и др., 2012].

Известно, что определенный оптимальный уровень АФК всегда присутствует в клетках, так как они являются активными участниками основного метаболизма [Колупаев, 2007; Khan, Khan, 2017]. Для вовлечения АФК в метаболизм, их превращений, а также их нейтрализации при ОС существуют высокомолекулярные антиоксиданты – ферменты антиоксидантной системы (АОС) и низкомолекулярные неферментативные антиоксиданты (АО) [Mittler et al., 2011; Halliwell, Gutteridge, 2015; Akram et al., 2017].

На данный момент накоплен массив теоретических и экспериментальных данных о свойствах и функциях АФК, ферментов АОС, АО, которые освещены в отечественной и иностранной литературе. Большое количество обзорных статей о роли АФК, АОС и АО в различных процессах в растительном организме имеется в иностранной литературе, их пул активно пополняется и в последнее время [Apel, Hirt, 2004; Dar et al., 2017; Khan, Khan, 2017; Noctor et al., 2018; Wang et al., 2018; Waszczak et al., 2018; Naikoo et al., 2019].

В настоящем обзоре обобщена имеющаяся информация об АФК и компонентах АОС, представленная в большей степени с биохимической точки зрения; обращено внимание на возникновение АФК, ферментов АОС и АО; сделан акцент на роль АФК, ферментов АОС и АО при метаболизме растительного организма в нормальных, нестрессовых условиях. Особое внимание уделено взаимосвязи функционирования АФК, АО и ферментов АОС с углеводным и фенольным метаболизмом.

Возникновение активных форм кислорода и компонентов антиоксидантной системы растений

В основе протекающих у растений метаболических процессов лежат взаимосвязанные обратимые окислительно-восстановительные реакции (ОВР) [Жолнин, 2012], в ходе которых электроны обратимо переносятся специализированными редокс-парами на различные соединения и элементы (кислород, азот, сера) [Колупаев, Карпец, 2010]. Редокс-пары представлены коферментами оксидоредуктаз, которые регулируют степени окисления органических и неорганических соединений [Ксенжек, Петрова, 1986]. Следовательно, реакции, катализируемые оксидоредуктазами, можно считать редокс-процессами, акцептором восстановительных эквивалентов чаще всего выступает кислород [Scheibe et al., 2005].

Если рассматривать существующие на данный момент метаболические пути, то очень небольшое количество ферментов используют кислород в качестве субстрата. Среди них – цитохромоксидаза, которая метаболизирует кислород (КФ 1.9.3.1) в митохондриях, нейтрализуя его до воды. Преимущество цитохромоксидазы над другими оксидазами – это возможность одновременного переноса четырех электронов от кислорода с образованием химически нейтральной воды без промежуточных этапов, на которых происходит образование АФК [McCord, 2000].

Образование АФК генетически запрограммировано. В обычных условиях АФК образуются и взаимопревращаются в реакциях основного метаболизма, а в стрессовых условиях происходит накопление АФК и переориентация растения на более интенсивный вторичный метаболизм [Rouhier et al., 2003; Schürmann, 2003; Колупаев, 2007; Khan, Khan, 2017 и др].

Если рассматривать метаболизацию АФК в эволюционном аспекте, то организмы с просто организованными метаболическими путями использовали богатые энергией окислительные пути, однако при этом подвергались воздействию высоких уровней АФК [McCord, 2000]. Позднее появилась возможность для контроля переноса электронов с молекулы кислорода за счет развития АО, таких как, например, аскорбиновая кислота, витамин Е, и ферментных систем

[Halliwell, Gutteridge, 2015; Akram et al., 2017]. Ферменты представляют собой восстановленные интермедиаты с высоким термодинамическим потенциалом для переноса электронов, однако эволюционное давление привело к возникновению кинетических барьеров против этих действий [Mittler et al., 2011], поэтому электроны стали переноситься на никотинамидадениндинуклеотидфосфат (НАДФ) для образования восстановленного никотинамидадениндинуклеотидфосфата (НАДФН), который является устойчивым к кислородным воздействиям. Таким образом, система потока электронов становится замкнутой, однако в электрон-транспортной цепи (ЭТЦ) есть места утечки электронов, за счет чего может образовываться супероксидный радикал [McCord, Turrens, 1994].

Изучение развития ферментов АОС в эволюционном аспекте показало, что первыми АОС-ферментами, которые появлялись у организмов, были супероксиддисмутаза (СОД, КФ 1.15.1.1) и каталаза (КАТ, КФ 1.11.1.6), позднее возникли пероксидазы (ПО). У водорослей практически не встречалась КАТ и совсем не были представлены восстановленные никотинамидадениндинуклеотидфосфатоксидазы (НАДФН-оксидазы). Начиная с возникновения мхов наблюдается картина, которая соответствует распределению нейтрализующих АФК ферментов, подобная той, что представлена у сосудистых растений. Эволюционное развитие растений от водорослей до двудольных растений сопровождается усложнением системы, нейтрализующей АФК, и возрастанием числа генов, которые кодируют ферменты основных семейств (СОД, аскорбатпероксидазы (АПО, КФ 1.11.1.11), монодегидроаскорбатредуктазы (МДГАР, КФ 1.6.5.4), дегидроаскорбатредуктазы (ДГАР, КФ 1.8.5.1), глутатионредуктазы (ГР, КФ 1.6.4.2), КАТ, гваякол-пероксидазы (ГвПО, КФ 1.11.1.7), НАДФН-оксидазы, альтернативных оксидаз, пероксиредоксинов) [Mittler et al., 2011].

Высказано предположение, что механизмы, необходимые для нейтрализации АФК в растениях, были сформированы в эволюции ранее, чем механизмы для сверхпродукции АФК, для того чтобы растения смогли контролировать уровень АФК в клетках, а уже затем использовать их в сигнальных путях [Mittler et al., 2011].

Активные формы кислорода и компоненты антиоксидантной системы – неотъемлемые участники нормального метаболизма и стресс-реакций растений

Постоянный контроль количества АФК, как на уровне образования, так и на уровне ней-

трализации [Lamb, Dixon, 1997; Van Breusegem et al., 2001], необходим для любого организма, поскольку чрезмерное образование АФК, так же как и их дефицит, может приводить к гибели клеток [Suzuki, Mittler, 2006; Mangano et al., 2018].

Если рассматривать АФК в качестве регуляторных сигнальных молекул [Desikan et al., 2001; Hitchler, Domann, 2007; Мартинович, Черенкевич, 2008] или сигнальных медиаторов, то они участвуют в контроле важнейших биологических процессов [Гамалей и др., 1999; Skulachev, 2006; Mittler, 2017], могут быть сигналами, вызывающими программируемую клеточную смерть (ПКС) и не контролируемые клеткой деструктивные изменения [Dat et al., 2000; Scandalios, 2005; Suzuki, Mittler, 2006].

Одни и те же молекулы АФК при разных концентрациях могут инициировать различные типы клеточных ответов. Принято считать, что низкие концентрации АФК участвуют в процессах сигналинга, а сверхпродукция АФК под влиянием изменяющихся условий среды приводит к развитию ОС [Prasad, 1996; Torres, Dangl, 2005; Черенкевич и др., 2014; Noctor et al., 2018], который возникает не столько при резком возрастании темпов образования АФК, сколько при нарушении баланса между их образованием и нейтрализацией [Кордюм и др., 2003; Хавинсон и др., 2003]. Работа АОС в значительной степени контролирует количество АФК в клетках в условиях ОС [Apel, Hirt, 2004; Колупаев, 2007].

Основные места образования АФК в клетке растений – органеллы с высокими окислительными способностями, сопровождающими метаболическую активность, или с постоянным потоком электронов: хлоропласты, митохондрии, пероксисомы и глиоксисомы [Dat et al., 2000; Dar et al., 2017]. В хлоропластах основной источник образования перекиси водорода – это реакция Мелера, которая работает для освобождения фотосистемы I от избыточного количества образовавшихся электронов. Фотодыхание в глиоксисомах за счет работы гликолатоксидазы (ГО, КФ 1.1.3.15) – еще один ресурс образования перекиси водорода. АФК генерируются при митохондриальном дыхании [Doudican et al., 2005] и фотосинтезе [Asada, 1999]. Кроме того, именно в митохондриях перекись водорода чаще всего образуется в стрессовых условиях [Pellinen et al., 1999], повышение уровня АФК здесь может стать причиной запуска ПКС [Lam et al., 2001]. В ядрах клеток также могут содержаться чувствительные редокс-транскрипционные факторы, вовлеченные в активацию ПКС. Предполагают, что ядерные механизмы также могут быть задействованы в запуске ПКС, поэ-

тому уровень АФК в ядрах клеток должен строго контролироваться [Lam et al., 2001]. Благодаря тому, что перекись водорода диффундирует через аквапорины, образуясь в одних компартаментах клетки, она может нанести вред другим органеллам. Именно поэтому ОС, приводящий к увеличению образования АФК в хлоропластах, может запускать цитозольные и хлоропластные защитные механизмы. Пероксисомы – еще одно место образования перекиси водорода за счет работы ГО и также процесса β -окисления жирных кислот [Henzler, Steudle, 2000].

Обнаружено, что в оптимальных условиях у растений образование АФК поддерживается в клетках на постоянном уровне: 240 микромоль/с супероксидного радикала и 0,5 микромоль/с перекиси водорода в хлоропластах. При воздействии стресс-факторов нарушается гомеостаз клетки, и образование супероксидного радикала может увеличиваться до 720 микромоль/с, а перекиси водорода – до 5–15 микромоль/с [Polle, 2001].

Возникшие в ходе эволюции АО и ферменты АОС ингибируют зарождение цепей окисления путем нейтрализации супероксидного радикала и перекисных продуктов и ограничивают дальнейшее развитие цепных реакций, уменьшают цитотоксические эффекты АФК в клетках [Blokhina et al., 2003; Møller et al., 2007; Заголкина, Назаренко, 2016]. Низкомолекулярные АО – аскорбиновая кислота, глутатион, тиолы, токоферолы, пигменты (каротиноиды, антоцианы) и др. – нейтрализуют АФК и тем самым делают растение очень пластичным организмом [Shao et al., 2007]. АО разнообразны по структуре, природе, функциям, могут функционировать сопряженно или разнонаправленно [Прадедова и др., 2011], но они не могут защищать растения от супероксидного радикала и метастабильного гидропероксида [Chaudière, Ferrari-Iliou, 1999].

Ферменты АОС являются белками по природе и оксидоредуктазами по функциям. Их каталитическая активность обусловлена взаимодействием апофермента и кофермента, первичная аминокислотная последовательность которого имеет конформацию «кармана», специфичную для кофермента. Специфика и эффективность внутри- и межмолекулярных путей переноса электронов зависит от пространственной организации белка за счет взаимодействия аминокислотных остатков (от цистеина, гистидина и др.) [Saab-Rincon, Valderrama, 2009]. Коферменты оксидоредуктаз представлены редокс-парами, выполняющими функцию промежуточных переносчиков восстановительных эквивалентов, для них характерно обратимое окисление-восстановление [Крицкий, Телегина, 2004].

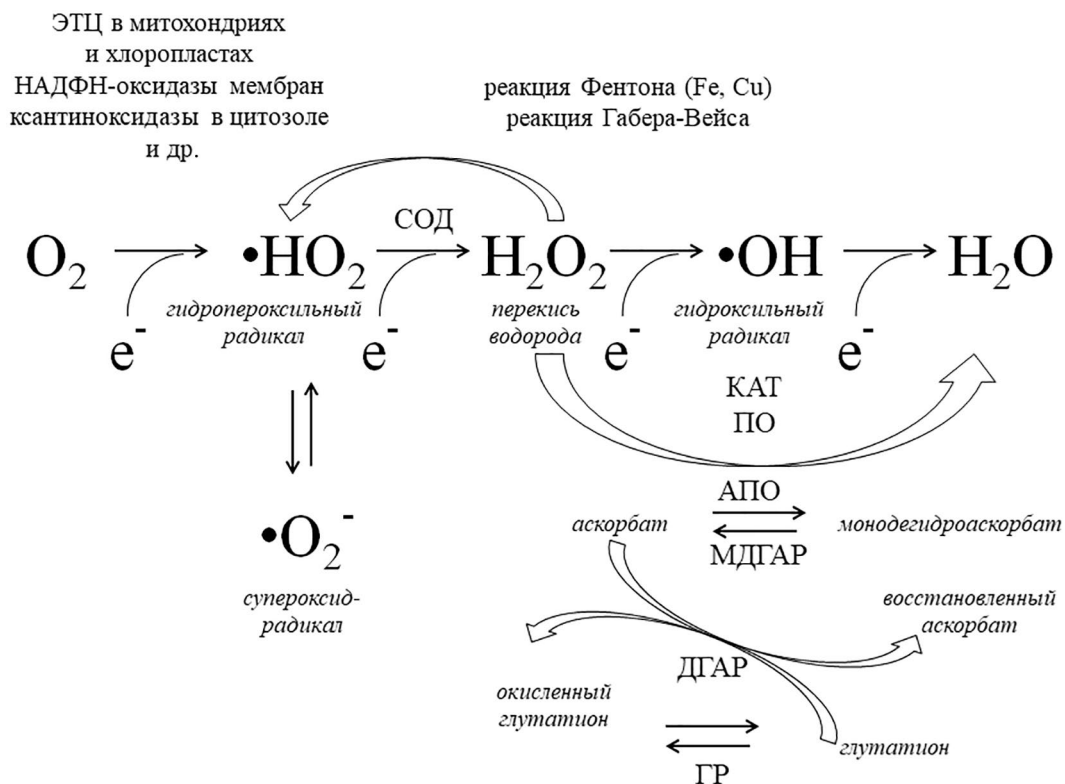
Наиболее важные антиоксидантные ферменты, нейтрализующие одни и образующие другие АФК: СОД, КАТ, ПО с неспецифическими субстратами, например, ГвПО, субстрат-специфичные пероксидазы, такие как АПО, глутатионпероксидаза (ГПО, КФ 1.11.1.9) и др.; МДГАР, ДГАР, ГР. АПО, МДГАР, ДГАР и ГР повышают способность систем детоксификации, образуя аскорбат-глутатионовый цикл [Asada, 1999; Mittova et al., 2000; Noctor et al., 2002; Dietz, 2003; Mittler et al., 2004]. Некоторые исследователи включают полифенолоксидазу (ПФО, КФ 1.10.3.1) в состав ферментов АОС [Vatankhah et al., 2010]. Другие относят ПФО к ключевым ферментам вторичного метаболизма, выделяя данный фермент в отдельную линию защиты с выполнением особых функций в окислительных процессах растения [Guo et al., 2014]. Пентозофосфатный цикл (ПФЦ) считают основным ресурсом НАДФН-оксидаз, которые также могут участвовать как в продукции [Hammond-Kosack, Jones, 1996; Pei et al., 2000], так и в нейтрализации АФК [Juhnke et al., 1996]. Ферменты АОС могут нейтрализовать определенный субстрат [Полесская, 2007; Прадедова и др., 2011] и обладать специфичностью клеточной и органной локализации, но иногда ферменты АОС могут быть комплементарны друг другу [Apel, Hirt, 2004].

Схема, показывающая взаимосвязь АФК, основных АО и ферментов АОС в растительном организме, представлена на рисунке.

Важную роль в функционировании АОС в растительном организме играют разнообразные фенольные соединения. АФК и различные фенольные соединения могут в одной ферментативной реакции являться продуктами, а в другой – уже субстратами. Фенольные соединения могут также выполнять функцию низкомолекулярных АО [Vuolo et al., 2019].

Взаимосвязанное функционирование компонентов АОС представляет собой сложный многостадийный механизм. При этом взаимодействия между антиоксидантными компонентами могут быть аддитивными, синергическими и антагонистическими [Меньщикова, Зенков, 1993]. В целом функционирование АОС в клетках представлено локальными и обще клеточными циклическими и каскадными взаимодействиями АО. За счет одновременной работы различных компонентов АОС возникают своеобразные антиоксидантные цепи переноса электронов [Меньщикова, Зенков, 1993].

Согласованная работа отдельных частей АОС – основа для формирования устойчивости организма к действию АФК. АО должны непрерывно синтезироваться и поступать к месту их



Взаимосвязь АФК, основных АО и ферментов АОС в растительном организме [по: Zhao et al., 2016; Wang et al., 2018 с изменениями]:

ЭТЦ – электрон-транспортная цепь, НАДФН – никотинамидадениндинуклеотидфосфат-оксидаза, СОД – супероксиддисмутаза, КАТ – каталаза, ПО – пероксидаза, АПО – аскорбат-пероксидаза, МДГАР – монодегидроаскорбатредуктаза, ДГАР – дегидроаскорбатредуктаза, ГР – глутатионредуктаза

Interrelation of ROS, major antioxidants and AOS enzymes in plants after [Zhao et al., 2016; Wang et al., 2018 with changes]:

ЭТЦ – electron transport chain, НАДФН – nicotinamide adenine dinucleotide phosphate oxidase, СОД – superoxide dismutase, КАТ – catalase, ПО – peroxidase, АПО – ascorbate peroxidase, МДГАР – monodehydroascorbate reductase, ДГАР – dehydroascorbate reductase, ГР – glutathione reductase

нейтрализации, обеспечивая антиоксидантную защиту, которая обусловлена определенным состоянием сопряженных «антиоксидантных структур» [Тиунов, 1995]. Оптимальный уровень внутриклеточных АО определяется генетически [Меньщикова, Зенков, 1993]. Отмечается необходимость исследования АОС, состоящих из многих компонентов. Подход, когда охватываются АО нескольких функциональных групп или уровней защиты, при работе с растениями используется достаточно часто, как правило, когда исследуются определенные редокс-циклы (например, аскорбат-глутатионовый) [Gechev et al., 2003; Полесская, 2007].

Участие активных форм кислорода и компонентов антиоксидантной системы в процессах роста растений

Компоненты АОС принимают активное участие в процессах роста растения под контролем

митоген-активируемых протеинкиназ (МАП-киназ). МАП-киназы образуют семейство киназ, которые участвуют в передаче внеклеточных сигналов от мембраны к ядру через каскад фосфорилирования [Boutros et al., 2008]. МАП-киназным сигналингом регулируются разнообразные клеточные функции: от выживания клеток до запуска ПКС [Naagenson, Wu, 2010]. Одна из наиболее долгоживущих АФК – перекись водорода – специфически активирует МАП-киназы, что далее проявляется в индукции специфических генов стресса [Kovtun et al., 2000].

В ходе роста растений клеточные стенки разрыхляются и уплотняются. Работа такого фермента, как ПО, контролирует баланс между этими двумя процессами, а именно: 1) формирование жесткой клеточной стенки посредством окисления ароматических компонентов клеточных стенок (монолигнолов, коричных кислот, ароматических аминокислот) в при-

сутствии перекиси водорода; 2) разрушение клеточной стенки посредством регулирования концентрации перекиси водорода и образования других АФК, таких как гидроксильный радикал, которые разрушают ковалентные связи в полимерах клеточных стенок [Schopfer, 2001; Kärkönen, Kuchitsu, 2015].

ПО задействованы во время процесса прорастания у растений, так как могут контролировать рост клеток в длину [Cosio et al., 2009]. Было обнаружено накопление АФК в клеточной стенке эндосперма до его разрушения, сопровождающееся возрастанием активности ПО [Lariguet et al., 2013]. Есть данные, что АФК необходимы для клеточной дифференциации [Takemoto et al., 2007]. Проведены работы, показывающие, что АФК и АОС играют важную роль на ранних этапах формирования бобово-ризобиального симбиоза [Hérouart et al., 2002; Ramu et al., 2002].

В течение клеточного цикла растений компоненты АОС участвуют в адекватном ответе растений при изменении условий окружающей среды. Так, например, глутатион-зависимый путь, протекающий при участии ферментов АОС, необходим, чтобы инициировать и поддерживать клеточные деления на протяжении постэмбрионального развития корня [Vernoux et al., 2000]. В то время как нормальное протекание клеточного цикла находится под негативным контролем АОС, соматический эмбриогенез стимулируется перекисью водорода [Cui et al., 2000], кроме того, перекись водорода необходима для поддержания гравитропизма корня [Joo et al., 2000].

Таким образом, АОС, контролирующая уровень АФК, определяет пластичность растений в изменяющихся условиях окружающей среды и, следовательно, участвует в процессах роста и выживаемости растений [Mittler, 2017; Waszczak et al., 2018].

Участие активных форм кислорода и компонентов антиоксидантной системы в процессах старения растений

Возрастание темпов образования АФК – один из самых ранних ответов растительных клеток на старение. Отмечается, что в первую очередь при старении нарушается окислительно-восстановительный баланс [Jing et al., 2008]. В 1956 г. Д. Харманом выдвинута свободнорадикальная теория старения [Harman, 1956], связывающая процессы старения и образование АФК. Теория основывается на том, что окислительные ферментные комплексы являются обязательными для живых организ-

мов. Подчеркивается, что нежелательные АФК, образованные в результате окислительных реакций, оказывают необратимое отрицательное воздействие на такие молекулы, как ДНК, РНК, белки, липиды, что и приводит к старению. Эта теория подтверждается экспериментальными данными [Landis et al., 2004; Chen et al., 2007]. Позднее была выдвинута митохондриальная теория старения в связи с тем, что митохондрии являются одним из главных источников АФК [Harman, 1972]. При старении снижается активность компонентов АОС в митохондриях, в результате чего в них возрастает концентрация перекиси водорода [Jiménez et al., 1998].

Кроме того, при старении листа наблюдается полная потеря активности КАТ и накопление супероксидного радикала и перекиси водорода в пероксисомах [del Rio et al., 1998]. Частично нейтрализация перекиси водорода может уравниваться за счет работы аскорбат-глутатионового цикла, но и его работа может быть ослаблена процессами старения. Отмечают снижение активности АПО и МДГАР [Jiménez et al., 1998].

Антиоксидантная система растений и фенольный метаболизм

Как было упомянуто выше, важную роль в функционировании АОС в растительном организме играют разнообразные фенольные соединения. Фенольные соединения в основном синтезируются из коричной кислоты, которая формируется из фенилаланина при действии фенилаланин-аммиак-лиазы (ФАЛ, КФ 4.3.1.5) – связующего звена между шикиматным и фенилпропаноидным путями. Переключение на фенилпропаноидный путь является необходимым процессом. Показано, что при нормальных условиях роста 20 % углерода фиксируется растениями именно через этот путь [Dixon, Paiva, 1995].

Фенольные соединения растительного организма – высокореакционноспособные вещества. Окисление фенолов является частью нормального развития растения и происходит во время процессов роста, развития и старения растений [Treutter, 2006]. Усиление фенилпропаноидного метаболизма и количества фенольных соединений может иметь место при изменении условий окружающей среды [Sakihama, Yamasaki, 2002].

Фенольные соединения, являясь АО, нейтрализуют свободные радикалы либо прямым путем, образуя при этом нерадикальные продукты (вероятно, такие процессы происходят при образовании лигнина и полимеризации

флавонов), либо путем связывания ионов металлов с переменной валентностью, инициирующих окисление органических соединений. Фенольные АО эффективно связывают кислородные супероксидный и гидроксильный радикалы и ингибируют индуцируемое ими перекисное окисление липидов (ПОЛ) [Меньщикова, Зенков, 1993; Naikoo et al., 2019].

Фенольные соединения способны легко окисляться ПО и ПФО с образованием высокореакционных промежуточных продуктов – семихинонных радикалов и хинонов, которые могут спонтанно реагировать с белковыми компонентами, образуя комплексы темноокрашенных продуктов [Walker, Ferrar, 1998].

Известно, что фенольные соединения могут и сами являться источниками АФК. В нейтральной среде многие полифенольные соединения растительного происхождения, самоокисляясь, образуют супероксидные радикалы. Так, наиболее интенсивно этот процесс происходит при окислении триоксифенолов [Мерзляк, 1999]. При участии ПО клеточных стенок из них может синтезироваться перекись водорода [Pedreno et al., 1989].

За счет работы МДГАР аскорбат-глутатионового цикла окисленные фенольные соединения могут быть регенерированы. Регенерированные (восстановленные) формы могут действовать как АО [Sakihama et al., 2000]. Окисленные (феноксильные) формы в нормальных (физиологических) условиях не наносят вреда растительной клетке, так как они нестабильны и быстро превращаются в нерадикальные продукты, но иногда действуют как прооксиданты. В целом, однако, феноксильные радикалы токсичны для живых организмов из-за способности инициировать свободнорадикальные реакции в мембранах и склонности «сшиваться» с различными молекулами [Sakihama, Yamasaki, 2002].

Антиоксидантная система растений и углеводный метаболизм

Важную роль в функционировании растений играют углеводы и ферменты, участвующие в их превращениях. Кроме того, углеводы тесно связаны с ОС и сигналингом АФК [Suzuki, Mittler, 2006; Takahashi, Murata, 2008].

Сахара способны нейтрализовывать АФК в растениях [Rolland et al., 2006]. Так, глюкозу и фруктозу считают потенциальными нейтрализаторами АФК [Keunen et al., 2013], они могут активировать гены, отвечающие за активность ферментов АОС [Contento et al., 2004]. Растворимые сахара могут стабилизировать структуру ферментов АОС [Chaves et al., 2003]. Сахара

имеют двойственные отношения с АФК в растениях: 1) участвуют в реакциях дыхательных процессов, при этом образуются многочисленные АФК; 2) участвуют в реакциях оксидативного ПФЦ, связанного с работой НАДФН-оксидаз, нейтрализуя АФК. Поэтому защитные эффекты сахаров зависят от активности ферментов ПФЦ [Barra et al., 2003]. С одной стороны, реакции ПФЦ снабжаются эндогенно доступными сахарами [Debnam et al., 2004], которые имеют восстановительные способности для нейтрализации перекиси водорода и других АФК. С другой стороны, избыток сахаров, образующихся в фотосинтезирующих листьях, может приводить к накоплению в избыточных количествах цитозольной перекиси водорода, особенно если экспорт сахаров затруднен возможностями тканей и органов-акцепторов в стрессовых условиях [Van den Ende, Valluru, 2008].

Сахара, кроме выполнения сигнальной функции, вероятно, в комбинации с фенольными компонентами, формируют вакуолярную окислительно-восстановительную систему, действующую в согласии с хорошо известными цитоплазматическими антиоксидантными механизмами [Price et al., 2004].

Один из наиболее важных ферментов, поддерживающих взаимодействие сахаров и АФК, – гексокиназа (ГК, КФ 2.7.1.1). Фермент регулирует уровни глюкозо-6-фосфата и АФК, стимулируя защитные антиоксидантные механизмы и синтез фенольных компонентов. Эти процессы активно протекают в цитозоле и митохондриях. Активная работа ГК ускоряет темпы гликозилирования фенольных веществ. Кроме того, фермент способен действовать как глюкозный сенсор, контролирующий деление и рост клеток, взаимодействуя с гормонами [Essmann et al., 2008].

Глюкоза-6-фосфатдегидрогеназа (ГБФД, КФ 1.1.1.49) – важнейший фермент ПФЦ – синтезирует прекурсоры для фенилпропаноидного пути, тем самым связывая углеводный и фенольный обмен [Kováčik et al., 2009]. Необходимо отметить, что у органов и тканей с высокой концентрацией сахаров происходит взаимодействие сахаров и фенольных соединений внутри взаимосвязанной окислительно-восстановительной системы, нейтрализующей АФК и защищающей от стресса. ПФО помогают нейтрализовывать АФК с привлечением фенольных соединений, тем самым активно участвуя в их детоксификации [Mishra, Sangwan, 2019]. Кроме того, связанные с деятельностью инвертаз (Инв, КФ 3.2.1.26), сигнальные функции моносахаров проявляются при ответных реакциях растений [Essmann et al., 2008].

Заключение

Образовавшиеся в эволюции ферменты АОС и АО, изначально нейтрализующие высокий уровень образующихся АФК в постоянно изменяющихся условиях окружающей среды, далее стали принимать участие в многочисленных сигнальных путях, которые являются важной составляющей многих процессов, происходящих в растительном организме. Приведенные в обзоре данные свидетельствуют о том, что спектр функций ферментов АОС, АО и АФК очень широк и они принимают непосредственное участие во многих процессах обеспечения жизнедеятельности растений. Кроме того, работа ферментов АОС, АО и АФК находится в тесной взаимосвязи с углеводными и фенольными соединениями, образующимися в растительном организме.

Исследования в этой области с привлечением современных молекулярно-генетических методов имеют перспективы в том числе и с практической точки зрения. За последние десятилетия достигнуты большие успехи в понимании функционирования ферментов АОС, АО и АФК в нормальных, нестрессовых условиях. Несомненно, необходимо глубокое и комплексное понимание работы этих биологических молекул с особыми свойствами.

Исследование выполнено при финансовой поддержке из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН) и при финансовой поддержке РФФИ (проект № 19-04-00622_a).

Литература

Гамалей И. А., Клубин И. В., Арнаутова И. П., Кирпичникова К. М. Пострецепторное образование активных форм кислорода в клетках, не являющихся профессиональными фагоцитами // Цитология. 1999. Т. 41, № 5. С. 394–399.

Жолнин А. В. Общая химия. М.: ГЭОТАР-Медиа, 2012. 400 с.

Загоскина Н. В., Назаренко Л. В. Активные формы кислорода и антиоксидантная система растений // Вестник МГПУ. Сер. Естественные науки. 2016. № 22. С. 9–23.

Колупаев Ю. Е. Активные формы кислорода в растениях при действии стрессоров: образование и возможные функции // Вестн. ХНАУ. Сер. Биология. 2007. Вып. 3. С. 6–26.

Колупаев Ю. Е., Карлец Ю. В. Формирование адаптивных реакций растений на действие абиотических стрессоров. Киев: Основа, 2010. 352 с.

Кордюм Е. Л., Сытник К. М., Бараненко В. В., Белявская Н. А., Климчук Д. А., Недуха Е. М. Клеточные

механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях. Киев: Наукова думка, 2003. 277 с.

Креславский В. Д., Лось Д. А., Аллавердиев С. И., Кузнецов В. В. Сигнальная роль активных форм O_2 при стрессе у растений // Физиология растений. 2012. Т. 59, № 2. С. 163–178.

Крицкий М. С., Телегина Т. А. Коферменты и эволюция мира РНК // Успехи биологической химии. 2004. № 44. С. 341–364.

Ксенжек О. С., Петрова С. А. Электрохимические свойства обратимых биологических редокс-систем. М.: Наука, 1986. 152 с.

Мартиневич Г. Г., Черенкевич С. Н. Окислительно-восстановительные процессы в клетках. Минск: БГУ, 2008. 159 с.

Меньщикова Е. Б., Зенков Н. К. Антиоксиданты и ингибиторы радикальных окислительных процессов // Успехи современной биологии. 1993. Т. 113, № 4. С. 442–455.

Мерзляк М. Н. Активированный кислород и жизнедеятельность растений // Соросовский образовательный журнал. 1999. № 9. С. 20–26.

Полесская О. Г. Растительная клетка и активные формы кислорода. М.: КДУ, 2007. 139 с.

Прадедова Е. В., Ишеева О. Д., Саляев Р. К. Классификация системы антиоксидантной защиты как основа рациональной организации экспериментального исследования окислительного стресса у растений // Физиология растений. 2011. Т. 58, № 2. С. 177–185.

Тиунов Л. А. Механизмы естественной детоксикации и антиоксидантной защиты // Вестник РАМН. 1995. № 3. С. 9–13.

Хавинсон В. К., Баринов В. А., Арутюнян А. В., Малинин В. В. Свободнорадикальное окисление и старение. СПб.: Наука, 2003. 198 с.

Черенкевич С. Н., Мартиневич Г. Г., Мартиневич И. В., Горудко И. В., Шамова Е. В. Редокс-регуляция клеточной активности: концепции и механизмы // Весці Нацыянальнай Акадэміі Навук Беларусі. 2014. № 1. С. 92–108.

Akram N. A., Shafiq F., Ashraf M. Ascorbic acid-A potential oxidant scavenger and its role in plant development and abiotic stress tolerance // Front. Plant Sci. 2017. Vol. 8. doi: 10.3389/fpls.2017.00613

Apel K., Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction // Annu. Rev. Plant Biol. 2004. Vol. 55. P. 373–399. doi: 10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701

Asada K. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons // Annu. Rev. Plant Biol. 1999. Vol. 50, no. 1. P. 601–639. doi: 10.1146/annurev.arplant.50.1.601

Barra L., Pica N., Gouffi K., Walker G. C., Blanco C., Trautwetter A. Glucose 6-phosphate dehydrogenase is required for sucrose and trehalose to be efficient osmoprotectants in *Sinorhizobium meliloti* // FEMS Microbiol. Lett. 2003. Vol. 229, no. 2. P. 183–188. doi: 10.1016/s0378-1097(03)00819-x

Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K. V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review // Annals Bot. 2003. Vol. 91, no. 2. P. 179–194. doi: 10.1093/aob/mcf118

- Boutros T., Chevet E., Metrakos P. Mitogen-activated protein (MAP) kinase/MAP kinase phosphatase regulation: roles in cell growth, death, and cancer // *Pharmacol. Rev.* 2008. Vol. 60, no. 3. P. 261–310. doi: 10.1124/pr.107.00106
- Chaudière J., Ferrari-Iliou R. Intracellular antioxidants: from chemical to biochemical mechanisms // *Food Chem. Toxicol.* 1999. Vol. 37, no. 9–10. P. 949–962. doi: 10.1016/s0278-6915(99)00090-3
- Chaves M. M., Maroco J. P., Pereira J. S. Understanding plant responses to drought – from genes to the whole plant // *Funct. Plant Biol.* 2003. Vol. 30, no. 3. P. 239–264. doi: 10.1071/fp02076
- Chen J. H., Hales C. N., Ozanne S. E. DNA damage, cellular senescence and organismal ageing: causal or correlative? // *Nucleic Acids Res.* 2007. Vol. 35, no. 22. P. 7417–7428. doi: 10.1093/nar/gkm681
- Chinnusamy V., Schumaker K., Zhu J. K. Molecular genetic perspectives on cross-talk and specificity in abiotic stress signalling in plants // *J. Exp. Bot.* 2004. Vol. 55, no. 395. P. 225–236. doi: 10.1093/jxb/erh005
- Contento A. L., Kim S. J., Bassham D. C. Transcriptome profiling of the response of Arabidopsis suspension culture cells to Suc starvation // *Plant Physiol.* 2004. Vol. 135, no. 4. P. 2330–2347. doi: 10.1104/pp.104.044362
- Cosio C., Vuillemin L., De Meyer M., Kevers C., Penel C., Dunand C. An anionic class III peroxidase from zucchini may regulate hypocotyl elongation through its auxin oxidase activity // *Planta.* 2009. Vol. 229, no. 4. P. 823–836. doi: 10.1007/s00425-008-0876-0
- Crawford N. M. Mechanisms for nitric oxide synthesis in plants // *J. Exp. Bot.* 2005. Vol. 57, no. 3. P. 471–478. doi: 10.1093/jxb/erj050
- Cui K., Xing G., Zhou G., Liu X., Wang Y. The induced and regulatory effects of plant hormones in somatic embryogenesis // *Hereditas.* 2000. Vol. 22, no. 5. P. 349–354.
- Dar M. I., Naikoo M. I., Khan F. A., Rehman F., Green I. D., Naushin F., Ansari A. A. An introduction to reactive oxygen species metabolism under changing climate in plants. Reactive oxygen species and antioxidant systems in plants // *Role and Regulation under Abiotic Stress.* Singapore: Springer, 2017. P. 25–52. doi: 10.1007/978-981-10-5254-5_2
- Dat J., Vandenabeele S., Vranová E., Van Montagu M., Inzé D., Van Breusegem F. Dual action of the active oxygen species during plant stress responses // *Cell. Mol. Life Sci.* 2000. Vol. 57, no. 5. P. 779–795. doi: 10.1007/s000180050041
- Debnam P. M., Fernie A. R., Leisse A., Golding A., Bowsher C. G., Grimshaw C., Knight J. S., Emes M. J. Altered activity of the P2 isoform of plastidic glucose 6-phosphate dehydrogenase in tobacco (*Nicotiana tabacum* cv. Samsun) causes changes in carbohydrate metabolism and response to oxidative stress in leaves // *The Plant J.* 2004. Vol. 38, no. 1. P. 49–59. doi: 10.1111/j.1365-313x.2004.02017.x
- del Rio L. A., Pastori G. M., Palma J. M., Sandalio L. M., Sevilla F., Corpas F. J., Jiménez A., López-Huertas E., Hernández J. A. The activated oxygen role of peroxisomes in senescence // *Plant Physiol.* 1998. Vol. 116, no. 4. P. 1195–1200. doi: 10.1104/pp.116.4.1195
- Desikan R., Soheila A. H., Hancock J. T., Neill S. J. Regulation of the Arabidopsis transcriptome by oxidative stress // *Plant Physiol.* 2001. Vol. 127, no. 1. P. 159–172. doi: 10.1104/pp.127.1.159
- Dietz K. J. Plant peroxiredoxins // *Annu. Rev. Plant Biol.* 2003. Vol. 54, no. 1. P. 93–107. doi: 10.1146/annurev.arplant.54.031902.134934
- Dixon R. A., Paiva N. L. Stress-induced phenylpropanoid metabolism // *The Plant Cell.* 1995. Vol. 7, no. 7. P. 1085–1097. doi: 10.1105/tpc.7.7.1085
- Doudican N. A., Song B., Shadel G. S., Doetsch P. W. Oxidative DNA damage causes mitochondrial genomic instability in *Saccharomyces cerevisiae* // *Mol. Cell. Biol.* 2005. Vol. 25, no. 12. P. 5196–5204. doi: 10.1128/mcb.25.12.5196-5204.2005
- Essmann J., Schmitz-Thom I., Schön H., Sonnenwald S., Weis E., Scharte J. RNA interference-mediated repression of cell wall invertase impairs defense in source leaves of tobacco // *Plant Physiol.* 2008. Vol. 147, no. 3. P. 1288–1299. doi: 10.1104/pp.108.121418
- Gechev T., Willekens H., Van Montagu M., Inzé D., Van Camp W., Toneva V., Minkov I. Different responses of tobacco antioxidant enzymes to light and chilling stress // *J. Plant Physiol.* 2003. Vol. 160, no. 5. P. 509–515. doi: 10.1078/0176-1617-00753
- Guo H., Sun Y., Li Y., Liu X., Zhang W., Ge F. Elevated CO₂ decreases the response of the ethylene signaling pathway in *Medicago truncatula* and increases the abundance of the pea aphid // *New Phytologist.* 2014. Vol. 201, no. 1. P. 279–291. doi: 10.1111/nph.12484
- Haagensohn K. K., Wu G. S. The role of MAP kinases and MAP kinase phosphatase-1 in resistance to breast cancer treatment // *Cancer Metastasis Rev.* 2010. Vol. 29, no. 1. P. 143–149. doi: 10.1007/s10555-010-9208-5
- Halliwell B., Gutteridge J. M. Free radicals in biology and medicine. USA: Oxford Univer. Press, 2015. 905 p.
- Hammond-Kosack K. E., Jones J. D. Resistance gene-dependent plant defense responses // *The Plant Cell.* 1996. Vol. 8, no. 10. P. 1773–1791. doi: 10.1105/tpc.8.10.1773
- Harman D. Aging: a theory on free radical radiation chemistry // *J. Gerontol.* 1956. Vol. 11. P. 298–300. doi: 10.1093/geronj/11.3.298
- Harman D. The biologic clock: the mitochondria? // *J. Am. Geriatr. Soc.* 1972. Vol. 20, no. 4. P. 145–147. doi: 10.1111/j.1532-5415.1972.tb00787.x
- Henzler T., Stedle E. Transport and metabolic degradation of hydrogen peroxide in *Chara corallina*: model calculations and measurements with the pressure probe suggest transport of H₂O₂ across water channels // *J. Exp. Bot.* 2000. Vol. 51, no. 353. P. 2053–2066. doi: 10.1093/jexbot/51.353.2053
- Hérouart D., Baudouin E., Frendo P., Harrison J., Santos R., Jamet A., Van de Sype G., Touati D., Puppo A. Reactive oxygen species, nitric oxide and glutathione: a key role in the establishment of the legume – Rhizobium symbiosis? // *Plant Physiol. Biochem.* 2002. Vol. 40, no. 6–8. P. 619–624. doi: 10.1016/s0981-9428(02)01415-8
- Hitchler M. J., Domann F. E. An epigenetic perspective on the free radical theory of development // *Free Radic. Biol. Med.* 2007. Vol. 43, no. 7. P. 1023–1036. doi: 10.1016/j.freeradbiomed.2007.06.027

- Jiménez A., Hernández J. A., Pastori G., del Rio L. A., Sevilla F. Role of the ascorbate-glutathione cycle of mitochondria and peroxisomes in the senescence of pea leaves // *Plant Physiol.* 1998. Vol. 118, no. 4. P. 1327–1335. doi: 10.1104/pp.118.4.1327
- Jing H. C., Hebeler R., Oeljeklaus S., Sitek B., Stühler K., Meyer H. E., Sturre M. J. G., Hille J., Warscheid B., Dijkwel P. P. Early leaf senescence is associated with an altered cellular redox balance in *Arabidopsis cpr5/old1* mutants // *Plant Biol.* 2008. Vol. 10. P. 85–98. doi: 10.1111/j.1438-8677.2008.00087.x
- Joo J., Bae Y., Lee J. Generation of reactive oxygen species is essential for gravitropism in primary root of maize // Abstract presented at the Plant Biology. 2000. Meeting San Diego CA 2000. July 15–19, 2000 (No. 22004).
- Juhnke H., Krems B., Kötter P., Entian K. D. Mutants that show increased sensitivity to hydrogen peroxide reveal an important role for the pentose phosphate pathway in protection of yeast against oxidative stress // *Mol. Gen. Genet.* 1996. Vol. 252, no. 4. P. 456–464. doi: 10.1007/bf02173011
- Kärkönen A., Kuchitsu K. Reactive oxygen species in cell wall metabolism and development in plants // *Phytochem.* 2015. Vol. 112. P. 22–32. doi: 10.1016/j.phytochem.2014.09.016
- Keunen E. L. S., Peshev D., Vangronsveld J., Van Den Ende W. I. M., Cuypers A. N. N. Plant sugars are crucial players in the oxidative challenge during abiotic stress: extending the traditional concept // *Plant Cell Environ.* 2013. Vol. 36, no. 7. P. 1242–1255. doi: 10.1111/pce.12061
- Khan M. I. R., Khan N. A. Reactive oxygen species and antioxidant systems in plants: role and regulation under abiotic stress. Singapore: Springer, 2017. doi: 10.1007/978-981-10-5254-5
- Kováčik J., Klejduš B., Hedbavny J., Štork F., Bačkor M. Comparison of cadmium and copper effect on phenolic metabolism, mineral nutrients and stress-related parameters in *Matricaria chamomilla* plants // *Plant and Soil.* 2009. Vol. 320, no. 1–2. P. 231–242. doi: 10.1007/s11104-009-9889-0
- Kovtun Y., Chiu W. L., Tena G., Sheen J. Functional analysis of oxidative stress-activated mitogen-activated protein kinase cascade in plants // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2000. Vol. 97, no. 6. P. 2940–2945. doi: 10.1073/pnas.97.6.2940
- Lam E., Kato N., Lawton M. Programmed cell death, mitochondria and the plant hypersensitive response // *Nature.* 2001. Vol. 411, no. 6839. P. 848–853. doi: 10.1038/35081184
- Lamb C., Dixon R. A. The oxidative burst in plant disease resistance // *Annu. Rev. Plant Biol.* 1997. Vol. 48, no. 1. P. 251–275. doi: 10.1146/annurev.arplant.48.1.251
- Landis G. N., Abdueva D., Skvortsov D., Yang J., Rabin B. E., Carrick J., Tavaré S., Tower J. Similar gene expression patterns characterize aging and oxidative stress in *Drosophila melanogaster* // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2004. Vol. 101, no. 20. P. 7663–7668. doi: 10.1073/pnas.0307605101
- Lariguet P., Ranocha P., De Meyer M., Barbier O., Penel C., Dunand C. Identification of a hydrogen peroxide signalling pathway in the control of light-dependent germination in *Arabidopsis* // *Planta.* 2013. Vol. 238, no. 2. P. 381–395. doi: 10.1007/s00425-013-1901-5
- Mangano S., Pacheco J. M., Marino-Buslje C., Estevez J. M. How does pH Fit in with Oscillating Polar Growth? // *Trends in Plant Science.* 2018. Vol. 23. P. 479–489. doi: 10.1016/j.tplants.2018.02.008
- McCord J. M. The evolution of free radicals and oxidative stress // *Am. J. Med.* 2000. Vol. 108, no. 8. P. 652–659. doi: 10.1016/s0002-9343(00)00412-5
- McCord J. M., Turrens J. F. Mitochondrial injury by ischemia and reperfusion // *Current topics in bioenergetics.* 1994. Vol. 17. P. 173–195. doi: 10.1016/b978-0-12-152517-0.50011-6
- Mishra B., Sangwan N. S. Amelioration of cadmium stress in *Withania somnifera* by ROS management: active participation of primary and secondary metabolism // *Plant Growth Reg.* 2019. Vol. 87, no. 3. P. 403–412. doi: 10.1007/s10725-019-00480-8
- Mittler R. ROS are good // *Trends Plant Sci.* 2017. Vol. 22, no. 1. P. 11–19. doi: 10.1016/j.tplants.2016.08.002
- Mittler R., Vanderauwera S., Gollery M., Van Breusegem F. Reactive oxygen gene network of plants // *Trends Plant Sci.* 2004. Vol. 9, no. 10. P. 490–498. doi: 10.1016/j.tplants.2004.08.009
- Mittler R., Vanderauwera S., Suzuki N., Miller G., Tognetti V. B., Vandepoele K., Gollery M., Shulaev V., Van Breusegem F. ROS signaling: the new wave? // *Trends Plant Sci.* 2011. Vol. 16, no. 6. P. 300–309. doi: 10.1016/j.tplants.2011.03.007
- Mittova V., Volokita M., Guy M., Tal M. Activities of SOD and the ascorbate-glutathione cycle enzymes in subcellular compartments in leaves and roots of the cultivated tomato and its wild salt-tolerant relative *Lycopersicon pennellii* // *Physiol. Plant.* 2000. Vol. 110, no. 1. P. 42–51. doi: 10.1034/j.1399-3054.2000.110106.x
- Møller I. M., Jensen P. E., Hansson A. Oxidative modifications to cellular components in plants // *Annu. Rev. Plant Biol.* 2007. Vol. 58. P. 459–481. doi: 10.1146/annurev.arplant.58.032806.103946
- Naikoo M. I., Dar M. I., Raghieb F., Jaleel H., Ahmad B., Raina A., Ahmad F., Naushin F. Role and regulation of plants phenolics in abiotic stress tolerance: an overview // *Plant signaling molecules.* Woodhead Publ., 2019. P. 157–168. doi: 10.1016/b978-0-12-816451-8.00009-5
- Noctor G., Gomez L., Vanacker H., Foyer C. H. Interactions between biosynthesis, compartmentation and transport in the control of glutathione homeostasis and signalling // *J. Exp. Bot.* 2002. Vol. 53, no. 372. P. 1283–1304. doi: 10.1093/jexbot/53.372.1283
- Noctor G., Reichheld J.-P., Foyer C. H. ROS-related redox regulation and signaling in plants // *Semin. Cell Dev. Biol.* 2018. Vol. 80. P. 3–12. doi: 10.1016/j.semcdb.2017.07.013
- Pedreno M. A., Barcelo A. R., Sabater F., Munoz R. Control by pH of cell wall peroxidase activity involved in lignification // *Plant Cell Physiol.* 1989. Vol. 30, no. 2. P. 237–241. doi: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a077735
- Pei Z. M., Murata Y., Benning G., Thomine S., Klüsener B., Allen G. J., Grill E., Schroeder J. I. Calcium channels activated by hydrogen peroxide mediate

- abscisic acid signalling in guard cells // *Nature*. 2000. Vol. 406, no. 6797. P. 731–734. doi: 10.1038/35021067
- Pellinen R., Palva T., Kangasjaervi J.* Subcellular localization of ozone-induced hydrogen peroxide production in birch (*Betula pendula*) leaf cells // *Plant J.* 1999. Vol. 20, no. 3. P. 349–356. doi: 10.1046/j.1365-313x.1999.00613.x
- Pitzschke A., Hirt H.* Mitogen-activated protein kinases and reactive oxygen species signaling in plants // *Plant Physiol.* 2006. Vol. 141, no. 2. P. 351–356. doi: 10.1104/pp.106.079160
- Polle A.* Dissecting the superoxide dismutase-ascorbate-glutathione-pathway in chloroplasts by metabolic modeling. Computer simulations as a step towards flux analysis // *Plant Physiol.* 2001. Vol. 126, no. 1. P. 445–462. doi: 10.1104/pp.126.1.445
- Prasad T. K.* Mechanisms of chilling-induced oxidative stress injury and tolerance in developing maize seedlings: changes in antioxidant system, oxidation of proteins and lipids, and protease activities // *Plant J.* 1996. Vol. 10, no. 6. P. 1017–1026. doi: 10.1046/j.1365-313x.1996.10061017.x
- Price J., Laxmi A., Martin S. K. S., Jang J. C.* Global transcription profiling reveals multiple sugar signal transduction mechanisms in Arabidopsis // *The Plant Cell.* 2004. Vol. 16, no. 8. P. 2128–2150. doi: 10.1105/tpc.104.022616
- Ramu S. K., Peng H. M., Cook D. R.* Nod factor induction of reactive oxygen species production is correlated with expression of the early nodulin gene rip1 in *Medicago truncatula* // *Molecular Plant-Microbe Interactions.* 2002. Vol. 15, no. 6. P. 522–528. doi: 10.1094/mpmi.2002.15.6.522
- Rolland F., Baena-Gonzalez E., Sheen J.* Sugar sensing and signaling in plants: conserved and novel mechanisms // *Annu. Rev. Plant Biol.* 2006. Vol. 57, P. 675–709. doi: 10.1146/annurev.arplant.57.032905.105441
- Rouhier N., Vlamis-Gardikas A., Lillig C. H., Berndt C., Schwenn J. D., Holmgren A., Jacquot J. P.* Characterization of the redox properties of poplar glutaredoxin // *Antioxid. Redox Signal.* 2003. Vol. 5, no. 1. P. 15–22. doi: 10.1089/152308603321223504
- Saab-Rincon G., Valderrama B.* Protein engineering of redox-active enzymes // *Antioxid. Redox Signal.* 2009. Vol. 11, no. 2. P. 167–192. doi: 10.1089/ars.2008.2098
- Sakihama Y., Mano J. I., Sano S., Asada K., Yamasaki H.* Reduction of phenoxyl radicals mediated by monodehydroascorbate reductase // *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 2000. Vol. 279, no. 3. P. 949–954. doi: 10.1006/bbrc.2000.4053
- Sakihama Y., Yamasaki H.* Lipid peroxidation induced by phenolics in conjunction with aluminum ions // *Biol. Plant.* 2002. Vol. 45, no. 2. P. 249–254. doi: 10.1023/a:1015152908241
- Scandalios J. G.* Oxidative stress: molecular perception and transduction of signals triggering antioxidant gene defenses // *Braz. J. Med. Biol. Res.* 2005. Vol. 38, no. 7. P. 995–1014. doi: 10.1590/s0100-879x2005000700003
- Scheibe R., Backhausen J. E., Emmerlich V., Holtgreffe S.* Strategies to maintain redox homeostasis during photosynthesis under changing conditions // *J. Exp. Bot.* 2005. Vol. 56, no. 416. P. 1481–1489. doi: 10.1093/jxb/eri181
- Schopfer P.* Hydroxyl radical-induced cell-wall loosening in vitro and in vivo: implications for the control of elongation growth // *Plant J.* 2001. Vol. 28, no. 6. P. 679–688. doi: 10.1046/j.1365-313x.2001.01187.x
- Schürmann P.* Redox signaling in the chloroplast: the ferredoxin/thioredoxin system // *Antioxid. Redox Signal.* 2003. Vol. 5, no. 1. P. 69–78. doi: 10.1089/152308603321223559
- Shao H. B., Guo Q. J., Chu L. Y., Zhao X. N., Su Z. L., Hu Y. C., Cheng J. F.* Understanding molecular mechanism of higher plant plasticity under abiotic stress // *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces.* 2007. Vol. 54, no. 1. P. 37–45. doi: 10.1016/j.colsurfb.2006.07.002
- Skulachev V. P.* Bioenergetic aspects of apoptosis, necrosis and mitoptosis // *Apoptosis.* 2006. Vol. 11, no. 4. P. 473–485. doi: 10.1007/s10495-006-5881-9
- Suzuki N., Mittler R.* Reactive oxygen species and temperature stresses: a delicate balance between signaling and destruction // *Physiol. Plantarum.* 2006. Vol. 126, no. 1. P. 45–51. doi: 10.1111/j.0031-9317.2005.00582.x
- Takahashi S., Murata N.* How do environmental stresses accelerate photoinhibition? // *Trends Plant Sci.* 2008. Vol. 13, no. 4. P. 178–182. doi: 10.1016/j.tplants.2008.01.005
- Takemoto D., Tanaka A., Scott B.* NADPH oxidases in fungi: diverse roles of reactive oxygen species in fungal cellular differentiation // *Fungal Genet. Biol.* 2007. Vol. 44, no. 11. P. 1065–1076. doi: 10.1016/j.fgb.2007.04.011
- Torres M. A., Dangl J. L.* Functions of the respiratory burst oxidase in biotic interactions, abiotic stress and development // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2005. Vol. 8, no. 4. P. 397–403. doi: 10.1016/j.pbi.2005.05.014
- Treutter D.* Significance of flavonoids in plant resistance: a review // *Environ. Chem. Lett.* 2006. Vol. 4, no. 3. P. 147. doi: 10.1007/s10311-006-0068-8
- Van Breusegem F., Vranová E., Dat J. F., Inzé D.* The role of active oxygen species in plant signal transduction // *Plant Sci.* 2001. Vol. 161, no. 3. P. 405–414. doi: 10.1016/s0168-9452(01)00452-6
- Van den Ende W., Valluru R.* Sucrose, sucrosyl oligosaccharides, and oxidative stress: scavenging and salvaging? // *J. Exp. Bot.* 2008. Vol. 60, no. 1. P. 9–18. doi: 10.1093/jxb/ern297
- Vatankhah E., Niknam V., Ebrahimzadeh H.* Activity of antioxidant enzyme during in vitro organogenesis in *Crocus sativus* // *Biol. Plantarum.* 2010. Vol. 54, no. 3. P. 509–514. doi: 10.1007/s10535-010-0089-9
- Vernoux T., Wilson R. C., Seeley K. A., Reichheld J. P., Muroy S., Brown S., Maughan S. C., Cobbett C. S., Van Montagu M., Inzé D., May M. J., Sung Z. R.* The ROOT MERISTEMLESS1/CADMIUM SENSITIVE2 gene defines a glutathione-dependent pathway involved in initiation and maintenance of cell division during postembryonic root development // *Plant Cell.* 2000. Vol. 12, no. 1. P. 97–109. doi: 10.1105/tpc.12.1.97
- Vuolo M. M., Lima V. S., Maróstica Junior M. R.* Phenolic Compounds // *Bioactive Compounds.* 2019. P. 33–50. doi: 10.1016/b978-0-12-814774-0.00002-5

Walker J. R., Ferrar P. H. Diphenol oxidases, enzyme-catalysed browning and plant disease resistance // *Biotechnol. Genet. Eng. Rev.* 1998. Vol. 15, no. 1. P. 457–498. doi: 10.1080/02648725.1998.10647966

Wang Y., Branicky R., Noë A., Hekimi S. Super-oxide dismutases: Dual roles in controlling ROS damage and regulating ROS signaling // *J. Cell Biol.* 2018. Vol. 217, no. 6. P. 1915–1928. doi: 10.1083/jcb.201708007

Waszczak C., Carmody M., Kangasjärvi J. Reactive oxygen species in plant signaling // *Annu. Rev. Plant Biol.* 2018. Vol. 69, no. 1. P. 209–236. doi: 10.1146/annurev-arplant-042817-040322

Zhao H., Ye L., Wang Y., Zhou X., Yang J., Wang J., Cao K., Zou Z. Melatonin increases the chilling tolerance of chloroplast in cucumber seedlings by regulating photosynthetic electron flux and the ascorbate-gluthathione cycle // *Front. Plant Sci.* 2016. Vol. 7. doi: 10.3389/fpls.2016.01814

Поступила в редакцию 11.10.2020

References

Cherenkevich S. N., Martinovich G. G., Martinovich I. V., Gorudko I. V., Shamova E. V. Redoks-regulyatsiya kletochnoi aktivnosti: kontseptsii i mekhanizmy [Redox regulation of cellular activity: concepts and mechanisms]. *Vestsi Natsyynal'nai Akad. Navuk Belarusi* [Proceed. National Acad. Sci. Belarus]. 2014. No. 1. P. 92–108.

Gamalei I. A., Klyubin I. V., Arnautova I. P., Kirpichnikova K. M. Postretseptornoe obrazovanie aktivnykh form kisloroda v kletkakh, ne yavlyayushchikhsya professional'nymi fagotsitami [Post-receptor formation of reactive oxygen species in cells that are not professional phagocytes]. *Tsitologiya* [Cytology]. 1999. Vol. 41, no. 5. P. 394–399.

Khavinson V. K., Barinov V. A., Arutyunyan A. V., Malinin V. V. Svobodnoradikal'noe okislenie i starenie [Free radical oxidation and aging]. St. Petersburg: Nauka, 2003. 198 p.

Kolupaev Yu. E. Aktivnye formy kisloroda v rastenyakh pri deistvii stressorov: obrazovanie i vozmozhnye funktsii [Reactive oxygen species in the plants exposed to stressors: formation and possible functions]. *Vestn. KhNAU. Ser. Biol.* [Proceed. Kharkiv National Agr. Univ. Ser. Biol.]. 2007. Iss. 3. P. 6–26.

Kolupaev Yu. E., Karpets Yu. V. Formirovanie adaptivnykh reaktsii rastenii na deistvie abioticheskikh stressorov [Formation of adaptive plant responses to the action of abiotic stressors]. Kiev: Osнова, 2010. 352 p.

Kordyum E. L., Sytnik K. M., Baranenko V. V., Belyavskaya N. A., Klimchuk D. A., Nedukha E. M. Kletochnye mekhanizmy adaptatsii rastenii k neblagopriyatnym vozdeistviyam ekologicheskikh faktorov v estestvennykh usloviyakh [Cellular mechanisms of plant adaptation to the adverse impact of environmental factors in natural conditions]. Kiev: Naukova dumka, 2003. 277 p.

Kreslavskii V. D., Los' D. A., Allakhverdiev S. I., Kuznetsov V. V. Signal'naya rol' aktivnykh form O₂ pri stresse u rastenii [Signaling role of active forms of O₂ during stress in plants]. *Fiziol. rast.* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2012. Vol. 59, no. 2. P. 163–178.

Kritskii M. S., Telegina T. A. Kofermenty i evolyutsiya mira RNK [Coenzymes and evolution of the RNA]. *Uspekhi biol. khimii* [Advances in Biol. Chem.]. 2004. No. 44. P. 341–364.

Ksenzhek O. S., Petrova S. A. Elektrokhimicheskie svoystva obratimyykh biologicheskikh redoks-sistem [Electrochemical properties of reversible biological redox systems]. Moscow: Nauka, 1986. 152 p.

Martinovich G. G., Cherenkevich S. N. Okislitel'no-vosstanovitel'nye protsessy v kletkakh [Redox processes in cells]. Minsk: BGU, 2008. 159 p.

Men'shchikova E. B., Zenkov N. K. Antioksidanty i inhibitory radikal'nykh oksilitel'nykh protsessov [Antioxidants and inhibitors of radical oxidative processes]. *Uspekhi sovr. biol.* [Advances in Current Biol.]. 1993. Vol. 113, no. 4. P. 442–455.

Merzlyak M. N. Aktivirovannyi kislorod i zhiznedeiatel'nost' rastenii [Activated oxygen and plant life]. *Sorosovskii obraz. zhurn.* [Soros Ed. J.]. 1999. No. 9. P. 20–26.

Polesskaya O. G. Rastitel'naya kletka i aktivnye formy kisloroda [Plant cell and reactive oxygen species]. Moscow: KDU, 2007. 139 p.

Pradedova E. V., Isheeva O. D., Salyaev R. K. Klasifikatsiya sistemy antioksidantnoi zashchity kak osnova ratsional'noi organizatsii eksperimental'nogo issledovaniya oksilitel'noogo stressa u rastenii [Classification of the antioxidant defense system as the basis for the rational organization of the experimental study of oxidative stress in plants]. *Fiziol. rast.* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2011. Vol. 58, no. 2. P. 177–185.

Tiunov L. A. Mekhanizmy estestvennoi detoksikatsii i antioksidantnoi zashchity [Mechanisms of natural detoxification and antioxidant defense]. *Vestnik RAMN* [Vestnik Russ. Akad. Med. Sci.]. 1995. No. 3. P. 9–13.

Zagoskina N. V., Nazarenko L. V. Aktivnye formy kisloroda i antioksidantnaya sistema rastenii [Reactive oxygen species and the antioxidant system of plants]. *Vestnik MGPU. Ser. Estestv. nauki* [Vestnik Moscow City Teachers Training Univ. Nat. Sci.]. 2016. No. 22. P. 9–23.

Zholnina A. V. Obshchaya khimiya [General chemistry]. Moscow: GEOTAR-Media, 2012. 400 p.

Akram N. A., Shafiq F., Ashraf M. Ascorbic acid-A potential oxidant scavenger and its role in plant development and abiotic stress tolerance. *Front. Plant Sci.* 2017. Vol. 8. doi: 10.3389/fpls.2017.00613

Apel K., Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2004. Vol. 55. P. 373–399. doi: 10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701

Asada K. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. *Annu. Rev. Plant Biol.* 1999. Vol. 50, no. 1. P. 601–639. doi: 10.1146/annurev.arplant.50.1.601

Barra L., Pica N., Gouffi K., Walker G. C., Blanco C., Trautwetter A. Glucose 6-phosphate dehydrogenase is required for sucrose and trehalose to be efficient osmoprotectants in *Sinorhizobium meliloti*. *FEMS Microbiol. Lett.* 2003. Vol. 229, no. 2. P. 183–188. doi: 10.1016/s0378-1097(03)00819-x

- Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K. V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. *Annals Bot.* 2003. Vol. 91, no. 2. P. 179–194. doi: 10.1093/aob/mcf118
- Boutros T., Chevet E., Metrakos P. Mitogen-activated protein (MAP) kinase/MAP kinase phosphatase regulation: roles in cell growth, death, and cancer. *Pharmacol. Rev.* 2008. Vol. 60, no. 3. P. 261–310. doi: 10.1124/pr.107.00106
- Chaudière J., Ferrari-Iliou R. Intracellular antioxidants: from chemical to biochemical mechanisms. *Food Chem. Toxicol.* 1999. Vol. 37, no. 9–10. P. 949–962. doi: 10.1016/s0278-6915(99)00090-3
- Chaves M. M., Maroco J. P., Pereira J. S. Understanding plant responses to drought – from genes to the whole plant. *Funct. Plant Biol.* 2003. Vol. 30, no. 3. P. 239–264. doi: 10.1071/fp02076
- Chen J. H., Hales C. N., Ozanne S. E. DNA damage, cellular senescence and organismal ageing: causal or correlative? *Nucleic Acids Res.* 2007. Vol. 35, no. 22. P. 7417–7428. doi: 10.1093/nar/gkm681
- Chinnusamy V., Schumaker K., Zhu J. K. Molecular genetic perspectives on cross-talk and specificity in abiotic stress signalling in plants. *J. Exp. Bot.* 2004. Vol. 55, no. 395. P. 225–236. doi: 10.1093/jxb/erh005
- Contento A. L., Kim S. J., Bassham D. C. Transcriptome profiling of the response of Arabidopsis suspension culture cells to Suc starvation. *Plant Physiol.* 2004. Vol. 135, no. 4. P. 2330–2347. doi: 10.1104/pp.104.044362
- Cosio C., Vuillemin L., De Meyer M., Kevers C., Pénel C., Dunand C. An anionic class III peroxidase from zucchini may regulate hypocotyl elongation through its auxin oxidase activity. *Planta.* 2009. Vol. 229, no. 4. P. 823–836. doi: 10.1007/s00425-008-0876-0
- Crawford N. M. Mechanisms for nitric oxide synthesis in plants. *J. Exp. Bot.* 2005. Vol. 57, no. 3. P. 471–478. doi: 10.1093/jxb/erj050
- Cui K., Xing G., Zhou G., Liu X., Wang Y. The induced and regulatory effects of plant hormones in somatic embryogenesis. *Hereditas.* 2000. Vol. 22, no. 5. P. 349–354.
- Dar M. I., Naikoo M. I., Khan F. A., Rehman F., Green I. D., Naushin F., Ansari A. A. An introduction to reactive oxygen species metabolism under changing climate in plants. *Reactive oxygen species and antioxidant systems in plants. Role and Regulation under Abiotic Stress.* Singapore: Springer, 2017. P. 25–52. doi: 10.1007/978-981-10-5254-5_2
- Dat J., Vandenabeele S., Vranová E., Van Montagu M., Inzé D., Van Breusegem F. Dual action of the active oxygen species during plant stress responses. *Cell. Mol. Life Sci.* 2000. Vol. 57, no. 5. P. 779–795. doi: 10.1007/s000180050041
- Debnam P. M., Fernie A. R., Lisse A., Golding A., Bowsher C. G., Grimshaw C., Knight J. S., Emes M. J. Altered activity of the P2 isoform of plastidic glucose 6-phosphate dehydrogenase in tobacco (*Nicotiana tabacum* cv. Samsun) causes changes in carbohydrate metabolism and response to oxidative stress in leaves. *The Plant J.* 2004. Vol. 38, no. 1. P. 49–59. doi: 10.1111/j.1365-3113x.2004.02017.x
- del Rio L. A., Pastori G. M., Palma J. M., Sandalio L. M., Sevilla F., Corpas F. J., Jiménez A., López-Huertas E., Hernández J. A. The activated oxygen role of peroxisomes in senescence. *Plant Physiol.* 1998. Vol. 116, no. 4. P. 1195–1200. doi: 10.1104/pp.116.4.1195
- Desikan R., Soheila A. H., Hancock J. T., Neill S. J. Regulation of the Arabidopsis transcriptome by oxidative stress. *Plant Physiol.* 2001. Vol. 127, no. 1. P. 159–172. doi: 10.1104/pp.127.1.159
- Dietz K. J. Plant peroxiredoxins. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2003. Vol. 54, no. 1. P. 93–107. doi: 10.1146/annurev.arplant.54.031902.134934
- Dixon R. A., Paiva N. L. Stress-induced phenylpropanoid metabolism. *The Plant Cell.* 1995. Vol. 7, no. 7. P. 1085–1097. doi: 10.1105/tpc.7.7.1085
- Doudican N. A., Song B., Shadel G. S., Doetsch P. W. Oxidative DNA damage causes mitochondrial genomic instability in *Saccharomyces cerevisiae*. *Mol. Cell. Biol.* 2005. Vol. 25, no. 12. P. 5196–5204. doi: 10.1128/mcb.25.12.5196-5204.2005
- Essmann J., Schmitz-Thom I., Schön H., Sonnewald S., Weis E., Scharfe J. RNA interference-mediated repression of cell wall invertase impairs defense in source leaves of tobacco. *Plant Physiol.* 2008. Vol. 147, no. 3. P. 1288–1299. doi: 10.1104/pp.108.121418
- Gechev T., Willekens H., Van Montagu M., Inzé D., Van Camp W., Toneva V., Minkov I. Different responses of tobacco antioxidant enzymes to light and chilling stress. *J. Plant Physiol.* 2003. Vol. 160, no. 5. P. 509–515. doi: 10.1078/0176-1617-00753
- Guo H., Sun Y., Li Y., Liu X., Zhang W., Ge F. Elevated CO₂ decreases the response of the ethylene signaling pathway in *Medicago truncatula* and increases the abundance of the pea aphid. *New Phytologist.* 2014. Vol. 201, no. 1. P. 279–291. doi: 10.1111/nph.12484
- Haagensohn K. K., Wu G. S. The role of MAP kinases and MAP kinase phosphatase-1 in resistance to breast cancer treatment. *Cancer Metastasis Rev.* 2010. Vol. 29, no. 1. P. 143–149. doi: 10.1007/s10555-010-9208-5
- Halliwell B., Gutteridge J. M. Free radicals in biology and medicine. USA: Oxford Univer. Press, 2015. 905 p.
- Hammond-Kosack K. E., Jones J. D. Resistance gene-dependent plant defense responses. *The Plant Cell.* 1996. Vol. 8, no. 10. P. 1773–1791. doi: 10.1105/tpc.8.10.1773
- Harman D. Aging: a theory on free radical radiation chemistry. *J. Gerontol.* 1956. Vol. 11. P. 298–300. doi: 10.1093/geronj/11.3.298
- Harman D. The biologic clock: the mitochondria? *J. Am. Geriatr. Soc.* 1972. Vol. 20, no. 4. P. 145–147. doi: 10.1111/j.1532-5415.1972.tb00787.x
- Henzler T., Steudle E. Transport and metabolic degradation of hydrogen peroxide in *Chara corallina*: model calculations and measurements with the pressure probe suggest transport of H₂O₂ across water channels. *J. Exp. Bot.* 2000. Vol. 51, no. 353. P. 2053–2066. doi: 10.1093/jxb/51.353.2053
- Hérouart D., Baudouin E., Frendo P., Harrison J., Santos R., Jamet A., Van de Sype G., Touati D., Puppo A. Reactive oxygen species, nitric oxide and glutathione: a key role in the establishment of the legume – Rhizobium symbiosis? *Plant Physiol. Biochem.* 2002. Vol. 40, no. 6–8. P. 619–624. doi: 10.1016/s0981-9428(02)01415-8
- Hitchler M. J., Domann F. E. An epigenetic perspective on the free radical theory of development. *Free*

- Radic. Biol. Med.* 2007. Vol. 43, no. 7. P. 1023–1036. doi: 10.1016/j.freeradbiomed.2007.06.027
- Jiménez A., Hernández J. A., Pastori G., del Rio L. A., Sevilla F. Role of the ascorbate-glutathione cycle of mitochondria and peroxisomes in the senescence of pea leaves. *Plant Physiol.* 1998. Vol. 118, no. 4. P. 1327–1335. doi: 10.1104/pp.118.4.1327
- Jing H. C., Hebelers R., Oeljeklaus S., Sitek B., Stühler K., Meyer H. E., Sturre M. J. G., Hille J., Warscheid B., Dijkwel P. P. Early leaf senescence is associated with an altered cellular redox balance in Arabidopsis cpr5/old1 mutants. *Plant Biol.* 2008. Vol. 10. P. 85–98. doi: 10.1111/j.1438-8677.2008.00087.x
- Joo J., Bae Y., Lee J. Generation of reactive oxygen species is essential for gravitropism in primary root of maize. *Abstract presented at the Plant Biology. 2000. Meeting San Diego CA 2000.* July 15–19, 2000 (No. 22004).
- Juhnke H., Krems B., Kötter P., Entian K. D. Mutants that show increased sensitivity to hydrogen peroxide reveal an important role for the pentose phosphate pathway in protection of yeast against oxidative stress. *Mol. Gen. Genet.* 1996. Vol. 252, no. 4. P. 456–464. doi: 10.1007/bf02173011
- Kärkönen A., Kuchitsu K. Reactive oxygen species in cell wall metabolism and development in plants. *Phytochem.* 2015. Vol. 112. P. 22–32. doi: 10.1016/j.phytochem.2014.09.016
- Keunen E. L. S., Peshev D., Vangronsveld J., Van Den Ende W. I. M., Cuypers A. N. N. Plant sugars are crucial players in the oxidative challenge during abiotic stress: extending the traditional concept. *Plant Cell Environ.* 2013. Vol. 36, no. 7. P. 1242–1255. doi: 10.1111/pce.12061
- Khan M. I. R., Khan N. A. Reactive oxygen species and antioxidant systems in plants: role and regulation under abiotic stress. Singapore: Springer, 2017. doi: 10.1007/978-981-10-5254-5
- Kováčik J., Klejdus B., Hedbavny J., Štork F., Bačkor M. Comparison of cadmium and copper effect on phenolic metabolism, mineral nutrients and stress-related parameters in *Matricaria chamomilla* plants. *Plant and Soil.* 2009. Vol. 320, no. 1–2. P. 231–242. doi: 10.1007/s11104-009-9889-0
- Kovtun Y., Chiu W. L., Tena G., Sheen J. Functional analysis of oxidative stress-activated mitogen-activated protein kinase cascade in plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2000. Vol. 97, no. 6. P. 2940–2945. doi: 10.1073/pnas.97.6.2940
- Lam E., Kato N., Lawton M. Programmed cell death, mitochondria and the plant hypersensitive response. *Nature.* 2001. Vol. 411, no. 6839. P. 848–853. doi: 10.1038/35081184
- Lamb C., Dixon R. A. The oxidative burst in plant disease resistance. *Annu. Rev. Plant Biol.* 1997. Vol. 48, no. 1. P. 251–275. doi: 10.1146/annurev.arplant.48.1.251
- Landis G. N., Abdueva D., Skvortsov D., Yang J., Rabin B. E., Carrick J., Tavaré S., Tower J. Similar gene expression patterns characterize aging and oxidative stress in *Drosophila melanogaster*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2004. Vol. 101, no. 20. P. 7663–7668. doi: 10.1073/pnas.0307605101
- Lariguet P., Ranocha P., De Meyer M., Barbier O., Penel C., Dunand C. Identification of a hydrogen peroxide signalling pathway in the control of light-dependent germination in Arabidopsis. *Planta.* 2013. Vol. 238, no. 2. P. 381–395. doi: 10.1007/s00425-013-1901-5
- Mangano S., Pacheco J. M., Marino-Buslje C., Estevez J. M. How does pH Fit in with Oscillating Polar Growth? *Trends in Plant Science.* 2018. Vol. 23. P. 479–489. doi: 10.1016/j.tplants.2018.02.008
- McCord J. M. The evolution of free radicals and oxidative stress. *Am. J. Med.* 2000. Vol. 108, no. 8. P. 652–659. doi: 10.1016/s0002-9343(00)00412-5
- McCord J. M., Turrens J. F. Mitochondrial injury by ischemia and reperfusion. *Current topics in bioenergetics.* 1994. Vol. 17. P. 173–195. doi: 10.1016/b978-0-12-152517-0.50011-6
- Mishra B., Sangwan N. S. Amelioration of cadmium stress in *Withania somnifera* by ROS management: active participation of primary and secondary metabolism. *Plant Growth Reg.* 2019. Vol. 87, no. 3. P. 403–412. doi: 10.1007/s10725-019-00480-8
- Mittler R. ROS are good. *Trends Plant Sci.* 2017. Vol. 22, no. 1. P. 11–19. doi: 10.1016/j.tplants.2016.08.002
- Mittler R., Vanderauwera S., Gollery M., Van Breusegem F. Reactive oxygen gene network of plants. *Trends Plant Sci.* 2004. Vol. 9, no. 10. P. 490–498. doi: 10.1016/j.tplants.2004.08.009
- Mittler R., Vanderauwera S., Suzuki N., Miller G., Tognetti V. B., Vandepoele K., Gollery M., Shulaev V., Van Breusegem F. ROS signaling: the new wave? *Trends Plant Sci.* 2011. Vol. 16, no. 6. P. 300–309. doi: 10.1016/j.tplants.2011.03.007
- Mittova V., Volokita M., Guy M., Tal M. Activities of SOD and the ascorbate-glutathione cycle enzymes in subcellular compartments in leaves and roots of the cultivated tomato and its wild salt-tolerant relative *Lycopersicon pennellii*. *Physiol. Plant.* 2000. Vol. 110, no. 1. P. 42–51. doi: 10.1034/j.1399-3054.2000.110106.x
- Møller I. M., Jensen P. E., Hansson A. Oxidative modifications to cellular components in plants. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2007. Vol. 58. P. 459–481. doi: 10.1146/annurev.arplant.58.032806.103946
- Naikoo M. I., Dar M. I., Raghieb F., Jaleel H., Ahmad B., Raina A., Ahmad F., Naushin F. Role and regulation of plants phenolics in abiotic stress tolerance: an overview. *Plant signaling molecules.* Woodhead Publ., 2019. P. 157–168. doi: 10.1016/b978-0-12-816451-8.00009-5
- Noctor G., Gomez L., Vanacker H., Foyer C. H. Interactions between biosynthesis, compartmentation and transport in the control of glutathione homeostasis and signaling. *J. Exp. Bot.* 2002. Vol. 53, no. 372. P. 1283–1304. doi: 10.1093/jexbot/53.372.1283
- Noctor G., Reichheld J.-P., Foyer C. H. ROS-related redox regulation and signaling in plants. *Semin. Cell Dev. Biol.* 2018. Vol. 80. P. 3–12. doi: 10.1016/j.semcdb.2017.07.013
- Pedreno M. A., Barcelo A. R., Sabater F., Munoz R. Control by pH of cell wall peroxidase activity involved in lignifications. *Plant Cell Physiol.* 1989. Vol. 30, no. 2. P. 237–241. doi: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a077735
- Pei Z. M., Murata Y., Benning G., Thomine S., Klüsener B., Allen G. J., Grill E., Schroeder J. I. Calci-

- um channels activated by hydrogen peroxide mediate abscisic acid signalling in guard cells. *Nature*. 2000. Vol. 406, no. 6797. P. 731–734. doi: 10.1038/35021067
- Pellinen R., Palva T., Kangasjaervi J. Subcellular localization of ozone-induced hydrogen peroxide production in birch (*Betula pendula*) leaf cells. *Plant J.* 1999. Vol. 20, no. 3. P. 349–356. doi: 10.1046/j.1365-313x.1999.00613.x
- Pitzschke A., Hirt H. Mitogen-activated protein kinases and reactive oxygen species signaling in plants. *Plant Physiol.* 2006. Vol. 141, no. 2. P. 351–356. doi: 10.1104/pp.106.079160
- Polle A. Dissecting the superoxide dismutase-ascorbate-glutathione-pathway in chloroplasts by metabolic modeling. Computer simulations as a step towards flux analysis. *Plant Physiol.* 2001. Vol. 126, no. 1. P. 445–462. doi: 10.1104/pp.126.1.445
- Prasad T. K. Mechanisms of chilling-induced oxidative stress injury and tolerance in developing maize seedlings: changes in antioxidant system, oxidation of proteins and lipids, and protease activities. *Plant J.* 1996. Vol. 10, no. 6. P. 1017–1026. doi: 10.1046/j.1365-313x.1996.10061017.x
- Price J., Laxmi A., Martin S. K. S., Jang J. C. Global transcription profiling reveals multiple sugar signal transduction mechanisms in Arabidopsis. *The Plant Cell*. 2004. Vol. 16, no. 8. P. 2128–2150. doi: 10.1105/tpc.104.022616
- Ramu S. K., Peng H. M., Cook D. R. Nod factor induction of reactive oxygen species production is correlated with expression of the early nodulin gene rip1 in *Medicago truncatula*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*. 2002. Vol. 15, no. 6. P. 522–528. doi: 10.1094/mpmi.2002.15.6.522
- Rolland F., Baena-Gonzalez E., Sheen J. Sugar sensing and signaling in plants: conserved and novel mechanisms. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2006. Vol. 57. P. 675–709. doi: 10.1146/annurev.arplant.57.032905.105441
- Rouhier N., Vlamis-Gardikas A., Lillig C. H., Berndt C., Schwenn J. D., Holmgren A., Jacquot J. P. Characterization of the redox properties of poplar glutaredoxin. *Antioxid. Redox Signal.* 2003. Vol. 5, no. 1. P. 15–22. doi: 10.1089/152308603321223504
- Saab-Rincon G., Valderrama B. Protein engineering of redox-active enzymes. *Antioxid. Redox Signal.* 2009. Vol. 11, no. 2. P. 167–192. doi: 10.1089/ars.2008.2098
- Sakihama Y., Mano J. I., Sano S., Asada K., Yamasaki H. Reduction of phenoxyl radicals mediated by monodehydroascorbate reductase. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 2000. Vol. 279, no. 3. P. 949–954. doi: 10.1006/bbrc.2000.4053
- Sakihama Y., Yamasaki H. Lipid peroxidation induced by phenolics in conjunction with aluminum ions. *Biol. Plant.* 2002. Vol. 45, no. 2. P. 249–254. doi: 10.1023/a:1015152908241
- Scandalios J. G. Oxidative stress: molecular perception and transduction of signals triggering antioxidant gene defenses. *Braz. J. Med. Biol. Res.* 2005. Vol. 38, no. 7. P. 995–1014. doi: 10.1590/s0100-879x2005000700003
- Scheibe R., Backhausen J. E., Emmerlich V., Holtgrebe S. Strategies to maintain redox homeostasis during photosynthesis under changing conditions. *J. Exp. Bot.* 2005. Vol. 56, no. 416. P. 1481–1489. doi: 10.1093/jxb/eri181
- Schopfer P. Hydroxyl radical-induced cell-wall loosening in vitro and in vivo: implications for the control of elongation growth. *Plant J.* 2001. Vol. 28, no. 6. P. 679–688. doi: 10.1046/j.1365-313x.2001.01187.x
- Schürmann P. Redox signaling in the chloroplast: the ferredoxin/thioredoxin system. *Antioxid. Redox Signal.* 2003. Vol. 5, no. 1. P. 69–78. doi: 10.1089/152308603321223559
- Shao H. B., Guo Q. J., Chu L. Y., Zhao X. N., Su Z. L., Hu Y. C., Cheng J. F. Understanding molecular mechanism of higher plant plasticity under abiotic stress. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*. 2007. Vol. 54, no. 1. P. 37–45. doi: 10.1016/j.colsurfb.2006.07.002
- Skulachev V. P. Bioenergetic aspects of apoptosis, necrosis and mitoptosis. *Apoptosis*. 2006. Vol. 11, no. 4. P. 473–485. doi: 10.1007/s10495-006-5881-9
- Suzuki N., Mittler R. Reactive oxygen species and temperature stresses: a delicate balance between signaling and destruction. *Physiol. Plantarum*. 2006. Vol. 126, no. 1. P. 45–51. doi: 10.1111/j.0031-9317.2005.00582.x
- Takahashi S., Murata N. How do environmental stresses accelerate photoinhibition? *Trends Plant Sci.* 2008. Vol. 13, no. 4. P. 178–182. doi: 10.1016/j.tplants.2008.01.005
- Takemoto D., Tanaka A., Scott B. NADPH oxidases in fungi: diverse roles of reactive oxygen species in fungal cellular differentiation. *Fungal Genet. Biol.* 2007. Vol. 44, no. 11. P. 1065–1076. doi: 10.1016/j.fgb.2007.04.011
- Torres M. A., Dangl J. L. Functions of the respiratory burst oxidase in biotic interactions, abiotic stress and development. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2005. Vol. 8, no. 4. P. 397–403. doi: 10.1016/j.pbi.2005.05.014
- Treutter D. Significance of flavonoids in plant resistance: a review. *Environ. Chem. Lett.* 2006. Vol. 4, no. 3. P. 147. doi: 10.1007/s10311-006-0068-8
- Van Breusegem F., Vranová E., Dat J. F., Inzé D. The role of active oxygen species in plant signal transduction. *Plant Sci.* 2001. Vol. 161, no. 3. P. 405–414. doi: 10.1016/s0168-9452(01)00452-6
- Van den Ende W., Valluru R. Sucrose, sucrosyl oligosaccharides, and oxidative stress: scavenging and salvaging? *J. Exp. Bot.* 2008. Vol. 60, no. 1. P. 9–18. doi: 10.1093/jxb/ern297
- Vatankhah E., Niknam V., Ebrahimzadeh H. Activity of antioxidant enzyme during in vitro organogenesis in *Crocus sativus*. *Biol. Plantarum*. 2010. Vol. 54, no. 3. P. 509–514. doi: 10.1007/s10535-010-0089-9
- Vernoux T., Wilson R. C., Seeley K. A., Reichheld J. P., Muroy S., Brown S., Maughan S. C., Cobbett C. S., Van Montagu M., Inzé D., May M. J., Sung Z. R. The ROOT MERISTEMLESS1/CADMIUM SENSITIVE2 gene defines a glutathione-dependent pathway involved in initiation and maintenance of cell division during postembryonic root development. *Plant Cell*. 2000. Vol. 12, no. 1. P. 97–109. doi: 10.1105/tpc.12.1.97
- Vuolo M. M., Lima V. S., Maróstica Junior M. R. Phenolic Compounds. *Bioactive Compounds*. 2019. P. 33–50. doi: 10.1016/b978-0-12-814774-0.00002-5

Walker J. R., Ferrar P. H. Diphenol oxidases, enzyme-catalysed browning and plant disease resistance. *Biotechnol. Genet. Eng. Rev.* 1998. Vol. 15, no. 1. P. 457–498. doi: 10.1080/02648725.1998.10647966

Wang Y., Branicky R., Noë A., Hekimi S. Super-oxide dismutases: Dual roles in controlling ROS damage and regulating ROS signaling. *J. Cell Biol.* 2018. Vol. 217, no. 6. P. 1915–1928. doi: 10.1083/jcb.201708007

Waszczak C., Carmody M., Kangasjärvi J. Reactive oxygen species in plant signaling. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2018. Vol. 69, no. 1. P. 209–236. doi: 10.1146/annurev-arplant-042817-040322

Zhao H., Ye L., Wang Y., Zhou X., Yang J., Wang J., Cao K., Zou Z. Melatonin increases the chilling tolerance of chloroplast in cucumber seedlings by regulating photosynthetic electron flux and the ascorbate-glutathione cycle. *Front. Plant Sci.* 2016. Vol. 7. doi: 10.3389/fpls.2016.01814

Received October 11, 2020

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Никерова Ксения Михайловна

старший научный сотрудник, руководитель аналитической лаборатории, к. б. н.
Институт леса КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: knikerova@yandex.ru
тел.: (8142) 768160

Галибина Наталия Алексеевна

заместитель директора по научной работе, д. б. н.
Институт леса КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: galibina@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

Чирва Ольга Владимировна

аспирант лаб. физиологии и цитологии древесных растений
Институт леса КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: tchirva.olga@yandex.ru
тел.: (8142) 768160

Климова (Успенская) Анна Владимировна

старший химик аналитической лаборатории
Институт леса КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: anna-uspenskaya96anna@yandex.ru
тел.: (8142) 768160

CONTRIBUTORS:

Nikerova, Ksenia

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: knikerova@yandex.ru
tel.: (8142) 768160

Galibina, Natalia

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: galibina@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 768160

Chirva, Olga

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: tchirva.olga@yandex.ru
tel.: (8142) 768160

Klimova (Uspenskaya), Anna

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: anna-uspenskaya96anna@yandex.ru
tel.: (8142) 768160

УДК 582.632.1:582.522.68

ОЦЕНКА ПЕРСПЕКТИВ ИНТРОДУКЦИИ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

Л. В. Ветчинникова¹, А. Ф. Титов^{2,3}

¹ Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

² Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

³ Отдел комплексных научных исследований ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

Представлен анализ накопленного в нашей стране и за рубежом опыта интродукции карельской березы, на основе которого выделены основные способы и методы, используемые при оценке ее перспектив. Как следует из анализа, наиболее важными и чаще используемыми подходами и критериями являются: сопоставление почвенно-климатических условий предполагаемого пункта интродукции с теми, где находится исходный материал (метод климатических аналогов), оценка происхождения и биологических особенностей исходного материала, оценка состава лесобразующих пород и сопутствующих им видов в предполагаемом пункте интродукции. В дополнение к ним авторами предложен «дистанционный метод», дающий информацию о расстоянии от границы ареала до предполагаемого пункта интродукции и соотношенном с «усредненным» расстоянием, на которое ранее уже переносилась карельская береза в рамках интродукционной работы. Отмечена важная роль агротехнических мероприятий, густоты и плотности посадки интродуцентов на проявление признаков «узорчатая текстура» и «степень насыщенности рисунка» в древесине. Сделан вывод, что хотя карельская береза и обладает достаточно высокой экологической пластичностью и, соответственно, высоким интродукционным потенциалом, при оценке перспектив ее интродукции необходимо использовать максимально широкий набор косвенных критериев и показателей, совокупность которых позволит с большей вероятностью оценить будущий результат интродукции и станет важной предпосылкой для повышения ее эффективности. Отсутствие указанного комплексного подхода при оценке перспектив интродукции является одной из главных причин ее недостаточно высокой эффективности, а следовательно, существенно снижает шансы на успешное решение задачи сохранения генофонда и расширенное воспроизводство этого уникального представителя лесной дендрофлоры с помощью интродукции.

Ключевые слова: *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti; карельская береза; узорчатая древесина; интродукция; методы оценки перспектив интродукции.

L. V. Vetchinnikova, A. F. Titov. ASSESSMENT OF CURLY BIRCH INTRODUCTION PROSPECTS

We offer an analysis of the experience of curly birch introductions in Russia and abroad, from which the main means and methods of evaluating introduction prospects were derived. It follows from this analysis that the most important and commonly used approaches and criteria are: comparison of the edaphic and climatic conditions in the prospective introduction site and the location from which the source material is taken (climate analogues method); assessment of the origin and biological characteristics of the source

material; assessment of the composition of stand-forming tree species and their companion species in the prospective introduction site. In addition, we suggest the “distance method”, providing information about the distance from the species range boundary to the prospective introduction site, and about the distance over which curly birch has previously been moved for introduction relative to the “averaged” distance. The importance of cultural operations, stocking rate and density of the planted trees for the expression of “figured grain” and “figure intensity” features in wood is highlighted. It is concluded that although curly birch has quite high ecological plasticity and, accordingly, a high introduction potential, the prospects for its introduction should be assessed using a widest possible set of indirect criteria and indicators, which will collectively yield a more probable future estimate of the introduction outcome, and generate a premise for improving its efficiency. The lack of the said integrated approach to evaluating the prospects of introduction is a key reason for its underperformance, notably reducing the chances of successfully dealing with the tasks of gene pool preservation and augmented reproduction of this unique member of the forest tree flora by means of introductions.

Key words: *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti; curly birch; figured wood; introduction; methods for the assessment of introduction prospects.

Введение

Интродукция растений имеет длительную историю, и многие годы ее главная задача заключалась в выращивании растений за пределами их ареалов с целью последующего хозяйственного использования [Лапин и др., 1979; Некрасов, 1980; Дроздов, 1998; Коропачинский и др., 2011 и др.]. На современном этапе одной из важных задач интродукции становится расселение за пределы ареала видов, имеющих ключевое значение для поддержания стабильности экосистем, а с начала 1980-х годов заметно усилилось внимание к интродукции редких и исчезающих видов, среди которых важное место занимают древесные растения, такие, например, как карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti. Однако в отличие от травянистых видов их интродукция является намного более трудоемким процессом, поскольку многолетний цикл развития древесных растений предполагает длительный срок проведения испытаний, на выполнение которых нередко требуются десятки лет и значительные средства. При этом определенные неудачи могут иметь место не только на начальных этапах этой работы, но и после ее формального завершения. Примером может служить клен ясенелистный *Acer negundo* L., который далеко не сразу был интродуцирован в Европу из Северной Америки, а сейчас считается инвазивным видом [Коропачинский и др., 2011].

Необходимо подчеркнуть, что интродукция редких, находящихся под угрозой исчезновения видов растений является особенно сложной и ответственной задачей, поскольку выращивание в новых условиях предполагает

не только увеличение их общей численности, но и сохранение их генетического разнообразия. Для достижения этого требуется серьезная предварительная работа, направленная на объективную оценку перспектив интродукции, поскольку всегда существует вероятность непреднамеренной утери редких генотипов и получения результатов, не соответствующих ожиданиям. Так, перенос и выращивание карельской березы, находящейся в нашей стране под угрозой исчезновения, в различных природно-климатических условиях показали, что хотя ее основные биологические особенности при интродукции сохраняются, количество деревьев с узорчатой текстурой в древесине, которая считается ее главным и высокоценным отличительным признаком, редко превышает 40–60 %.

Исходя из вышеизложенного нами была поставлена задача на основе накопленного опыта интродукции карельской березы рассмотреть подходы, методы и критерии (показатели), наиболее часто используемые при оценке перспектив интродукции, знание и учет которых будут способствовать более успешной интродукции этого уникального представителя лесной дендрофлоры.

Краткая характеристика ареала карельской березы и почвенно-климатических условий местообитаний ее природных популяций

Карельская береза является уникальным аборигенным представителем европейской дендрофлоры. Она имеет ограниченный и фрагментированный ареал, который приурочен к природно-климатическим условиям, исторически сложившимся на территориях

в северо-западной части континентальной Европы (или стран Балтийского региона в широком его понимании) [Ветчинникова, Титов, 2020а, б, 2021]. На всем протяжении ареала лесов карельская береза не образует, встречается одиночно или группами, причем в одних местообитаниях ее количество исчисляется единицами, а в других – несколькими десятками и гораздо реже сотнями деревьев. Наибольшей численностью в XX веке и до сих пор характеризуются ее популяции, находящиеся на территории Республики Беларусь [Любавская, 1978; Побирушко, 1992; Ветчинникова, Титов, 2019]. В нашей стране основные ресурсы карельской березы сосредоточены на территории Республики Карелия, хотя к началу XXI века по сравнению с серединой XX века в результате главным образом неконтролируемых рубок они сократились почти на две трети [Ветчинникова и др., 2013; Ветчинникова, Титов, 2018а, б, 2020в].

Республика Карелия расположена на северо-западе европейской части России (60°40'–66°40' с. ш. 29°30'–37°57' в. д.) в атлантико-арктической климатической зоне умеренного пояса, климат которого обусловлен прежде всего близостью морей (Балтийского, Белого и Баренцева) и океанов (Атлантического и Северного Ледовитого) и характеризуется переходным от морского к континентальному (табл.) [Климат..., 2009; Назарова, 2015, 2017; Filatov et al., 2019]. Своеобразие природы здесь определяется также особенностями годичного и суточного ритмов светового периода, средняя продолжительность которого существенно возрастает с апреля по июль. В период, когда солнце практически не пересекает горизонт, здесь наблюдаются так называемые «белые ночи» (в районе г. Петрозаводска это период с 26 мая по 17 июля). Затем темное время суток постепенно и значительно увеличивается, а продолжительность светового дня сокращается и к 22 декабря (день зимнего солнцестояния, самый короткий день в году) составляет от восхода солнца до его заката чуть более 5 часов. Растянutosть территории Карелии в широтном направлении обуславливает ее деление на две климатические зоны: северную и южную, которые соответствуют северной и средней подзонам тайги. Поскольку карельская береза является аборигенным представителем лесной дендрофлоры южной части Карелии, ниже приводится почвенно-климатическая характеристика только данной территории (61–62° с. ш. 34° в. д.).

Основным фактором среды, лимитирующим рост растений в Карелии, является не-

достаток тепла. Вегетационный период здесь длится около 75–105 суток [Атлас..., 1989]. Средняя температура июля соответствует +16,4...+16,9 °С, число дней с температурой 10 °С и выше составляет 112–114 (табл.). Значительной является суточная амплитуда колебаний температуры, которая наблюдается только в зимний период и может достигать 25–30 °С [Назарова, 2008, 2017]. В южной части республики холодный период с температурой воздуха ниже нуля продолжается в среднем 140–150 суток. Однако благодаря влиянию Атлантического океана среднегодовая температура воздуха в южной части Карелии в среднем на 10 °С выше, чем в более континентальных районах, расположенных на той же географической широте, как, например, в Якутии.

Для территории Карелии характерен сильно расчлененный рельеф и наличие большого количества рек, озер и болот. Особенностью территории является также почти повсеместная бедность почв питательными веществами, прежде всего азотом. Наиболее широко здесь распространены подзолистые почвы и болотные, а также занимающие промежуточное положение по уровню увлажнения болотно-подзолистые [Федорец и др., 2008; Почва..., 2009; Лукина и др., 2019].

По сравнению с Карелией Республика Беларусь находится значительно южнее (56°10'–51°16' с. ш. 23°11'–32°47' в. д.), в центре Восточной Европы, и характеризуется умеренно континентальным климатом (табл.) [Клімат..., 2004]. Его основные черты определяются относительной близостью к Атлантическому океану и равнинным рельефом, который не препятствует перемещению воздушных масс в различных направлениях, обуславливая неустойчивость погоды на территории страны в целом. Зимой западные ветры приносят относительно теплый воздух высокой влажности. Арктические воздушные массы поступают в течение года (суммарно около 40–70 суток): зимой и летом они вызывают похолодание, весной – поздние заморозки, а осенью – ранние. На юго-востоке изредка наблюдается влияние тропического воздуха. По характеру распределения тепла и влажности на территории Беларуси выделяются три климатические области: северная область – умеренно теплая и влажная, центральная – теплая, умеренно влажная, южная – теплая, неустойчиво влажная. Средняя годовая температура воздуха здесь варьирует от +7,4 °С на юго-западе до +4,4 °С на северо-востоке (табл.). Общая продолжительность периода с температурой воздуха выше +5 °С составляет 180–208 суток, а суммы темпера-

Климатические особенности южной (Республика Беларусь) и северной (Республика Карелия, Россия) частей ареала, на территории которых сохранились природные популяции карельской березы

Climatic features of the southern (Republic of Belarus) and northern (Republic of Karelia, Russia) parts of the range, on the territory of which natural populations of Karelian birch have survived

Характеристика климата Climate characteristics	Ареал карельской березы Range of Karelian birch	
	южная часть southern part	северная часть northern part
Тип климата Climate type	умеренно континентальный moderate continental	переходный от морского к континентальному transitional from marine to continental
Продолжительность солнечного сияния (часов за год) Sunshine duration (hours per year)	1730–1950	1650–1750
Годовое количество осадков, мм Annual precipitation, mm	600–700	550–750
Безморозный период (дней) Frost-free period (days)	150–180	120–130
Температура воздуха, °С Air temperature, °C		
средняя годовая average annual	+4,4...+7,4	+2,8...+3,3
средняя в январе average in January	– 4... – 8	– 8,8... – 10,2
средняя в июле average in July	+17...+19	+16,4...+16,9
Число суток с температурой воздуха > +5 °С Number of days with temperature air > +5 °C	180–208	159–165
Число суток с температурой воздуха > +10 °С Number of days with temperature air > +10 °C	–	112–114
Средняя многолетняя сумма активных температур воздуха > +5 °С Average long-term sum of active air temperatures > +5 °C	2500–2900 °C	1700–1800 °C
Средняя многолетняя сумма активных температур воздуха > +10 °С Average long-term sum of active air temperatures > +10 °C	2100–2500 °C	1250–1350 °C

Примечание. Тире означает отсутствие данных.

Note. Dash means no data.

тур выше +10 °С увеличиваются с севера на юг с 2100° до 2500°, что почти в два раза выше по сравнению с Карелией. Холодный зимний период начинается во второй половине ноября и продолжается 105–145 дней, что почти на месяц меньше, чем в Карелии.

На территории Беларуси распространены дерновые, дерново-карбонатные, дерново-подзолистые и дерново-подзолистые заболоченные почвы [Клебанович, Василюк, 2003; Клебанович, 2006]. Леса располагаются преимущественно на песчаных равнинах и заболоченных низинах. Карельская береза встречается здесь почти повсеместно, но распределена неравномерно. Ее основные ресурсы сосредоточены в центральной части страны, а на юге и юго-востоке она встречается редко [Побирушко, 1992; Сидор и др., 2016].

Способы и методы оценки перспектив интродукции

Сравнительная оценка почвенно-климатических условий исходного района и пункта интродукции

Прохождение растениями полного цикла развития свидетельствует об их успешной интродукции, а сезонный ритм ростовых процессов отражает характер их реакции на действие факторов внешней среды, среди которых особое место принадлежит температуре. Очевидно, по этой причине для оценки условий интродукции растений долгое время применялся метод «климатических аналогов», предложенный в начале XX века немецким лесоводом Г. Майром [Mayr, 1906], согласно которому успеш-

ный перенос растений возможен в условия, по климатическим характеристикам сходные с условиями региона их естественного произрастания. Позднее опыт интродукции древесных растений показал необходимость поиска не только климатических, но и экологических аналогов [Некрасов, 1980; Царев и др., 2001; Урусов и др., 2010; Урусов, Варченко, 2015; Егоров, 2019; Ёзиев, Кудратов, 2020 и др.]. Подтверждением этому, например, является факт, что к 80-м годам зона интродукции карельской березы отодвинулась в отдельных направлениях на 3 тысячи километров и более от границы ее ареала и находится, таким образом, в существенно разных природно-климатических условиях – от лесотундры и северной тайги до лесостепи и степи. При этом в нее входят не только близкие по климату территории (например, Московская и Воронежская области), но и значительно более холодные (Мурманская область) или более жаркие (Самаркандская область, Узбекистан) [Ветчинникова, Титов, 2021]. Тем не менее анализ результатов интродукции показывает, что даже в разных природно-климатических условиях карельская береза сохраняет близкие по ритмам ростовые процессы и фенологическое развитие, присущие ей в естественных местообитаниях. Хотя сроки прохождения отдельных фенофаз могут сдвигаться на более ранние (в южных широтах) или более поздние (в северных широтах). В целом эти данные говорят о достаточно высоких адаптационных возможностях карельской березы и, соответственно, о ее высоком интродукционном потенциале.

Отметим, что определенное влияние на рост растений при интродукции могут также оказывать почвенные условия. Тем не менее многие специалисты [Соколов, 1950; Martinsson, 1995; Emanuelsson, 1999; Багаев, 2016; Ветчинникова, Титов, 2020в и др.] отмечают, что именно невысокая требовательность карельской березы к почвенным условиям (за исключением высокого уровня грунтовых вод, понижающих доступ кислорода к корневой системе) позволяет ей успешно расти, давая хороший прирост и высококачественную древесину в достаточно широком диапазоне почвенных условий.

Подбор исходного материала

На этапе, предшествующем интродукции, особое значение имеет правильный выбор исходного растительного материала. Накопленный опыт показывает, что при использовании семян от свободного опыления, взятых со случайно выбранных деревьев, количество осо-

бей с узорчатой древесиной может составлять в потомстве всего 2–3 %, редко достигая 25 % или чуть выше. Для сохранения в семенном потомстве всех признаков и свойств карельской березы, включая прежде всего узорчатую текстуру в древесине, необходимо предварительно проводить контролируемое опыление, а в качестве родителей использовать деревья, обладающие хорошо выраженными косвенными признаками «узорчатости» [Любавская, 1966, 1978; Ермаков, 1975, 1986; Щурова, 2011; Ветчинникова и др., 2013]. При этом результаты интродукции, проведенной в Московской области, показали, что проявление в семенном потомстве признаков и свойств, характерных для карельской березы, зависит как от материнского, так и от отцовского растения [Любавская, 1970]. Например, если для скрещивания используются родительские деревья, имеющие между собой внешнее сходство по форме роста и типу поверхности ствола, то наследование признаков происходит, как правило, по материнской линии, и напротив, при скрещивании разнотипных по этим признакам деревьев среди потомков преобладают растения с признаками, характерными для отцовских деревьев.

Отметим, что определенное влияние на скорость роста интродуцентов карельской березы оказывает географическое происхождение семян. Например, в условиях Свердловской области у сеянцев белорусского происхождения в зимний период было зафиксировано повреждение низкой температурой верхушечных побегов, а растения из Карелии опережали в прохождении осенних фенофаз растения из Латвии [Махнев, 1982].

Увеличению количества «узорчатых» деревьев может способствовать также сортировка семенного потомства по высоте [Любавская, 1978], поскольку у карельской березы отставание в росте, наблюдаемое в первые годы развития растений, является одним из косвенных показателей начала формирования узорчатой текстуры в ее древесине. Таким образом, нельзя ограничиваться только отбором наиболее крупных сеянцев и/или саженцев, как это принято в практике лесного хозяйства, иначе даже в случае использования семян от контролируемого опыления количество деревьев с узорчатой древесиной составит в потомстве не более 40–60 %, как это наблюдалось в Карелии [Ермаков, 1986] или при интродукции в Московской области [Погиба, Казанцева, 2006; Коновалов и др., 2016].

Однако наиболее полно признаки карельской березы сохраняются при вегетативном размножении, полученном, например, путем

прививки, но из-за низкой приживаемости прививаемых компонентов у карельской березы она не получила широкого применения [Ветчинникова, 2005; Лаур, 2011]. Еще менее подходящим оказался метод зеленого черенкования [Савельев, 1992; Шапкин, Казанцева, 1996; Погиба, Казанцева, 2006 и др.]. К настоящему времени лучшие результаты достигнуты при выращивании посадочного материала с использованием клонального микроразмножения [Жигунов, 2013]. Отметим также и то, что при размножении в культуре *in vitro* вегетативное потомство карельской березы сохраняет способность к формированию узорчатой текстуры в древесине при условии, если оно получено за счет активизации развития уже имеющихся в растениях меристем в пазушных (аксиллярных) почках стебля, минуя процесс каллусообразования [Ruynänen, Ruynänen, 1986; Байбурина, 1998; Ветчинникова и др., 2013; Зеленина, Машкина, 2013]. При этом благодаря обеззараживанию практически исключается риск распространения каких-либо заболеваний или патогенных возбудителей при переносе растений, полученных *in vitro*, в новые условия.

Поскольку древесина карельской березы обладает особой ценностью, то естественное стремление получать ее в промышленных масштабах предполагает создание искусственных плантаций. В этом случае необходимо учитывать их целевое назначение. В частности, при организации лесосеменных плантаций (или насаждений) переход на клонное размножение с целью сохранения генофонда карельской березы может привести к сужению ее генетического разнообразия, что, однако, можно преду-

предить, если в качестве посадочного материала будет отобрано не менее 10, а лучше 30–50 и более разных клонов. В случае создания лесосырьевых плантаций вполне допустимо использование ограниченного числа клонов, даже одного наиболее продуктивного. В настоящее время важнейшим источником исходного материала карельской березы могут служить особо охраняемые природные территории, созданные с участием карельской березы [Особо охраняемые..., 2017], а также природные популяции, сохранившиеся в нашей стране (на территории Карелии) [Ветчинникова, Титов, 2018а, б] и в Беларуси [Сидор и др., 2016], и живые коллекции [например, Коллекция...].

Использование косвенных признаков карельской березы

При интродукции карельской березы, как и при ее выявлении в природе и в искусственных насаждениях, особую роль играет визуальная диагностика признаков, косвенно указывающих на формирование узорчатой текстуры в древесине. Первые визуально заметные признаки начала формирования «узорчатости» у растений могут наблюдаться в возрасте 2–3 лет в виде утолщений или «валиков» в основании боковых побегов (рис. 1, А), тогда как у других видов березы они отсутствуют. После снятия коры в этих местах на поверхности древесины карельской березы хорошо просматривается рельефная или ямчатая структура (рис. 1, Б, В). С возрастом указанные изменения усиливаются, и поверхность ствола становится мелкобугорчатой (многочисленные небольшие

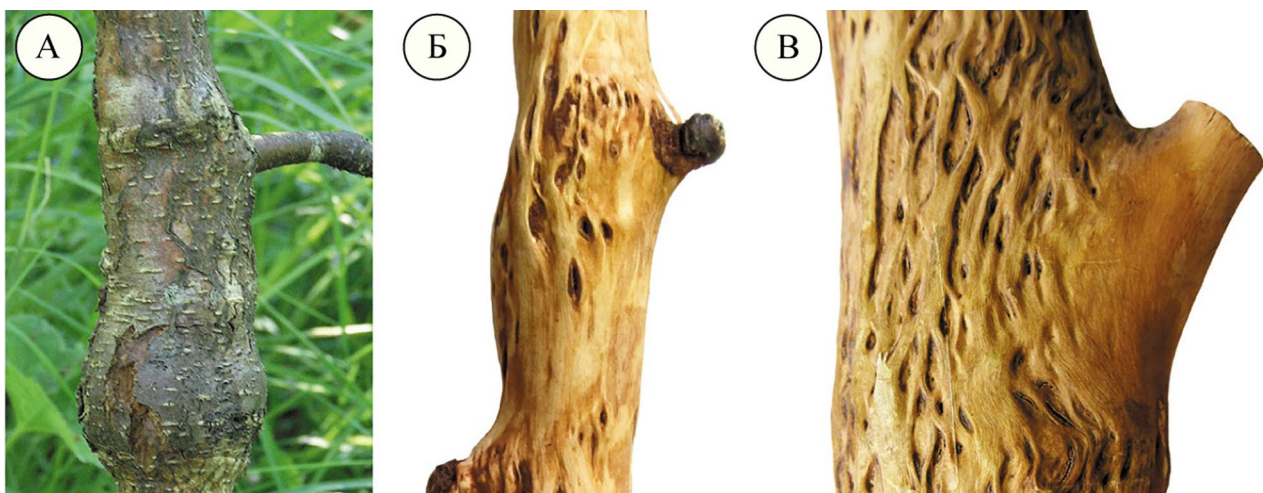


Рис. 1. Внешний вид утолщений в основании бокового побега карельской березы (А) и поверхность древесины ствола под снятой корой растения в возрасте двух (Б) и пяти (В) лет

Fig. 1. Outward appearance of swellings at lateral shoot base in curly birch (A), their debarked wood surface in plants aged: 2 years (B), 5 years (C)

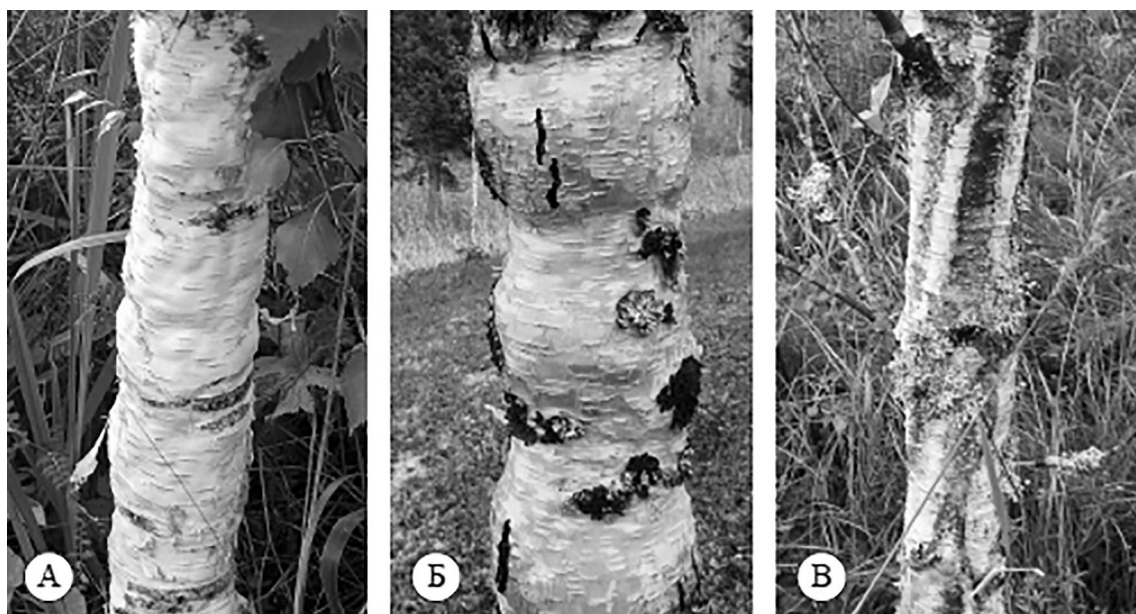


Рис. 2. Типы поверхности ствола карельской березы: мелкобугорчатый (А), шаровидноутолщенный (Б) и ребристый (В)

Fig. 2. Trunk shapes in curly birch: with small protuberances (A), with necks and muffs (Б), with stripes (B)

выпуклости относительно плотно и равномерно располагаются вдоль поверхности ствола), шаровидноутолщенной (единичные крупные утолщения сменяются относительно ровными участками по длине ствола) или ребристой (неровности проявляются в виде тяжей, вытянутых вдоль ствола) (рис. 2) [Saarnio, 1976, 1980; Евдокимов, 1989; Kosonen et al., 2004; Ветчинникова и др., 2013; Ветчинникова, Титов, 2019, 2021].

По типу поверхности ствола можно ориентировочно судить об особенностях проявления узорчатого рисунка в древесине и степени его насыщенности. Например, шаровидноутолщенный тип обычно говорит о наличии крупноузорчатого рисунка преимущественно в древесине утолщений и относительно слабом его проявлении или полном отсутствии на ровных участках ствола; ребристый – о слабой волнистости текстуры в древесине, которая в дальнейшем может усилиться. Наиболее насыщенная узорчатая текстура в древесине, как правило, формируется у деревьев карельской березы с мелкобугорчатым типом поверхности ствола.

В 70-е годы был предложен способ, который позволяет напрямую определять наличие в стволе узорчатой древесины и плотность его рисунка [Евдокимов, 1978; Ермаков, 1979]. Он предусматривает вырез участка коры на стволе (в местах утолщений) в виде небольшого прямоугольника (например, размером 2×4 см) или Г-образного надреза в коре. Если под снятой корой открываются рельефные углубления

в виде вытянутых вдоль ствола ямок, о которых говорилось выше (рис. 1, В), то чем их больше, тем, как правило, выше насыщенность узорчатого рисунка в древесине. Пользоваться этим способом наиболее удобно в период активного транспорта ассимилятов (в условиях Карелии это июнь, июль), когда кора отделяется от древесины без особых усилий. Других надежных способов (включая физиолого-биохимические или молекулярно-генетические) прижизненной диагностики узорчатой текстуры и определения степени насыщенности рисунка в древесине карельской березы пока нет.

Использование дополнительных критериев

1) Растения-спутники (сопутствующие виды). Дополнительным косвенным критерием при интродукции может служить сопоставление видового состава лесобразующих пород и сопутствующих их видов на территории, где сложился ареал карельской березы, и в пункте интродукции. Например, в Республике Карелия и в Беларуси, как известно, широко распространены сосновые леса (более 60 % лесной площади). Насаждения с преобладанием ели занимают примерно 25 и 10 % соответственно, березы – около 10 и 20 %, осины – 0,7 и 3,5 %, ольхи серой *Alnus incana* (L.) Willd. – 0,2 и 0,5 % и ольхи черной *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. – 0,1 и 9,7 %. В Беларуси помимо хвойных и мелколиственных пород с севера на юг увеличивается доля ши-

роколиственных пород, таких как дуб (5,4%) [Бурак и др., 2007]. Отметим, что у большинства видов в зоне бореальных и смешанных лесов почвенное питание осуществляется преимущественно за счет эктотрофной микоризы и не является видоспецифичным. Вероятно, по этой причине при интродукции карельской березы почвенные условия чаще всего не являются лимитирующими. От других лесных видов карельская береза отличается прежде всего отношением к световому фактору, предпочитая хорошо освещенные места. Поэтому при ее переносе в новые условия логично ожидать, что она будет хорошо расти там, где распространены светлохвойные леса, образованные, в частности, сосной обыкновенной *Pinus sylvestris* L. Высаживать карельскую березу на территориях с преобладанием темнохвойных лесов, образованных елью европейской *Picea abies* (L.) N. Karst., пихтой сибирской *Abies sibirica* Ledeb. или сосной сибирской кедровой *Pinus sibirica* Du Tour., очевидно, нецелесообразно. Хотя в Дании имеется опыт, когда вместе с карельской березой в качестве «промежуточных» деревьев выращивают широко известную «рождественскую» ель (или пихту Нордманна (*Abies nordmanniana* (Steven) Spach)), а в Финляндии для тех же целей используют преимущественно ель европейскую (иногда и другие виды ели), но с условием, что ее убирают в первое десятилетие после посадки, не допуская превышения определенной высоты.

Учитывая, что ареал карельской березы перекрывается с ареалами березы повислой *B. pendula* Roth и березы пушистой *B. pubescens* Ehrh., следует ожидать, что ее интродукция будет успешной в местообитаниях, где произрастают эти ее сородичи или другие виды из рода *Betula* L. По всей вероятности, они имеют сходные требования к местообитаниям, и если экологические условия не выходят за пределы нормы их реакции, то могут оказаться благоприятными и для карельской березы. Однако при совместном выращивании близкородственных видов отрицательным последствием становится их вероятное скрещивание между собой. В этом случае при перекрестном опылении карельской березы с другими видами березы в семенном потомстве количество особей с узорчатой древесиной резко уменьшается. Интересно, что в первые 10–15 лет карельская береза растет в насаждениях достаточно интенсивно и не уступает по высоте сопутствующим видам [Евдокимов, 1989]. Однако по мере формирования узорчатой древесины она снижает темпы роста и в результате смыкания крон, например, соседних быстрорастущих

деревьев березы повислой, постепенно переходит в подчиненный ярус [Любавская, 1978; Ветчинникова и др., 2013; Ветчинникова, Титов, 2020в]. В дальнейшем карельская береза не выдерживает конкуренцию с другими, более быстрорастущими деревьями, начинает уступать им в развитии и, как правило, оказывается в угнетенном состоянии и даже отмирает.

Наконец, отметим, что имеется опыт создания смешанных насаждений карельской березы и с другими сопутствующими растениями. При этом предпочтение отдается тем видам, которые не могут конкурировать с ней по высоте, например, лещине обыкновенной *Corylus avellana* L. или малине обыкновенной *Rubus idaeus* L. Однако создание смешанных культур карельской березы с быстрорастущими породами (дуб красный *Quercus rubra* L., сосна обыкновенная) в условиях Житомирской области (Украина) не принесло ожидаемого результата [Литвак, Евдокимов, 1977].

2) «Дистанционный метод». В 70-е годы в СССР были разработаны основные принципы лесосеменного районирования для важнейших лесообразующих пород [Лесосеменное..., 1982], которые наряду с другими задачами предусматривали использование семян за пределами ареала конкретных видов. Они базировались на результатах исследований географических культур (семенных потомств географически отдаленных популяций). За основную единицу лесосеменного районирования был принят лесосеменной район, т. е. определенная территория со сравнительно сходными экологическими условиями и сходным составом лесообразующих пород и сопутствующих видов. Лесосеменное районирование было разработано отдельно для каждого из числа основных видов хвойных растений, произрастающих на территории бывшего СССР, а также для дуба черешчатого *Quercus robur* L. и бука европейского *Fagus sylvatica* L. в виде специально подготовленных картосхем (с указанием границ районов и подрайонов) и сопровождающих их таблиц. К сожалению, работы подобного рода ни тогда, ни в дальнейшем не проводились не только в отношении карельской березы, но и по березе как лесообразующей породе в целом.

Необходимо сказать, что интродукция растений во многом схожа с районированием сортов сельскохозяйственных культур, которое уже более полувека активно осуществляется в нашей стране, хотя между ними есть и существенные различия. Из опыта районирования следует, что многие сорта можно с успехом выращивать в районах, достаточно удаленных

от места их создания. В случае с интродукцией новый географический пункт также может находиться далеко от границы ареала. И если пунктов интродукции у конкретного вида существует уже достаточно много, то путем их «усреднения» можно определить ту дистанцию (расстояние), которая может оказаться приемлемой для переноса интересующего нас объекта в новые условия. Отсюда следует, что среднее расстояние (дистанцию, D_{cp}) от ближайшей границы ареала до предполагаемого пункта интродукции можно рассчитать следующим образом:

$$D_{cp} = \frac{D_1 + D_2 + D_3 + \dots + D_n}{n};$$

где D_1, D_2, D_3 и т. д. – расстояние между существующими пунктами интродукции и ближайшими к ним точками на границе ареала.

Разумеется, подобный метод оценки перспектив интродукции является очень условным и может использоваться только в качестве дополнительного. Однако учитывая, что для оценки перспектив интродукции прямые методы, по сути, отсутствуют и приходится опираться только на косвенные, результат оценки окажется более надежным (хотя и вероятностным), если используется максимально широкий набор критериев и косвенных показателей.

Роль агротехнических мероприятий

Помимо уже перечисленных выше существуют и другие причины того, что при интродукции в искусственно созданных насаждениях карельской березы количество деревьев, обладающих узорчатой текстурой в древесине, остается ниже желаемого. Среди них можно выделить такие, как размер саженцев, высокая плотность их размещения при посадке и отсутствие регулярных уходов.

Показано, что наиболее высокой приживаемостью характеризуются растения, имеющие высоту от 0,5 до 1,5 м, а меньший по размерам посадочный материал проявляет низкую устойчивость по отношению к травянистой растительности. Посадку лучше проводить в весенний период. Саженцы с закрытой корневой системой можно высаживать в течение всего вегетационного сезона, но более предпочтительным считается весенний период.

На формирование узорчатой текстуры в древесине существенное влияние оказывает густота посадки деревьев: при высокой плотности «узорчатость» в древесине деревьев формируется слабо или вообще отсутствует даже при использовании высококачественного

посадочного материала. Опыт показывает, что при использовании сеянцев от контролируемого опыления густота посадки может составлять от 1600 до 2000 шт./га при расстоянии между растениями 2,5 и 2,2 м соответственно. Клонированный материал следует высаживать более редко – от 400 до 800 шт./га, что примерно соответствует плотности зрелого древостоя. Разные по генотипу клоны (от 10 и более), как правило, высаживаются в ряду поочередно.

Показана экономическая эффективность создания смешанной посадки карельской березы путем чередования клонов, выращенных *in vitro* (400 шт./га), и сеянцев, полученных в результате контролируемого опыления (1200 шт./га) [Hagqvist, Mikkola, 2008]. В этом случае расстояние между клонами, высаженными через ряд, составляет 5 м, а между гибридами – 2,5 м. При такой схеме посадки растения семенного происхождения будут сдерживать рост боковых ветвей у растений, полученных вегетативно, снижая в дальнейшем трудозатраты на их обрезку.

Для нормального развития растений в течение по меньшей мере первых семи лет необходимо проводить своевременные и регулярные агротехнические и лесоводственные уходы, включающие скашивание травянистой растительности, обрезку сучьев в нижней части кроны, удаление поросли и семенного потомства быстрорастущих пород, которые случайно оказались рядом и сформировали жизнеспособный подрост.

Следует также помнить, что на ранних этапах развития искусственные насаждения карельской березы могут стать кормовой базой для мышевидных грызунов, зайцев и лосей. Для их защиты от мышевидных грызунов применяют специальные ограждения в виде пластиковых труб различного сечения [Фогилев, 1986], а также обработку растений специальными химическими составами [Teusan, 1983; Ermala, 2009, устное сообщение]. Для защиты от зайцев обычно используются ограждения из проволоки, а от лосей – ограждения с подачей тока слабого напряжения.

Заключение

Карельская береза является уникальным и высокоценным биологическим объектом, природные популяции которого сохранились к настоящему времени только на территории России (Республика Карелия) и в Беларуси. Тем не менее имеющийся опыт интродукции карельской березы показывает ее способность успешно расти в широком диапазоне природ-

но-климатических условий – от северной тайги до лесостепи, которые существенно отличаются от мест ее естественного произрастания. Однако, несмотря на это, при планировании работ по переносу карельской березы за пределы ареала очень важно предварительно осуществлять оценку природно-климатических условий предполагаемого пункта интродукции. Наиболее оптимальными для нее, по всей вероятности, являются условия, характерные для бореальных и смешанных лесов. Дополнительными критериями при этом могут служить: а) оценка состава лесообразующих пород и сопутствующих им видов в предполагаемом пункте интродукции с учетом того, что карельская береза, в отличие от некоторых других древесных пород, предпочитает хорошо освещенные местообитания; б) «дистанционный метод», который дает представление об условно допустимом расстоянии от границы ее ареала (или места происхождения исходного растительного материала) до той географической точки, которая намечена в качестве нового пункта интродукции.

Вполне очевидно, что наиболее полно признаки и свойства карельской березы, как и у других растений, сохраняются в вегетативном потомстве, полученном, например, в результате клонального микроразмножения *in vitro*. Однако в этом случае для сохранения генетического разнообразия количество разных клонов должно быть не меньше 10, а лучше 30–50. Использование при интродукции семенного материала также вполне допустимо, но только полученного в результате контролируемого опыления с участием деревьев (отцовских и материнских), имеющих явно выраженные косвенные признаки карельской березы. Кроме того, при создании искусственных насаждений карельской березы следует обращать внимание на географическое происхождение растительного материала и на густоту посадки, так как при высокой плотности «узорчатость» в древесине формируется слабо, а может и не проявиться вообще. Результат интродукции карельской березы зависит также и от проведения своевременных и регулярных агротехнических мероприятий и лесоводственных уходов.

В целом можно заключить: несмотря на то, что карельская береза обладает высокой экологической пластичностью и, соответственно, высоким интродукционным потенциалом, при оценке перспектив ее переноса в новые районы (за пределы ареала) следует учитывать и использовать максимальный набор косвенных критериев и показателей, которые в совокупности позволят не только определить веро-

ятный результат интродукции, но и повысить ее эффективность. Неиспользование такого подхода является одной из главных причин недостаточно высокой эффективности интродукции этого уникального представителя лесной дендрофлоры.

В организационном плане важно и другое. Учитывая резкое сокращение численности карельской березы в нашей стране и угрозу ее полного исчезновения необходимо скоординировать все работы по ее интродукции в рамках единой государственной целевой программы. Ее появление могло бы стать хорошей основой не только для сохранения генофонда этого уникального биологического объекта, но и его расширенного воспроизводства, в том числе с помощью интродукции.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН, Институт биологии КарНЦ РАН, Отдел комплексных научных исследований КарНЦ РАН).

Литература

- Атлас Карельской АССР. М.: ГУГК, 1989. С. 14–15.
- Багаев С. С. Создание лесных плантаций и культур березы в зоне деятельности Центрально-Европейской ЛОС ВНИИЛМ // Инновации и технологии в лесном хозяйстве: Тезисы докл. V междунар. науч.-практич. конф. (СПб., 31 мая – 2 июня 2016 г.). СПб.: СПбНИИЛХ, 2016. С. 29.
- Байбурина Р. К. Микроразмножение взрослых гибридов березы карельской в культуре тканей // Растительные ресурсы. 1998. Т. 34, № 2. С. 9–22.
- Бурак Ф. Ф., Усс Е. А., Луферов О. М. Динамика лесной растительности Республики Беларусь в разрезе основных лесообразующих пород // Актуальные проблемы лесного комплекса. 2007. № 17. С. 36–38.
- Ветчинникова Л. В. Карельская береза и другие редкие представители рода *Betula L.* / Ред. А. Ф. Титов. М.: Наука, 2005. 269 с.
- Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Карельская береза в заказниках Республики Карелия: история, современное состояние и проблемы // Бот. журн. 2018а. Т. 103, № 2. С. 256–265. doi: 10.1134/S0006813618020096
- Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Роль особо охраняемых природных территорий в сохранении генофонда карельской березы // Труды КарНЦ РАН. 2018б. № 10. С. 3–10. doi: 10.17076/eco912
- Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Карельская береза – уникальный биологический объект // Успехи современной биологии. 2019. Т. 139, № 5. С. 412–433. doi: 10.1134/S0042132419050107
- Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Современное состояние ресурсов *Betula pendula var. carelica* (Betu-

- laseae*) // Растительные ресурсы. 2020а. Т. 56, № 1. С. 16–33. doi: 10.31857/S0033994620010082
- Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. О границах ареала карельской березы // Изв. вузов. Лесн. журн. 2020б. № 6. С. 9–21.
- Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Особенности структуры популяций карельской березы // Успехи современной биологии. 2020в. № 6. С. 601–615. doi: 10.31857/S0042132420050087
- Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Карельская береза: важнейшие результаты и перспективы исследований. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2021. 243 с.
- Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф., Кузнецова Т. Ю. Карельская береза: биологические особенности, динамика ресурсов и воспроизводство. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 312 с.
- Дроздов И. И. Интродукция ценного лесообразователя // Лесной вестник. 1998. № 3. С. 99–103.
- Егоров А. А. Применение современных методов эколого-географического анализа в интродукции растений // Леса России: политика, промышленность, наука, образование: Матер. IV науч.-техн. конф. СПб.: СПбПУ, 2019. С. 395–397.
- Евдокимов А. П. Биология и культура карельской березы. Л.: ЛГУ, 1989. 228 с.
- Евдокимов А. П. Эколого-биологические свойства и обоснование методов выращивания карельской березы: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1978. 20 с.
- Ермаков В. И. Итоги исследований по внутривидовой и межвидовой гибридизации березы карельской // Вопросы лесоведения и лесоводства в Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1975. С. 178–194.
- Ермаков В. И. Закономерности наследования узорчатой текстуры древесины в гибридном потомстве березы карельской // Селекция и лесное семеноводство в Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1979. С. 4–20.
- Ермаков В. И. Механизмы адаптации березы к условиям Севера. Л.: Наука, 1986. 144 с.
- Ёзиев Л. Х., Кудратов Г. Д. Методика оценки результатов интродукции древесных растений (на примере Южного Узбекистана) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2020. Т. 19, № 1. С. 218–222. doi: 10.14258/pbssm.2020043
- Жигунов А. В. Применение биотехнологий в лесном хозяйстве России // Изв. вузов. Лесн. журн. 2013. № 2. С. 27–35.
- Зеленина Е. А., Машкина О. С. Цитогенетическая характеристика коллекции клонов карельской березы (*Betula pendula* Roth var. *carelica* Merkl.) в длительной культуре *in vitro* // Фактори експериментальної еволюції організмів. 2013. Т. 12. С. 232–235.
- Клебанович Н. В. География кислотности пахотных почв Беларуси // Вестник БГУ. Сер. 2. Химия. Биология. География. 2006. № 1. С. 92–97.
- Клебанович Н. В., Василюк Г. В. Известкование почв Беларуси. Минск: БГУ, 2003. 322 с.
- Клімат // Карелия: энциклопедия; в 3 т. / Гл. ред. А. Ф. Титов. Т. 2: К–П. Петрозаводск: ПетроПресс, 2009. С. 62–63.
- Клімат // Беларуская энцыклапедыя. Т. 18, ч. 2: Беларусь. Мн.: Беларуская энцыклапедыя, 2004. С. 43.
- Коновалов В. В., Махрова Т. Г., Романовский М. Г. Ивантеевские культуры карельской березы // Вестн. МГУЛ. Лесной вестник. 2016. № 1. С. 129–139.
- Коллекция *in vitro* клонов редких растений семейства Betulaceae. URL: <http://www.ckp-rf.ru/usu/465691> (дата обращения: 12.01.2021).
- Коропачинский И. Ю., Встовская Т. Н., Томошевич М. А. Очередные задачи интродукции древесных растений в Азиатской России // Сиб. экол. журнал. 2011. № 2. С. 147–170.
- Лагин П. И., Калуцкий К. К., Калуцкая О. Н. Интродукция лесных пород. М.: Лесн. пром-ть, 1979. 224 с.
- Лаур Н. В. Единый генетико-селекционный комплекс: учебное пособие. Петрозаводск: ПетрГУ, 2011. 130 с.
- Лесосеменное районирование основных лесообразующих пород в СССР. М.: Лесн. пром-ть, 1982. 368 с.
- Литвак П. В., Евдокимов А. П. Опыт культур карельской березы в условиях Украинского Полесья // Изв. вузов. Лесн. журн. 1977. № 5. С. 149–151.
- Лукина Н. В., Орлова М. А., Бахмет О. Н., Тихонова Е. В., Тебенькова Д. Н., Казакова А. И., Крышень А. М., Горнов А. В., Смирнов В. Э., Шашков М. П., Ершов В. В., Князева С. В. Влияние растительности на характеристики лесных почв Республики Карелия // Почвоведение. 2019. № 7. С. 827–842. doi: 10.1134/S0032180X19050071
- Любавская А. Я. Селекция и разведение карельской березы. М.: Лесн. пром-ть, 1966. 124 с.
- Любавская А. Я. Итоги интродукции карельской березы в Московской области // Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск: Карелия, 1970. С. 301–310.
- Любавская А. Я. Карельская береза. М.: Лесн. пром-ть, 1978. 158 с.
- Махнев А. К. Интродукция карельской березы на Среднем Урале // Интродукция и акклиматизация декоративных растений. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982. С. 30–35.
- Назарова Л. Е. Многолетние изменения температуры воздуха в Карелии // География и природные ресурсы. 2008. № 3. С. 75–79.
- Назарова Л. Е. Атмосферные осадки в Карелии // Труды КарНЦ РАН. 2015. № 9. С. 114–120. doi: 10.17076/lim56
- Назарова Л. Е. Изменчивость климата водосбора Онежского озера // VI Семеновские чтения: наследие П. П. Семенова-Тянь-Шанского и современная наука: Матер. междунар. науч. конф. 2017. С. 90–91.
- Некрасов В. И. Актуальные вопросы развития теории акклиматизации растений. М.: Наука, 1980. 102 с.
- Особо охраняемые природные территории Республики Карелия / Сост. В. А. Ягодкина. Петрозаводск, 2017. 432 с.
- Побирушко В. Ф. Распространение и изменчивость березы карельской в Беларуси // Ботаника. Минск: Навука і тэхніка, 1992. Вып. 31. С. 31–39.
- Погиба С. П., Казанцева Е. В. Онтогенез карельской березы в культурах Московской области // Вестн. МГУЛ. Лесной вестник. 2006. № 5(47). С. 75–81.

Почва // Карелия: энциклопедия; в 3 т. / Гл. ред. А. Ф. Титов. Т. 2: К–П. Петрозаводск: ПетроПресс, 2009. С. 415.

Савельев О. А. Автовегетативное размножение ценных форм карельской березы: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. СПб., 1992. 19 с.

Сидор А. И., Ковалевич А. И., Луферова Н. С. и др. Карелка: Что имеем... // Лесное и охотничье хозяйство. 2016. № 11. С. 18–23.

Соколов Н. О. Карельская береза. Петрозаводск: Гос. изд-во Карело-Финской ССР, 1950. 116 с.

Урусов В. М., Варченко Л. И. К оптимальным микроклиматам и их растительным маркерам в Приморье // Вестник КрасГАУ. 2015. № 6. С. 35–40.

Урусов В. М., Майоров И. С., Чипизубова М. Н. Оценка сходства климата как основа успеха интродукции // Вестник ТГЭУ. 2010. № 1. С. 108–121.

Федорец Н. Г., Бахмет О. Н., Солодовников А. Н., Морозов А. К. Почвы Карелии: геохимический атлас. М.: Наука, 2008. 47 с.

Фогилев А. В. Защитные пластмассовые трубки для семян // Лесное хозяйство за рубежом: Экспресс-информация, ЦБНТИ Гослесхоза СССР. 1986. Вып. 18. С. 4–6.

Царев А. П., Погиба С. П., Тренин В. В. Селекция и репродукция лесных древесных пород: Учебник. М.: Логос, 2001. 520 с.

Шапкин О. П., Казанцева Е. В. Вегетативное размножение форм карельской березы с декоративной текстурой древесины // Строение, свойства и качество древесины – 96: Тез. докл. междунар. симпозиума. М.: МГУЛ, 1996. С. 36.

Щурова М. Л. Состояние насаждений карельской березы в Республике Карелия // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факто-

ров среды: Матер. междунар. конф. (Петрозаводск, 20–24 июня 2011). Петрозаводск, 2011. С. 306–309.

Emanuelsson J. The natural distribution and variation of curly birch (*Betula pendula* Roth var. *carelica* (Merkl.) Sok.): Examensarbete i ämnet skogsskötsel. Umeå, Institutionen för skogsskötsel sveriges lantbruksuniversitet, 1999. 54 p.

Filatov N., Baklagin V., Efremova T., Nazarova L., Palshin N. Climate change impacts on the watersheds of lakes Onego and Ladoga from remote sensing and in situ data // Inland Waters. 2019. Vol. 9, no. 2. P. 130–141. doi: 10.1080/20442041.2018.1533355

Hagqvist R., Mikkola A. Visakoivun kasvatus ja käyttö. Metsäkustannus Oy, 2008. 168 s.

Kosonen M., Leikola M., Hagqvist R., Mikkola A., Väilitalo H. Visakoivu Curly Birch. Metsälehti Kustannus, 2004. 208 p.

Mayr H. Fremdländische wald- und parkbäume für Europa. Berlin, 1906. 622 p.

Martinsson O. Odling av masurbjörk – en outvecklade nisch för svenskt skogsbruk // Fakta Skog. 1995. No. 11. 4 s.

Ryynänen L., Ryynänen M. Propagation of adult curly birch succeeds with tissue culture // Silva Fenn. 1986. Vol. 20, no. 2. P. 139–147.

Saarnio R. Viljeltyjen visakoivikoiden laatu ja kehitys Etelä-Suomessa // Folia Forestalia. 1976. No. 263. P. 3–28.

Saarnio R. Visakoivu – vuoden puu // Dendrologian seuran tiedotuksia. 1980. Vol. 11, no. 1. S. 4–14.

Teusan A. Auf der Suche nach fichtengerechten Verbißschutzverfahren mit chemischen Mitteln // Forstpflanz.-Forstsam. 1983. Vol. 23, no. 3. P. 53–55.

Поступила в редакцию 20.01.2021

References

Atlas Karel'skoi ASSR [Atlas of the Karelian ASSR]. Moscow: GUGK, 1989. P. 14–15.

Bagaev S. S. Sozdanie lesnykh plantatsii i kul'tur berezy v zone deyatel'nosti Tsentral'no-Evropeiskoi LOS VNIILM [Creation of forest plantations and birch culture in the area of the activity of the Central-European forest experiment station of the Russian Research Institute for Silviculture and Mechanization of Forestry]. *Innovatsii i tekhnol. v lesnom khozyaistve: Tezisy dokl. V mezhdunar. nauch.-praktich. konf. (SPb., 31 maya – 2 iyunya 2016 g.)* [Innovations and technologies in the forest management: Abs. V int. sci.-pract. conf. (St. Petersburg, May 31 – June 2, 2016)]. St. Petersburg: SPbNIIKKh, 2016. P. 29.

Baiburina R. K. Mikroklonal'noe razmnozhenie vzroslykh gibridov berezy karel'skoi v kul'ture tkanei [Microclonal propagation of adult hybrids of the curly birch in tissue culture]. *Rastitel'nye resursy* [Plant Resources]. 1998. Vol. 34, no. 2. P. 9–22.

Burak F. F., Uss E. A., Luferov O. M. Dinamika lesnoi rastitel'nosti Respubliki Belarus' v razreze osnovnykh lesoobrazuyushchikh porod [Dynamics of forest vegetation in the Republic of Belarus in the context of the main forest-forming species]. *Aktual'nye probl. lesnogo*

kompleksa [Topical Iss. of the Timber Complex]. 2007. No. 17. P. 36–38.

Drozdov I. I. Introduktsiya tsennogo lesoobrazovatelya [Introduction of a valuable forest-forming species]. *Lesnoi vestnik* [Forestry Bull.]. 1998. No. 3. P. 99–103.

Egorov A. A. Primenenie sovremennykh metodov ekologo-geograficheskogo analiza v introduktsii rastenii [Application of modern methods of ecological-geographical analysis in plant introduction]. *Lesnaya Rossiya: politika, promyshlennost', nauka, obrazovanie: Mater. IV nauch.-tekhn. konf.* [Forests of Russia: politics, industry, science, and education: Proceed. IV sci. tech. conf.]. St. Petersburg: SPbPU, 2019. P. 395–397.

Ermakov V. I. Itogi issledovaniya po vnutrividovoi i mezhdovidovoi gibridizatsii berezy karel'skoi [Results of the research on intraspecific and interspecific hybridization of the Karelian birch]. *Voprosy lesovedeniya i lesovodstva v Karelii* [Issues of forestry and forestry in Karelia]. Petrozavodsk: Karel'sk. fil. AN SSSR, 1975. P. 178–194.

Ermakov V. I. Mekhanizmy adaptatsii berezy k usloviyam Severa [Mechanisms of birch adaptation to the conditions of the North]. Leningrad: Nauka, 1986. 144 p.

Ermakov V. I. Zakonomernosti nasledovaniya uzorchatoi tekstury drevesiny v gibridnom potomstve berezy

karel'skoi [Patterns of veined wood inheritance in hybrid offspring of the Karelian birch]. *Selektsiya i lesnoe semenovodstvo v Karelii* [Selection and forest seed production in Karelia]. Petrozavodsk: Karel'sk. fil. AN SSSR, 1979. P. 4–20.

Evdokimov A. P. Biologiya i kul'tura karel'skoi berezy [Biology and culture of the Karelian birch]. Leningrad: LGU, 1989. 228 p.

Evdokimov A. P. Ekologo-biologicheskie svoistva i obosnovanie metodov vyrashchivaniya karel'skoi berezy [Ecological and biological properties and substantiation of methods for growing the curly birch]: Summary of PhD (Cand. of Agr.) thesis. Leningrad, 1978. 20 p.

Ezhev L. Kh., Kudratov G. D. Metodika otsenki rezul'tatov introduktsii drevesnykh rastenii (na primere Yuzhnogo Uzbekistana) [Methodology for assessment of the results of woody plants introduction (on the example of Southern Uzbekistan)]. *Probl. botaniki Yuzhnoi Sibiri i Mongolii* [Probl. of botany of Southern Siberia and Mongolia]. 2020. Vol. 19, no. 1. P. 218–222. doi: 10.14258/pbssm.2020043

Fedorets N. G., Bakhmet O. N., Solodovnikov A. N., Morozov A. K. Pochvy Karelii: geokhimicheskii atlas [Soils in Karelia: a geochemical atlas]. Moscow: Nauka, 2008. 47 p.

Fogilev A. V. Zashchitnye plastmassovye trubki dlya seyantsev [Protective plastic tubes for seedlings]. *Lesnoe khozyaistvo za rubezhom: Ekspres-informatsiya, TsBNTI Gosleskhoza SSSR* [Forestry abroad: Express information, Central Bank Sci. and Tech. Information Center of the USSR State Forestry Administration]. 1986. Iss. 18. P. 4–6.

Klebanovich N. V. Geografiya kislotnosti pakhotnykh pochv Belarusi [Geography of arable soils acidity in Belarus]. *Vestnik BGU. Ser. 2. Khim. Biol. Geografiya* [BSU Bull. Ser. 2. Chem. Biol. Geography]. 2006. No. 1. P. 92–97.

Klebanovich N. V., Vasilyuk G. V. Izvestkovanie pochv Belarusi [Liming of soils in Belarus]. Minsk: BGU, 2003. 322 p.

Klimat [Climate]. *Kareliya: entsiklopediya; v 3 t.* [Karelia: Encyclopedia; in 3 vol.]. Ed. A. F. Titov. Vol. 2: K–P. Petrozavodsk: PetroPress, 2009. P. 62–63.

Klimat [Climate]. *Belaruskaya entsyklopedyya* [Belarusian encyclopedia]. Vol. 18, pt. 2: Belarus'. Minsk: Belaruskaya entsyklopedyya, 2004. P. 43. (In Belarusian)

Kollektsiya in vitro klonov redkikh rastenii semeistva Betulaceae [In vitro collection of rare plants clones of the *Betulaceae* family]. URL: <http://www.ckp-rf.ru/usu/465691> (accessed: 12.01.2021).

Konovalov V. V., Makhrova T. G., Romanovskii M. G. Ivanteevskie kul'tury karel'skoi berezy [Ivanteevsky cultures of the Karelian birch]. *Vestn. MGUL. Lesnoi vestnik* [Forestry Bull.]. 2016. No. 1. P. 129–139.

Koropachinskii I. Yu., Vstovskaya T. N., Tomoshevich M. A. Ocherednye zadachi introduktsii drevesnykh rastenii v Aziatskoi Rossii [Immediate problems in the introduction of woody plants in the Asian part of Russia]. *Sib. ekol. zhurn.* [Contemporary Probl. Ecol.]. 2011. No. 2. P. 147–170.

Lapin P. I., Kalutskii K. K., Kalutskaya O. N. Introduktsiya lesnykh porod [Introduction of forest species]. Moscow: Lesn. prom-t', 1979. 224 p.

Laur N. V. Edinyi genetiko-selektsionnyi kompleks: uchebnoe posobie [Unified genetic and breeding complex: a textbook]. Petrozavodsk: PetrGU, 2011. 130 p.

Lesosemennoe raionirovanie osnovnykh lesobrazuyushchikh porod v SSSR [Forest seed zoning of the main forest-forming species in the USSR]. Moscow: Lesn. prom-t', 1982. 368 p.

Litvak P. V., Evdokimov A. P. Opyt kul'tur karel'skoi berezy v usloviyakh Ukrainskogo Poles'ya [Experience of the curly birch crops in the conditions of the Ukrainian Polesye]. *Izv. vuzov. Lesn. zhurn.* [Russ. Forestry J.]. 1977. No. 5. P. 149–151.

Lukina N. V., Orlova M. A., Bakhmet O. N., Tikhonova E. V., Teben'kova D. N., Kazakova A. I., Kryshen' A. M., Gornov A. V., Smirnov V. E., Shashkov M. P., Ershov V. V., Knyazeva S. V. Vliyaniye rastitel'nosti na kharakteristiki lesnykh pochv Respubliki Kareliya [The influence of vegetation on the forest soil properties in the Republic of Karelia]. *Pochvovedenie* [Soil Sci.]. 2019. No. 7. P. 827–842. doi: 10.1134/S0032180X19050071

Lyubavskaya A. Ya. Itogi introduktsii karel'skoi berezy v Moskovskoi oblasti [Results of the Karelian birch introduction in the Moscow Region]. *Lesnaya genetika, selektsiya i semenovodstvo* [Forest genetics, selection, and seed production]. Petrozavodsk: Kareliya, 1970. P. 301–310.

Lyubavskaya A. Ya. Karel'skaya bereza [Karelian birch]. Moscow: Lesn. prom-t', 1978. 158 p.

Lyubavskaya A. Ya. Selektsiya i razvedenie karel'skoi berezy [Selection and breeding of the Karelian birch]. Moscow: Lesn. prom-t', 1966. 124 p.

Makhnev A. K. Introduktsiya karel'skoi berezy na Srednem Urale [Introduction of the Karelian birch in the Middle Urals]. *Introduktsiya i akklimatizatsiya dekorativnykh rastenii* [Introduction and acclimatization of ornamental plants]. Sverdlovsk: UNTs AN SSSR, 1982. P. 30–35.

Nazarova L. E. Atmosfernye osadki v Karelii [Precipitation in Karelia]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2015. No. 9. P. 114–120. doi: 10.17076/lim56

Nazarova L. E. Izmenchivost' klimata vodosbora Oнежskogo ozera [Climate variability of the Lake Onega catchment]. *VI Semenovskie chteniya: nasledie P. P. Semanova-Tyan-Shanskogo i sovr. nauka: Mat. mezhdunar. nauch. konf.* [VI Semyonov readings: the heritage of P. P. Semenov-Tyan-Shansky and modern science: Proceed. int. sci. conf.]. 2017. P. 90–91.

Nazarova L. E. Mnogoletnie izmeneniya temperatury vozdukh v Karelii [Long-term changes in air temperature in Karelia]. *Geografiya i prirodnye resursy* [Geography and Nat. Resources]. 2008. No. 3. P. 75–79.

Nekrasov V. I. Aktual'nye voprosy razvitiya teorii akklimatizatsii rastenii [Topical issues of the development of the plant acclimatization theory]. Moscow: Nauka, 1980. 102 p.

Osobo okhranyaemye prirodnye territorii Respubliki Kareliya [Specially protected natural areas of the Republic of Karelia]. Ed. V. A. Yagodkina. Petrozavodsk, 2017. 432 p.

Pobirushko V. F. Rasprostraneniye i izmenchivost' berezy karel'skoi v Belarusi [Distribution and variability

ty of the Karelian birch in Belarus]. *Botanika* [Botany]. Minsk: Navuka i tekhnika, 1992. Iss. 31. P. 31–39.

Pochva [Soil]. *Kareliya: entsiklopediya*; v 3 t. [Karelia: the encyclopedia; in 3 vol.]. Ed. A. F. Titov. Vol. 2: K–P. Petrozavodsk: PetroPress, 2009. P. 415.

Pogiba S. P., Kazantseva E. V. Ontogenez karel'skoi berezy v kul'turakh Moskovskoi oblasti [Ontogeny of the Karelian birch in the cultures of the Moscow Region]. *Vestn. MGUL. Lesnoi vestnik* [Forestry Bull.]. 2006. No. 5(47). P. 75–81.

Savel'ev O. A. Avtovegetativnoe razmnzhenie tsenykh form karel'skoi berezy [Autovegetative reproduction of valuable forms of the Karelian birch]: Summary of PhD (Cand. of Agr.) thesis. St. Petersburg, 1992. 19 p.

Shapkin O. P., Kazantseva E. V. Vegetativnoe razmnzhenie form karel'skoi berezy s dekorativnoi teksturoi drevesiny [Vegetative propagation of the Karelian birch forms with decorative wood texture]. *Stroenie, svoistva i kachestvo drevesiny – 96: Tez. dokl. mezhdunar. simp.* [Structure, properties, and quality of wood – 96: Proceed. int. symp.]. Moscow: MGUL, 1996. P. 36.

Shchurova M. L. Sostoyanie nasazhdenii karel'skoi berezy v Respublike Kareliya [State of the Karelian birch plantations in the Republic of Karelia]. *Strukturnye i funktsional'nye otkloneniya ot normal'nogo rosta i razvitiya rastenii pod vozdeistviem faktorov sredy: Mat. mezhdunar. konf. (Petrozavodsk, 20–24 iyunya 2011)* [Structural and functional deviations from the normal growth and development of plants under the influence of environmental factors: Proceed. int. conf. (Petrozavodsk, June 20–24, 2011)]. Petrozavodsk, 2011. P. 306–309.

Sidor A. I., Kovalevich A. I., Luferova N. S. et al. Karelka: Chto imeem... [Karelka: What we have...]. *Lesnoe i okhotnich'e khozyaistvo* [Forestry and Hunting]. 2016. No. 11. P. 18–23.

Sokolov N. O. Karel'skaya bereza [Karelian birch]. Petrozavodsk: Gos. izd-vo Karelo-Finskoi SSR, 1950. 116 p.

Tsarev A. P., Pogiba S. P., Trenin V. V. Seleksiya i reproduksiya lesnykh drevesnykh porod: Uchebnik [Selection and reproduction of forest tree species: A textbook]. Moscow: Logos, 2001. 520 p.

Urusov V. M., Maiorov I. S., Chipizubova M. N. Otsenka skhodstva klimata kak osnova uspekha introduktsii [Assessment of climate similarity as the basis for successful introduction]. *Vestnik TGEU* [Proceed. PSEU]. 2010. No. 1. P. 108–121.

Urusov V. M., Varchenko L. I. K optimal'nym mikro-klimatam i ikh rastitel'nym markeram v Primor'e [To optimal microclimates and their plant markers in Primorye]. *Vestnik KrasGAU* [Bull. KrasSAU]. 2015. No. 6. P. 35–40.

Vetchinnikova L. V. Karel'skaya bereza i drugie redkie predstaviteli roda *Betula* L. [Karelian birch and other rare representatives of the genus *Betula* L.]. Ed. A. F. Titov. Moscow: Nauka, 2005. 269 p.

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Karel'skaya bereza – unikal'nyi biologicheskii ob'ekt [Karelian birch, a unique biological object]. *Uspekhi sovr. biol.* [Advances in Current Biol.]. 2019. Vol. 139, no. 5. P. 412–433. doi: 10.1134/S0042132419050107

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Karel'skaya bereza: vazhneishie rezul'taty i perspektivy issledovaniya [Curly birch: major research results and prospects for future research]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2021. 243 p.

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Karel'skaya bereza v zakaznikakh Respubliki Kareliya: istoriya, sovremennoe sostoyanie i problemy [Karelian birch in sanctuaries in the Republic of Karelia: history, current state, and problems]. *Bot. zhurn.* [Bot. J.]. 2018a. Vol. 103, no. 2. P. 256–265. doi: 10.1134/S0006813618020096

Vetchinnikova L. V., Titov A. F., Kuznetsova T. Yu. Karel'skaya bereza: biologicheskie osobennosti, dinamika resursov i vosproizvodstvo [Curly birch: biological characteristics, resource dynamics, and reproduction]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2013. 312 p.

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. O granitsakh areala karel'skoi berezy [On the boundaries of the Karelian birch range]. *Izv. vuzov. Lesn. zhurn.* [Russ. Forestry J.]. 2020b. No. 6. P. 9–21.

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Osobennosti struktury populyatsii karel'skoi berezy [Specific characteristics of curly birch population structure]. *Uspekhi sovr. biol.* [Advances in Current Biol.]. 2020b. No. 6. P. 601–615. doi: 10.31857/S0042132420050087

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Rol' osobo okhranyaemykh prirodnykh territorii v sokhraneniya genofonda karel'skoi berezy [The role of protected areas in the conservation of the curly birch gene pool]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2018b. No. 10. P. 3–10. doi: 10.17076/eco912

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Sovremennoe sostoyanie resursov *Betula pendula* var. *carelica* (Betulaceae) [Current status of *Betula pendula* var. *carelica* (Betulaceae) resources]. *Rastitel'nye resursy* [Plant Resources]. 2020a. Vol. 56, no. 1. P. 16–33. doi: 10.31857/S0033994620010082

Zelenina E. A., Mashkina O. S. Tsitogeneticheskaya kharakteristika kolleksii klonov karel'skoi berezy (*Betula pendula* Roth var. *carelica* Merkl.) v dlitel'noi kul'ture *in vitro* [Cytogenetic characteristics of the collection of clones of the Karelian birch (*Betula pendula* Roth var. *carelica* Merkl.) in long-term *in vitro* culture]. *Faktori eksperimental'noi evolyutsii organizmiv* [Factors of experimental evolution of organisms]. 2013. Vol. 12. P. 232–235.

Zhigunov A. V. Primenenie biotekhnologii v lesnom khozyaistve Rossii [Application of biotechnology in forestry in Russia]. *Izv. vuzov. Lesn. zhurn.* [Russ. Forestry J.]. 2013. No. 2. P. 27–35.

Emanuelsson J. The natural distribution and variation of curly birch (*Betula pendula* Roth var. *carelica* (Merkl.) Sok.): Degree project in the subject forest management. Umeå, Institutionen för skogsskötsel sveriges lantbruksuniversitet, 1999. 54 p.

Filatov N., Baklagin V., Efremova T., Nazarova L., Palshin N. Climate change impacts on the watersheds of lakes Onego and Ladoga from remote sensing and in situ data. *Inland Waters*. 2019. Vol. 9, no. 2. P. 130–141. doi: 10.1080/20442041.2018.1533355

Hagqvist R., Mikkola A. Visakoivun kasvatus ja käyttö [Cultivation and use of the curly birch]. Metsäkustannus Oy, 2008. 168 p. (In Finnish)

Kosonen M., Leikola M., Hagqvist R., Mikkola A., Väilitalo H. Visakoivu Curly Birch. Metsälehti Kustannus, 2004. 208 p. (In Finnish)

Mayr H. Fremdländische wald- und parkbäume für Europa [Foreign forest and park trees for Europe]. Berlin, 1906. 622 p. (In German)

Martinsson O. Odling av masurbjörk – en outvecklad nisch för svenskt skogsbruk [Cultivation of the curly birch – an undeveloped niche for Swedish forestry]. *Fakta Skog*. 1995. No. 11. 4 p. (In Swedish)

Ryynänen L., Ryynänen M. Propagation of adult curly birch succeeds with tissue culture. *Silva Fenn*. 1986. Vol. 20, no. 2. P. 139–147.

Saarnio R. Viljeltyjen visakoivikoiden laatu ja kehitys Etelä-Suomessa [Quality and development of the culti-

vated birch stands in southern Finland]. *Folia Forestalia*. 1976. No. 263. P. 3–28. (In Finnish)

Saarnio R. Visakoivu – vuoden puu [Curly birch – the tree of the year]. *Dendrologian seuran tiedotuksia*. 1980. Vol. 11, no. 1. P. 4–14. (In Finnish)

Teusan A. Auf der Suche nach fichtengerechten Verbißschutzverfahren mit chemischen Mitteln [In search of methods of protection against bites using chemical agents that are harmless to spruce]. *Forstpflanz.-Forstsam*. 1983. Vol. 23, no. 3. P. 53–55. (In German)

Received January 20, 2021

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ветчинникова Лидия Васильевна

главный научный сотрудник лаб. лесных биотехнологий, д. б. н.
Институт леса КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: vetchin@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

Титов Александр Федорович

главный научный сотрудник, чл.-корр. РАН, д. б. н., проф.
Отдел комплексных научных исследований КарНЦ РАН
руководитель лаб. экологической физиологии растений
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: titov@krc.karelia.ru

CONTRIBUTORS:

Vetchinnikova, Lidia

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: vetchin@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 768160

Titov, Alexander

Department for Multidisciplinary Scientific Research,
Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: titov@krc.karelia.ru

УДК 581.1

ЭКСТРАКТЫ МОРСКИХ ВОДОРОСЛЕЙ КАК БИОСТИМУЛЯТОРЫ РАСТЕНИЙ

Т. Г. Шibaева, Е. Г. Шеруди́ло, А. Ф. Ти́тов

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

В обзоре обобщены и систематизированы данные, накопленные в последние годы в результате научных исследований и коммерческих испытаний экстрактов морских водорослей (ЭМВ). Представлены результаты оценки ЭМВ как особого класса биостимуляторов и ключевые проблемы производства биостимуляторов на основе ЭМВ. Описан химический состав ЭМВ и спектр положительных эффектов, которые ЭМВ оказывают на растения. Среди них – ускорение прорастания семян и укоренения черенков, стимуляция роста побегов и корней, повышение эффективности поглощения минеральных элементов и урожайности растений. Приведены доказательства способности ЭМВ снижать стресс, вызванный у растений теми или иными абиотическими или биотическими факторами. Обсуждаются возможные физиолого-биохимические и молекулярно-генетические механизмы участия ЭМВ в этих процессах. Рассмотрены примеры влияния ЭМВ на ризосферу растений. Названы основные задачи, решение которых должно определить перспективы использования ЭМВ в сельском хозяйстве в ближайшие годы.

Ключевые слова: экстракты морских водорослей; биостимуляторы; регуляторы роста растений; абиотический и биотический стресс; ризосфера.

T. G. Shibaeva, E. G. Sherudilo, A. F. Titov. ALGAL EXTRACTS AS PLANT GROWTH BIOSTIMULANTS

The review summarizes and systematizes the data accumulated in recent years as a result of research and commercial trials of seaweed extracts (SEs). The results of the assessment of SEs as a special class of biostimulants and the key challenges of the manufacturing process of SEs biostimulants are presented. The chemical composition of SEs and the range of their positive effects on plants, such as acceleration of seed germination and rooting of cuttings, stimulation of the growth of shoots and roots, of nutrient uptake efficiency and yield are described. Evidence is given for the ability of SEs to alleviate plant stress caused by various abiotic or biotic factors. Possible mechanisms involved at the metabolic and genetic levels are discussed. Examples of the influence of SEs on the plant rhizosphere are considered. The priority tasks to be addressed to determine the prospects for SE use in agriculture in the coming years are stated.

Keywords: seaweed extracts; biostimulants; plant growth regulators; abiotic and biotic stress; rhizosphere.

Введение

Появление за последние полвека высокоэффективных минеральных удобрений стало важнейшим фактором значительного роста урожайности большинства сельскохозяйственных культур. Благодаря этому удалось обеспечить резко возросший запрос на продукты питания, вызванный быстрым увеличением численности населения после Второй мировой войны. Однако, поскольку потребности в питании населения (которое, по расчетам, превысит на планете к 2050 году 9 миллиардов человек) экспоненциально растут одновременно со значительным сокращением пахотных земель и деградацией почв, сельское хозяйство испытывает серьезные проблемы [Boukhari et al., 2020]. Согласно отчету ООН, только в Европе ежегодно теряется 970 миллионов тонн плодородных почв, а во всем мире – примерно 24 миллиарда тонн из-за эрозии и методов, не отвечающих современным требованиям ведения сельского хозяйства. Помимо этого ситуация осложняется возрастающими проблемами, связанными с засухой и засолением возделываемых земель [Shrivastava, Kumar, 2015] и более частым возникновением стихийных бедствий, которые только в период с 2003 по 2013 год привели к потерям продукции растениеводства и животноводства, оцениваемым в 80 миллиардов долларов США [Boukhari et al., 2020]. Для того чтобы нивелировать указанные пагубные воздействия, требуется разработка новых агрорешений, направленных на создание функциональных и устойчивых систем ведения сельского хозяйства. Они предлагаются постоянно, расширяя набор способов и методов, повышающих эффективность сельскохозяйственного производства. К набору инноваций последних лет можно, в частности, отнести применение экстрактов морских водорослей (ЭМВ), представляющих собой новый класс агроресурсов, который вызывает особый интерес и у производителей сельскохозяйственной продукции, и у ученых. Многочисленные исследования выявили широкий спектр положительных эффектов, которые оказывают ЭМВ на растения. Среди них ускорение прорастания семян и укоренения черенков, повышение урожайности и устойчивости к различным стрессам, увеличение сроков хранения скоропортящихся плодов после сбора урожая [Khan et al., 2009; Panda et al., 2012; Michalack et al., 2017; Boukhari et al., 2020]. Неудивительно, что в настоящее время ЭМВ все шире используются в качестве биостимуляторов растений.

Источниками экстрактов являются макроскопические многоклеточные морские водо-

росли, которые населяют прибрежные районы Мирового океана, где существуют подходящие субстраты. В настоящее время они насчитывают около 10 тысяч видов [Battacharyya et al., 2015], среди которых в зависимости от пигментации выделяют три группы: Phaeophyta (бурые), Rhodophyta (красные) и Chlorophyta (зеленые) [Khan et al., 2009]. Наиболее часто в сельском хозяйстве используются бурые водоросли родов *Ascophyllum*, *Fucus* и *Laminaria* [Du Jardin et al., 2015]

Химический состав ЭМВ сложен: это полисахариды, минералы, витамины, масла, жиры, кислоты, антиоксиданты, пигменты и гормоны [Khan et al., 2009; Craigie, 2011; Panda et al., 2012; Michalak, Chojnacka, 2016]. Это затрудняет изучение и понимание механизма их действия, требуя, помимо прочего, мультидисциплинарного подхода в силу множественных взаимодействий между разными биологически активными веществами в одном экстракте.

Исходя из вышесказанного, целью данного обзора является обобщение и систематизация результатов исследования ЭМВ как особого класса биостимуляторов, накопленных к настоящему времени, а также полученных за десятилетия их коммерциализации.

Биостимуляторы растений

В настоящее время при планировании развития растениеводства особое внимание уделяется минимизации его влияния на окружающую среду. В этом смысле увеличение эффективности химических удобрений и, соответственно, снижение объемов их применения считается одним из вариантов решения поставленной задачи. А одним из способов более быстрого достижения этой цели является использование вспомогательных веществ биологического происхождения – биостимуляторов [Chojnacka et al., 2015]. Биостимуляторы – это препараты, предназначенные для применения в растениеводстве с целью увеличения продуктивности культурных растений и улучшения качества урожая. Их физиологическая активность прежде всего проявляется в стимуляции ростовых процессов растений и уменьшении негативного действия стресс-факторов. Биостимуляторы могут также повышать активность «полезных» почвенных микроорганизмов и поглощение растениями питательных веществ из почвы. Биохимические аспекты применения биостимуляторов главным образом связаны с изменением гормонального статуса и метаболизма растений [Schmidt et al., 2003; Du Jardin, 2015]. Наука о биостимуляторах в настоя-

щее время быстро развивается, а они находят все более широкое применение. Прогнозируется, что мировой рынок биостимуляторов растений увеличится с 2019 к 2024 году на 10 % и достигнет 3,8 млрд долларов США, что продиктовано стремлением правительств большинства стран к сокращению растущего «углеродного следа» (выбросов парниковых газов) сельского хозяйства. Преимущества, обусловленные растительными биостимуляторами, включают повышенную устойчивость растений к различным стрессам, естественное усиление метаболизма и повышение качества урожая, более эффективное поглощение, транспорт и использование питательных веществ, улучшение плодородия почвы [Яхин и др., 2016; Жемчужин и др., 2019; Biostimulant..., 2021].

Коммерческие биостимуляторы содержат разнообразные вещества, включая питательные, поэтому указать стимулирующие свойства конкретных составляющих непросто. Тем не менее изучение отдельных компонентов позволило выявить их активность. В частности, были определены три основные группы биостимуляторов: кислотные (гуминовые и фульвокислоты, аминокислоты); ЭМВ и экстракты растений; микробиологические. В настоящее время биостимуляторы на основе морских водорослей занимают около 15 % объема мирового рынка биостимулирующих препаратов. Остальные 85 % составляют биостимуляторы на основе экстрактов растений, аминокислот, гуминовых кислот и фульвокислот [Biostimulant..., 2021]. Дополнительно увеличение спроса на ЭМВ стимулируется тенденцией к расширению применения тепличной гидропоники.

Краткая история использования морских водорослей в сельском хозяйстве

Фактически использование морских водорослей в качестве удобрений, мульчирующих веществ и эффективных добавок для компостирования началось очень давно. Так, еще во времена Древнего Рима проростки растений покрывали водорослями, чтобы стимулировать их рост. В прибрежных районах Европы фермеры добавляли водоросли в почву или использовали их в качестве компоста. На фоне относительно невысоких значений содержания питательных веществ: N – 0,3–0,5 %, P – 0,05–0,15 %, K – 0,8–1,2 % результаты применения морских водорослей (повышение урожайности и устойчивости культур) были неожиданно высокими [Chojnacka et al., 2015]. Очевидно, что дополнительный положительный эффект от их использования был обусловлен содержанием

в водорослях различных регуляторов роста и фитогормонов.

Использование водорослей в качестве источника, богатого биологически активными веществами, также практиковалось очень давно [Craigie, 2011]. В XVII веке впервые сообщалось о производстве в промышленном масштабе препаратов на основе водорослей [Basak, 2008]. Первый коммерческий ЭМВ (в жидкой форме) для опрыскивания растений и внесения в почву был выпущен в 1950-х годах по патенту, полученному Милтоном [Milton, 1952].

Первая компания, использующая сырую биомассу водорослей, была создана в Норвегии в 1937 г. В 1942 г. она начала производство альгинатов, а 20 лет спустя приступила к производству ЭМВ, которое продолжается до сих пор [Chojnacka et al., 2015].

Несмотря на то что использование биологических соединений в сельскохозяйственном производстве известно давно [Khan et al., 2009; Craigie, 2011], контролируемое применение биостимулирующих веществ и их коммерческих продуктов ощутимо увеличилось только в 70-е годы прошлого столетия [Hamza, Suggars, 2001]. Но понадобилось еще 30 лет, чтобы привлечь к этому вопросу более широкое внимание. Так, первый Всемирный конгресс по использованию биостимуляторов в сельском хозяйстве состоялся в 2012 году в г. Страсбурге (Франция). В соответствии с программой конгресса основное внимание участников было сфокусировано на роли биологически активных веществ в питании растений (их влиянии на рост и развитие), а также их способности смягчать действие абиотических стрессов и механизмах их защитного действия на растения. Наряду с этим обсуждались и правовые вопросы применения биостимуляторов.

Производство биостимуляторов на основе ЭМВ

В процессе производства ЭМВ самой важной и сложной является фаза экстракции, поскольку в процессе экстракции необходимо обеспечить целостность максимума биологически активных молекул с предполагаемым биостимулирующим эффектом. Однако такой, казалось бы, логичный подход не всегда является оптимальным, так как при этом могут быть упущены такие аспекты, как целевая культура, целевой физиологический эффект и, что особенно важно, фенологические особенности разных видов водорослей, зависящие от сезонных колебаний. Принимая это во внимание, понятно, что для большинства производителей

процесс экстракции является ключевым, который может дать им конкурентное преимущество. Неудивительно, что разработанные методики, основанные обычно на мягкой экстракции (при низком давлении, низкой температуре), часто являются предметом профессиональной тайны производителей [Boukhari et al., 2020].

Классический подход к экстракции основан на измельчении исходного материала при низкой температуре или химическом экстрагировании, при котором используют горячие водные растворы с кислотами, щелочами или фенолами. В последние годы новые технологии экстракции, такие как экстракция с помощью ультразвука, экстракция с помощью ферментов, сверхкритическая жидкостная экстракция, микроволновая экстракция и жидкостная экстракция под давлением, дают преимущества в извлечении биологических соединений, не сказываясь на их активности [Michalak, Chojnacka, 2015]. При этом важно, что в зависимости от процесса экстракции выход биоактивных соединений значительно варьирует. Например, экстракт, полученный путем водного или кислотного гидролиза, богат фитогормонами [Shukla et al., 2019], хотя такая характеристика также может быть непостоянной. На промышленном уровне наиболее широко используемый процесс экстракции подразумевает нагревание биомассы водорослей гидроксидом калия или натрия в реакционных сосудах под давлением [Craigie, 2011]. Однако в ходе этого процесса могут быть утрачены соединения с биостимулирующим потенциалом [Sharma et al., 2014]. Кроме того, при экстракции щелочью полисахаридные цепи расщепляются на более мелкие олигомеры и могут образовываться новые соединения, изначально отсутствующие [Shukla et al., 2019]. Экстракция с помощью ультразвука позволяет сократить время извлечения из биомассы водорослей каррагинанов и альгинатов без изменения их химической структуры и молекулярно-массового распределения [Youssof et al., 2017]. Кроме того, этот способ экстракции позволяет дополнительно улучшить извлечение высокомолекулярных фенольных соединений [Kadam et al., 2015].

Нужно отметить, несмотря на то, что методы экстракции совершенствовались в течение десятилетий, в результате чего появились эффективные биостимулирующие продукты, уровень их варибельности все еще остается значительным, чтобы в полной мере отвечать требованиям промышленности. В этом отношении экстракция с помощью ферментов может оказаться одной из самых многообещающих технологий для достижения постоянства составов экстрактов,

поскольку ее можно легко нацелить на конкретные соединения в зависимости от характеристик биомассы водорослей. По сути, экстракция с помощью ферментов – это «зеленая технология», заключающаяся в применении ферментов, разрушающих клеточную стенку макроводорослей при оптимальных условиях pH и температуры, чтобы получить желаемые биологически активные соединения [Kadam et al., 2013]. Для этого используют широкий спектр ферментов, таких как пепсин, целлюлаза, вискозим, алкалаза и флаворзим [Alboofetileh et al., 2019; Praveen et al., 2019; Rodrigues et al., 2019]. В недавнем исследовании [Vasquez et al., 2019] показано, что применение целлюлазы к водорослям *Macrocystis pyrifera* (L.) C. Ag. и *Chondracanthus chamissoi* (C. Agardh) Kützing привело к выходу 76,6 и 36,1 % белка соответственно. Однако время экстракции составило более 12 ч. С другой стороны, сравнение нескольких методов экстракции фукоидана из *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis показало, что экстракция с помощью ультразвука дает меньший выход, чем обычная экстракция с использованием химикатов [Okolie et al., 2019].

В целом можно сказать, что в последнее время в процессе производства ЭМВ достигнуты значительные успехи, но проблема постоянства их химического состава все еще не решена. Методика экстракции должна разрабатываться скорее с учетом характеристик биомассы, способа применения, типа сельхозкультуры и желаемого физиологического эффекта (например, увеличение устойчивости к абиотическому стрессу, повышение плодородия почвы, улучшение качества урожая и т. д.), а не руководствоваться стремлением к тому, чтобы извлекать максимум биологически активных соединений, так как при этом могут происходить различные взаимодействия внутри смеси, приводящие как к синергетическим, так и к антагонистическим эффектам [Boukhari et al., 2020]. Наконец, для использования всей биомассы водорослей продумываются комплексные подходы к экстракции, в которых используются комбинированные методы.

Среди наиболее широко применяемых в мире ЭМВ находятся Acadian, Algifert, Goe-mar, Kelpak, Maxicrop, Seasol, Strimplex. В целом пять ведущих компаний, производящих биостимуляторы из водорослей, занимают 65 % всего рынка. Описание самых популярных коммерческих продуктов приведено в нескольких статьях [Khan et al., 2009; Sharma et al., 2014; Michalak, Chojnacka, 2016].

В России имеются большие запасы различных видов морских водорослей, добыча кото-

рых традиционно осуществляется на Дальнем Востоке (Японское море), на южных и малых Курильских островах, на Сахалине, в Приморье, на материковом побережье Охотского моря и в Белом море. Исследования ламинариевых и фукусовых водорослей Белого и Японского морей подтвердили общее сходство их химического состава с характерным для этих таксономических групп: полисахариды, витамины, жирные полиеновые кислоты, ауксины и гиббереллины, практически одни и те же первичные и вторичные метаболиты, богатый состав микро- и макроэлементов [Боголицын и др., 2012; Клочкова и др., 2019]. Это дает основание считать, что указанные водоросли являются хорошим ресурсом для производства ЭМВ со свойствами биостимуляторов растений. Разработка технологий комплексного использования морских водорослей ведется, однако заказчиками являются главным образом производители пищевых, фармацевтических и косметологических продуктов, в том числе содержащих биологически активные вещества. Для применения в сельском хозяйстве в России из бурых водорослей Белого моря производят удобрения, но не экстракты с биостимулирующими свойствами.

Химический состав ЭМВ

Коммерчески важные виды морских водорослей содержат широкий спектр органических соединений, включающий несколько распространенных аминокислот, в том числе аспарагиновую и глутаминовую кислоты, аланин. Альгиновая кислота, ламинаран и маннитол составляют почти половину общего содержания углеводов в препаратах из морских водорослей. Морские водоросли также содержат большой набор витаминов, которые могут использоваться растениями. В них присутствуют витамины С, В₁ (тиамин), В₂ (рибофлавин), В₃ (никотиновая кислота), В₁₂, D₃, Е, К, пантотеновая, фолиевая и фолиниевая кислоты. Витамин А отсутствует, однако встречаются его предшественники – каротин и фукоксантин [Panda et al., 2012]. Помимо вышеуказанных органических и неорганических соединений в морских водорослях присутствуют вещества с выраженными стимулирующими и антибиотическими свойствами.

Натуральные ЭМВ получают в результате обработки растительного сырья с помощью химических, физических или ферментативных процессов, поэтому состав конечного продукта часто включает широкий спектр биоактивных соединений, которые теоретически могут

вызывать множество положительных эффектов в процессе роста и развития растений [Boukhari et al., 2020]. Помимо минералов и полисахаридов ЭМВ могут также содержать, в зависимости от метода получения, фитогормоны, витамины, полифенолы, антимикробные агенты и некоторые другие соединения, имеющие агрономическое значение [Crouch et al., 1992; Crouch, van Staden, 1993a; Stirk et al., 2009; Chojnacka et al., 2012; Rasyid, 2017; Zerrifi et al., 2018].

Углеводы. Морские водоросли, особенно красные и бурые, являются источником необычных и сложных полисахаридов, отсутствующих в наземных растениях [Painter, 1983; Blunden, Gordon, 1986; Craigie, 1990; Chizhov et al., 1998; Duarte et al., 2001]. Список полисахаридов, присущих зеленым, красным и бурым водорослям, представлен в обзоре [Khan et al., 2009]. Например, бурые водоросли *A. nodosum*, *F. vesiculosus* и *Saccharina longicuris* (Bachelot Pylaie) Kuntze содержат такие полисахариды, как ламинаран, фукоидан и альгинат [Painter, 1983; Lane et al., 2006]. Ламинаран представляет собой (1,3)- β -D-глюкан с β -(1,6) боковыми цепями [Zvyagintseva et al., 1999]. Хотя точная структура фукоиданов полностью не установлена, фукоидан из *A. nodosum* состоит в основном из сульфатированной фукозы, связанной в α -(1,3) и α -(1,4) конфигурации [Marais, Joseleau, 2001]. Альгинат представляет собой блок-сополимерную структуру, состоящую из D-маннуриновой и L-гулуриновой кислот с β -(1,4)-гликозидными связями. Свойства альгинатов различаются в зависимости от положения каждого мономерного звена в цепи, средней молекулярной массы полимера и природы связанных с ним противоионов. Момеры могут чередоваться в некоторых участках альгината (гетерополимерные), или они могут встречаться в смежных группах с образованием гомополимерных участков с любым мономером в молекуле альгината [Painter, 1983; Rioux et al., 2007]. Из этих трех полисахаридов ламинаран и фукоидан проявляют наиболее широкий спектр биологической активности [Rioux et al., 2007]. Показано, что ламинаран стимулирует защитные реакции у растений и участвует в индукции генов, кодирующих различные белки, связанные с патогенезом, с антимикробными свойствами [Fritig et al., 1998; van Loon, van Strien, 1999].

Фитогормоны. Присутствие в коммерческих ЭМВ минеральных питательных элементов не может полностью объяснить вызываемые ими ростовые реакции [Blunden, 1991]. Положительные эффекты, наблюдаемые в различ-

ных ростовых биотестах, привели к предположению, что ЭМВ содержат органические росторегулирующие вещества [Williams et al., 1981; Tay et al., 1985; Mooney, van Staden, 1986]. Более того, широкий спектр ростовых реакций, индуцированных ЭМВ, подразумевает присутствие более чем одной группы ростостимулирующих веществ/гормонов [Tay et al., 1985; Crouch, van Staden, 1993a]. Действительно, в процессе исследований в ЭМВ были обнаружены различные фитогормоны и регуляторы роста растений, а именно ауксины, гиббереллины, цитокинины, абсцизовая кислота, этилен, бетаин и полиамины [Panda et al., 2012].

Ауксины. Присутствие ауксинов или соединений с ауксиноподобным действием отмечено во многих морских водорослях. Так, индолилуксусная кислота (ИУК) обнаружена в таких видах, как *Nereocystis* spp., *Ecklonia maxima* (Osbeck Papenfuss), *M. pyrifer*, *A. nodosum*, *Porphyra perforate* J. Agardh, *F. vesiculosus*, *Caulerpa paspaloides* (Bory) Greville, *Sargassum heterophyllum* C. Agardh, *Gracilaria corticata* (J. Agardh), *Enteromorpha flexuosa* (Wulfen) J. Agardh [Crouch, van Staden, 1993a; Panda et al., 2012; Omar et al., 2015]. Например, экстракт *A. nodosum* содержит до 50 мг ИУК на грамм сухого экстракта [Kingman, Moore, 1982]. Экстракт *E. maxima* проявил значительную способность стимулировать укоренение черенков [Crouch, van Staden, 1991]. При этом анализ экстракта методом газовой хроматографии/масс-спектрологии выявил в нем присутствие соединений индола, включая ИУК [Crouch et al., 1992]. Этим же методом ИУК была идентифицирована в свежеприготовленном препарате Maxicrop [Sanderson, Jameson, 1986]. В препарате Oligo-x также содержатся ИУК и цитокинины [Abbas, 2013].

В высших растениях ИУК существует в виде неактивных конъюгатов с карбоксильными группами, гликанами, аминокислотами и пептидами, которые при гликолизе переходят в свободную активную ИУК [Bartel, 1997], а в морских водорослях – в виде конъюгатов индола и аминокислот [Stirk et al., 2004].

Биологически активные ауксиноподобные соединения, отличные от ИУК, обнаружены в щелочных гидролизатах *A. nodosum*, *F. vesiculosus* и других морских водорослей [Buggeln, Craigie, 1971]. Фенилуксусная и гидроксифенилуксусная кислоты обнаружены в экстрактах *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar [Abe et al., 1972, 1974], а гидроксиацетил-индол – в экстракте *Prionitis lanceolata* (Harvey) [Bernart, Gerwick, 1990].

Гиббереллины. Присутствие в морских водорослях гиббереллиноподобных веществ

хорошо известно [Panda et al., 2012]. Гиббереллиновая кислота обнаружена в *Enteromorpha prolifera* (O. F. Müller) J. Agardh и *Ecklonia radiata* (C. Agardh) J. Agardh [Jennings, 1968], *G. corticata*, *E. flexuosa* [Omar et al., 2015]. Отмечено, однако, что терпеноид α -токоферол, присутствующий в морских водорослях, может имитировать гиббереллиновую активность [Jensen, 1969; Gopala, 1984]. Считается, что гиббереллиноподобные вещества могут легко разрушаться в процессе экстракции. Тем не менее гиббереллиновая активность была обнаружена в некоторых свежеприготовленных препаратах из морских водорослей.

Цитокинины. Самые распространенные фитогормоны, регистрируемые в ЭМВ. Обнаружены в живых морских водорослях [Hussain, Boney, 1969; Omar et al., 2015] и в их экстрактах [Brain et al., 1973; Sanderson, Jameson, 1986]. Цитокинины, присутствующие в ЭМВ, включают транс-зеатин, транс-зеатин рибозид и их производные [Stirk, van Staden, 1997]. Анализ методом жидкостной хроматографии/масс-спектрологии (ЖХ/МС) 31 вида морских водорослей, представляющих различные группы, показал, что зеатин и изопентенил конъюгаты цитокининов являются преобладающими цитокининами [Stirk et al., 2003]. ЭМВ также содержат такие ароматические цитокинины, как бензиламинопурины и тополин [Stirk et al., 2004].

Большинство реакций растений на внесение ЭМВ связывают непосредственно с содержанием в них цитокининов. ЭМВ с цитокининовой активностью при внесении в низких концентрациях даже в полевых условиях оказывают влияние на жизнедеятельность растений [Panda et al., 2012].

Абсцизовая кислота (АБК). Наличие водорастворимых ингибиторов роста, таких как АБК, было подтверждено в *Laminaria digitata* (Huds.) Lamououx, *A. nodosum* [Hussain, Boney, 1973], *Ulva lactuca* L. [Hartmann, Kester, 1983] и *Enteromorpha compressa* (Linnaeus) Nees [Niemann, Dorfing, 1980]. В некоторых коммерческих экстрактах *A. nodosum* АБК присутствует в высоких концентрациях. Водорастворимые ингибиторы роста, экстрагированные из *L. digitata* и *A. nodosum*, привели к подавлению роста гипокотилей салата (*Lactuca sativa* L.) [Hussain, Boney, 1973]. Одно из этих веществ было похоже с АБК, что выявлено с помощью тонкослойной и газожидкостной хроматографии. Присутствие АБК в водорослях отмечено и в других работах [Kingman, Moore, 1982; Tietz et al., 1989].

Этилен. Исследований по присутствию этилена в морских водорослях крайне мало. В концентрате, приготовленном из бурой водо-

росли *E. maxima*, обнаружен предшественник этилена 1-аминоциклопропан-1-карбоновая кислота. Уровень выделения этилена составил 9,29 нмоль/мл [Nelson, van Staden, 1985]. Тем не менее присутствие этилена в концентратах морских водорослей пока окончательно не доказано [Panda et al., 2012].

Бетаины. Это соединения, содержащиеся в ЭМВ, которые ведут себя как цитокинины. Бетаины были выделены из многих видов бурых водорослей, используемых в производстве экстрактов. Экстракты *A. nodosum* содержат различные бетаины и бетаиноподобные соединения, а разные виды ламинарии содержат ряд бетаинов, включая глицин бетаин [Blunden et al., 1986]. В растениях бетаины помимо прочих функций служат совместимыми осмолитами, уменьшающими осмотический стресс, вызванный засолением или засухой [Blunden, Gordon, 1986]. Предполагается, что именно они отвечают за повышение содержания хлорофилла в листьях растений после обработки ЭМВ [Blunden et al., 1997]. В частности, этот эффект может быть связан со снижением деградации хлорофилла [Whapham et al., 1993]. Ряд авторов связывают повышение урожайности различных культурных растений с увеличением содержания хлорофилла в их листьях, обусловленным бетаинами, присутствующими в морских водорослях [Genard et al., 1991; Whapham et al., 1993; Blunden et al., 1997]. Показано, что бетаины в низкой концентрации могут служить источником азота, а в высокой – играть роль осмолитов [Naidu et al., 1987]. Показано также, что бетаины играют определенную роль в формировании соматических зародышей из семядольных тканей и зрелых семян чая [Wachira, Ogada, 1995; Akula et al., 2000].

Стерины. Являются важной группой липидов. Обычно растительная клетка содержит смесь стеринов, таких как β -ситостерин, стигмастерин, 24-метилхлестерин и холестерин [Nabil, Cosson, 1996]. Бурые водоросли в основном содержат фукостерин и его производные, тогда как красные водоросли главным образом содержат холестерин и производные холестерина. Зеленые водоросли накапливают в основном эргостерин и 24-метилхлестерин [Ragan, Charman, 1978; Hamdy, Dawes, 1988; Govindan et al., 1993; Nabil, Cosson, 1996]. Детальный список стеринов, присутствующих в зеленых, красных и бурых водорослях, представлен в обзоре Хана с соавт. [Khan et al., 2009].

Полиамины. Группа соединений, которые действуют как регуляторы роста, но не относятся к фитогормонам. Это класс соединений,

в которых есть несколько аминогрупп, замещающих водород (обычно в алкильной цепи), например, путресцин, спермидин и спермин. Полиамины оказывают существенное влияние на стабильность различных конформационных состояний РНК и ДНК. Они также придают устойчивость клеточным мембранам. Некоторые полиамины были обнаружены в одноклеточных термоацидофильных красных водорослях *Cyanidium caldarium* (Tilden) Geitler [Hamana et al., 1990]. Присутствие полиаминов в продуктах морских водорослей может обеспечивать их влияние на рост растений. Однако полиамины пока не отмечены в составе коммерческих продуктов, полученных из морских водорослей.

Влияние ЭМВ на рост и урожайность растений

Рост корней и минеральное питание растений. Препараты из морских водорослей способствуют росту и развитию корней. Эффект стимуляции роста корней был хорошо выражен, когда ЭМВ применяли на ранней стадии роста кукурузы (*Zea mays* L.), и реакция была аналогична реакции на ауксин [Jeannin et al., 1991]. Применение ЭМВ снижало стресс от пересадки у проростков бархатцев (*Tagetes patula* L.), капусты (*Brassica oleracea* var. *capitata* L.) [Aldworth, van Staden, 1987] и томатов (*Solanum lycopersicum* L.) [Crouch, van Staden, 1992] за счет увеличения размера и эффективности работы корневой системы. Обработка ЭМВ вызывала увеличение соотношения корня/побеги и накопление биомассы у проростков томатов за счет усиления роста корней [Crouch, van Staden, 1992]. Точно так же растения пшеницы (*Triticum aestivum* L.), обработанные коммерческим экстрактом Келпак, показали увеличение соотношения сухой массы корней и побегов в результате более мощного роста корней [Nelson, van Staden, 1986]. Указанный эффект исчезал при озолении, и это позволило предположить, что активные компоненты экстракта были органическими по своей природе [Finnie, van Staden, 1985]. Стимуляция роста корней наблюдается при обработке ЭМВ корней или листьев [Biddington, Dearman, 1982; Finnie, van Staden, 1985]. При этом концентрация экстракта является критическим фактором его эффективности [Finnie, van Staden, 1985]. У растений томата экстракт ламинарии в высокой концентрации (при разбавлении водой 1:100) подавляет рост корней, но при более низкой концентрации (1:600) оказывал стимулирующий эффект. В целом биостимуляторы способны влиять

на развитие корней, улучшая формирование боковых корней [Atzmon, van Staden, 1994; Vernieri et al., 2005] и увеличивая общий объем корневой системы [Thompson, 2004; Slávik, 2005; Mancuso et al., 2006]. Предположительно, стимуляция роста и развития корней может быть вызвана действием ауксинов и некоторых других веществ в экстрактах [Crouch et al., 1992; Panda et al., 2012].

Хотя биостимуляторы могут содержать какое-то количество минеральных элементов, тем не менее они не способны обеспечить растение всеми питательными веществами в необходимом объеме [Schmidt et al., 2003]. Их главное преимущество заключается в улучшении усвоения минеральных веществ корнями и листьями. Со времени «зеленой» революции эффективность использования растениями питательных веществ резко снижается [Tilman et al., 2002]. Поэтому ее повышение с использованием новых технологий является одной из самых серьезных задач, стоящих перед сельским хозяйством. Проведено множество экспериментов по изучению влияния ЭМВ на усвоение питательных веществ растениями [Vernieri et al., 2005; Mancuso et al., 2006; Rathore et al., 2009; Jannin et al., 2013; Billard et al., 2014; Stamatiadis et al., 2015; Colla et al., 2017; Di Stasio et al., 2017; Basavaraja et al., 2018; Carrasco-Gil et al., 2018].

При исследовании влияния шести коммерческих экстрактов из *Laminaria* spp. и *A. nodosum* (в концентрации 0,5 мл/л в течение 48 часов) на кукурузу анализ листьев показал, что способность растений поглощать Ca, Mg, S, Fe, Cu, Mn, Mo, Zn и B значительно увеличилась по сравнению с контролем [Ertani et al., 2018]. Кроме того, применение экстракта *A. nodosum* в экспериментах с тремя клонами тополя (*Populus × hybrid*) привело к значительному увеличению содержания калия в листьях одного из них в тепличных условиях и содержания азота в стеблях двух других в полевых условиях [Fei et al., 2017]. В работе, посвященной оценке влияния экстракта *E. maxima* на рост и физиологию растений репы (*Brassica rapa* L.) в условиях дефицита минерального питания, сообщается об увеличении в листьях P и K на 31 и 21 % соответственно [Di Stasio et al., 2017]. Внесение экстракта *A. nodosum* в питательный раствор в гидропонной системе увеличивало содержание Mn, Cu и Mg в растениях рапса (*Brassica napus* L.) [Billard et al., 2014]. У растений томата применение экстрактов *E. maxima* и *A. nodosum* увеличило соответственно содержание Ca в плодах [Colla et al., 2017] и Mn, Cu и Zn в корнях и листьях [Carrasco-Gil

et al., 2018]. Экстракты *Kappaphycus alvarezii* (Doty) L. M. Liao и *Gracilaria edulis* (S. G. Gmelin) P. C. Silva в полевом эксперименте с кукурузой привели к увеличению содержания N, P и K в зерне и в солоmine [Basavaraja et al., 2018]. При опрыскивании листьев пшеницы экстрактом *A. nodosum* в зерне возрастало содержание K [Stamatiadis et al., 2015], а у сои (*Glycine max* (L.) Merrill) экстракт *K. alvarezii* вызвал увеличение содержания N, P, K и S в бобах [Rathore et al., 2009]. Использование рубидия в качестве индикатора для оценки поглощения калия растениями миндаля (*Prunus dulcis* (Mill.) D. A. Webb) при обработке различными видами биостимуляторов позволило выявить, что экстракт *A. nodosum*, обогащенный аминокислотами и сахарами, значительно увеличивал концентрацию рубидия в листьях растений, растущих на питательной среде с 5 мкг/г калия. Это позволяет предположить, что данный экстракт может участвовать в увеличении поглощения калия [Saa et al., 2015]. Также была проведена оценка эффективности двух экстрактов на основе *K. alvarezii* и *G. edulis* в улучшении продуктивности и качества риса (*Oryza sativa* L.), выращенного со 100%-й рекомендуемой дозой удобрений [Layek et al., 2018]. Результаты показали, что высокие концентрации (10 и 15 %) обоих экстрактов значительно увеличивают поглощение рисом N и P, но не K. Обработка растений винограда (*Vitis vinifera* L.) экстрактами из ламинариевых, фукусковых и ульвовых водорослей привела к увеличению поглощения NH_4^+ и K^+ частью корня на расстоянии от 0,8 до 1,7 мм от верхушки корня [Mugnai et al., 2008].

Более интенсивное поглощение питательных веществ растениями при обработке их ЭМВ можно, хотя бы частично, объяснить их влиянием на транскрипционную активность ряда генов, кодирующих переносчиков питательных веществ в корне [Boukhari et al., 2020]. Например, показано, что значительное улучшение поглощения N и S растениями рапса, обработанными экстрактом *A. nodosum*, было связано со сверхэкспрессией генов *BnNRT1.1*, *BnNRT2.1* и *BnSultr4.1*, *BnSultr4.2*, кодирующих белки-транспортёры в корнях, связанные с поглощением N и S соответственно [Jannin et al., 2013].

Таким образом, многочисленными исследованиями доказано, что ЭМВ способны не только стимулировать рост корней, но и повышать эффективность поглощения ими минеральных элементов.

Рост побегов и урожайность растений. В последние годы ЭМВ все шире используются в сельском хозяйстве для повышения уро-

жайности сельскохозяйственных культур. Эффект достигается за счет стимуляции процессов роста и развития растений, а также за счет улучшения качества конечной продукции. Как показывают опыты, эффект зависит от концентрации экстракта [Khan et al., 2009]. Так, например, экстракт *A. nodosum* оказывает влияние на рост корней *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. в малых концентрациях (0,1 г/л), тогда как для влияния на рост растений в высоту и количество листьев требуется гораздо более высокая концентрация (1 г/л) [Rayorath et al., 2008]. Имеются данные о стимуляции роста стебля и увеличении площади листьев у ивы (*Salix* spp.) в результате предпосадочной обработки коммерческим препаратом Kelpak на основе экстракта *E. maxima* [Digruher et al., 2018]. Применение коммерческого экстракта водорослей *Durvillaea potatorum* (Labillardiere) Areschoug и *A. nodosum* на клубнике (*Fragaria* × *ananassa* Duch.) привело к увеличению плотности корней на 38 % за счет увеличения количества придаточных корней, что в высокой степени коррелировало ($r = 0,94$) с прибавкой урожая [Mattner et al., 2018].

В литературе имеется много примеров, подтверждающих влияние ЭМВ на конечный урожай. Так, ЭМВ повышал урожайность томата при опрыскивании растений в вегетативной фазе, увеличивая размер и вес (на 30 %) плодов, характеризующихся при этом высоким качеством [Crouch, van Staden, 1992]. У бархатцев, обработанных коммерческим препаратом Kelpak сразу после пересадки, количество цветков и семян в цветке увеличивалось на 50 % [Aldworth, van Staden, 1987]. Точно так же значительное увеличение урожайности после обработки препаратом Kelpak отмечено у ячменя (*Hordeum vulgare* L.) [Featonby-Smith, van Staden, 1987], перца (*Capsicum annuum* L.) [Arthur et al., 2003], фасоли [Nelson, van Staden, 1984]. Обработка растений кукурузы в фазе формирования зерна экстрактом водоросли *K. alvarezii* повышала урожайность семян на 15 % за счет увеличения количества семян в початке и длины початка [Trivedi et al., 2018]. Применение препарата Maxicrop увеличило урожай салата и цветной капусты (*Brassica oleracea* var. *botrytis* L.) [Abetz, Young, 1983]. Экстракты *A. nodosum* оказывали положительное влияние на урожайность бессемянного винограда сорта Томпсон на протяжении 3-летнего периода [Norrie, Keathley, 2006]. Отмечено, что растения, обработанные экстрактом *A. nodosum*, всегда превосходили по всем параметрам урожая контроль, выращиваемый обычным способом.

Отмечено, что ЭМВ вызывают более раннее цветение и завязывание плодов у ряда сельскохозяйственных культур [Abetz, Young, 1983; Featonby-Smith, van Staden, 1987; Arthur et al., 2003]. Например, растения томатов, обработанные ЭМВ, завязывают большее количество цветков в более ранние сроки, чем контрольные растения [Crouch, van Staden, 1992]. У винограда сорта Пино Нуар фаза начала созревания также наступала раньше, чем в контроле [Frioni et al., 2018].

Считается, что повышение урожайности растений, обработанных ЭМВ, связано с гормональными веществами, присутствующими в экстрактах, особенно цитокининами [Featonby-Smith, van Staden, 1983a, b, 1984]. Изучение гормоноподобной активности различных биостимуляторов на шпинате (*Spinacia oleracea* L.) показало, что содержание цитокининов – цисзеатина, дигидрозеатина и изопентиладенина – значительно повышалось у растений, обработанных чистым соединением Ecol, выделенным из водоросли *E. maxima* [Kulkarni et al., 2019]. Цитокинины в вегетативных органах растений связаны с распределением питательных веществ, тогда как в репродуктивных органах их высокое содержание может обеспечивать аттрагирующий эффект в отношении питательных веществ. Созревание плодов обычно вызывает активизацию транспорта питательных веществ внутри растения, а плоды выступают при этом в качестве сильного аттрагирующего центра. Поэтому распределение фотоассимилятов может быть сильно смещено от вегетативных частей (корни, стебель и молодые листья) к растущим плодам. Плоды томатов, обработанные ЭМВ, характеризовались более высокой концентрацией цитокининов по сравнению с необработанными плодами [Featonby-Smith, van Staden, 1984]. Это указывает на то, что ЭМВ участвуют или в усилении транспорта цитокининов из корней в развивающиеся плоды, или, что более вероятно, в усилении синтеза эндогенных цитокининов в плодах [Hahn et al., 1974]. У растений, обработанных ЭМВ, также обнаружены более высокие уровни цитокининов в корнях [Featonby-Smith, van Staden, 1984]. Увеличение эндогенного содержания этих гормонов в конечном итоге приводило к их большему поступлению в созревающий плод. Сообщалось, что повышенная концентрация цитокининов, отмеченная в обработанных растениях, связана с их перемещением из корней в другие части растения [Stevens, Westwood, 1984; Carlson et al., 1987].

Интересно, что ЭМВ при внесении в почву или на листья оказывают влияние и на фото-

синтетический аппарат растений. В частности, имеются данные об увеличении содержания хлорофилла в листьях растений, обработанных ЭМВ [Wharpham et al., 1993; Blunden et al., 1997]. Предположительно, это происходит в результате уменьшения деградации хлорофилла, что частично может быть вызвано присутствием в составе экстрактов бетаинов.

Обработка листьев ивы препаратом Kelpak увеличила скорость транспорта электронов в фотосистемах I и II [Digruher et al., 2018]. Также имеются данные о значительном увеличении общего содержания хлорофиллов, скорости фотосинтеза, скорости транспирации и устьичной проводимости у растений спаржи (*Asparagus aethiopicus* L.) под влиянием обработки экстрактом *A. nodosum* (7 мл/л) [Al-Ghamdi, Elansary, 2018]. Эти изменения сопровождались увеличением длины побегов (на 12 %) и сухого веса растений (на 6 %).

В исследовании, проведенном для оценки эффективности двух экстрактов из бурой водоросли *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt и красной водоросли *Jania rubens* (Linnaeus) J. V. Lamouroux для стимуляции роста и уменьшения солевого стресса у растений нута (*Cicer arietinum* L.), показано, что изменения параметров роста тесно связаны с содержанием фотосинтетических пигментов [Abdel Latef et al., 2017]. В отличие от этого увеличение длины побегов у сладкого апельсина (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck), обработанных экстрактом *A. nodosum* в условиях засухи, оказалось не связанным с изменениями скорости фотосинтеза [Spann, Little, 2011]. Не обнаружено и явного влияния обработки ЭМВ в оптимальных условиях на рост цитрусовых деревьев. Аналогично препарат Kelpak 66 влиял на урожайность пшеницы при стрессе, вызванном дефицитом калия, но его применение не оказало значительного воздействия на растения, получавшие оптимальную добавку калия [Beckett, van Staden, 1989].

На растениях репы был проведен опыт с целью оценки влияния экстракта *E. maxima* на их рост и физиологию при различных уровнях минерального питания: полное, половинное и водопроводная вода [Di Stasio et al., 2017]. Под влиянием обработки экстрактом скорость фотосинтеза значительно возрастала, а площадь листьев, сухой вес побегов и товарный урожай были выше на 14, 17 и 14 % соответственно. Обработка повысила содержание в листьях P и Na, однако не повлияла на содержание других макроэлементов. Концентрация пигментов в листьях обработанных растений также была выше по сравнению с контролем на 15 %, а антиоксидантная активность – на 38 %. Однако содержа-

ние аскорбиновой кислоты и общее количество фенолов снизилось. Экстракт из *M. pyrifera* значительно увеличил антиоксидантную активность, общее содержание фенолов и содержание витамина C в плодах огурца (*Cucumis sativus* L.) по сравнению с растениями, обработанными раствором Штайнера [Trejo Valencia et al., 2020]. Более того, применение коммерческого экстракта увеличило общее количество взвешенных твердых частиц, содержание фруктозы и сахарозы в ягодах клубники, то есть веществ, которые отвечают за фруктовый вкус [Karur et al., 2018]. Кроме того, внесение экстракта *A. nodosum* из расчета 1,5 кг/га значительно увеличило содержание антоцианов, фенолов и сухого вещества в ягодах винограда. Уровень растворимого сахара в ягодах повысился на 30 и 22 % для сортов Пино Нуар и Каберне Фран соответственно [Frioni et al., 2018].

Интересны результаты применения различных ЭМВ во время послеуборочного хранения яблок (*Malus domestica* Borkh). Они показали, что экстракт *Codium tomentosum* Stackhouse снижает индекс потемнения в гомогенате и слайсах яблок сорта Фудзи на 33 и 26 % соответственно по сравнению с контролем и ингибирует активность пероксидазы и полифенолоксидазы, которые обычно синтезируются во время стресса [Augusto et al., 2016].

Вегетативное размножение растений.

ЭМВ используют при вегетативном размножении многих видов сельскохозяйственных культур [Crouch, van Staden, 1992; Atzmon, van Staden, 1994; Kowalski et al., 1999]. Обычной практикой является экзогенное применение ауксинов для стимуляции укоренения черенков у видов, которые трудно укореняются. Увеличение количества и сухого веса корней наблюдали у черенков бархатцев, обработанных 10%-м экстрактом Kelpak в течение 18 ч [Crouch, van Staden, 1991]. Также препарат Kelpak при разбавлении 1:100 увеличивал процент укоренения и мощность корневой системы у трудноукореняемых черенков пинии (*Pinus pinea* L.) [Atzmon, van Staden, 1994]. Внекорневая подкормка коммерческим экстрактом *A. nodosum* с добавлением бензиладенина и индолилмасляной кислоты увеличивала число пропагул, способствуя вегетативному размножению декоративного лилейника (*Hemerocallis* sp.) [Leclerc et al., 2006].

Роль ЭМВ в повышении устойчивости растений к стрессам

Абиотические стрессы. Засуха, засоление, экстремальные температуры и дефицит

элементов минерального питания являются основными абиотическими факторами, вызывающими у растений стресс, тем самым отрицательно влияя на их урожайность. Польза от применения ЭМВ часто связана именно с повышением устойчивости растений к абиотическим стрессам, хотя эффекты этих препаратов все же сильно зависят от культуры (вида и сорта) и почвенно-климатических условий [Khan et al., 2009; Panda et al., 2012; Boukhari et al., 2020]. Очень часто неблагоприятные абиотические факторы вызывают окислительный стресс, возникающий в результате избыточного образования активных форм кислорода (АФК). Они выступают в качестве факторов повреждения ДНК, липидов, углеводов и белков, а также вызывают нарушение передачи сигналов в клетках [Aroca et al., 2002]. В ответ в растении запускаются механизмы антиоксидантной защиты. Многочисленные исследования показывают, что ЭМВ обладают способностью снижать уровень абиотического стресса у растений. Например, показано, что полисахариды, экстрагированные из бурых водорослей *Lessonia nigrescens* Bory de Saint-Vincent, повышают устойчивость проростков пшеницы к хлоридному засолению [Zou et al., 2019]. Обработка этими веществами способствовала увеличению длины побегов и корней, а также сухого и сырого веса растений, испытывающих действие стресс-фактора. Кроме того, в условиях засоления добавление полисахаридов снижало степень окислительного повреждения растений за счет уменьшения проницаемости мембран и перекисного окисления липидов, а также благодаря увеличению активности супероксиддисмутазы (СОД), гваякол-пероксидазы и каталазы (КАТ), участвующих в нейтрализации АФК. Одновременно с этим обработка полисахаридами поддерживала осмотический статус подвергнутых стрессу проростков пшеницы за счет увеличения содержания в них сахаров и пролина и регулирования соотношения Na^+/K^+ . Аналогичным образом выявляли [Liu et al., 2019] способность полисахаридов из *Grateloupia filicina* (J. V. Lamouroux) C. Agardh уменьшать солевой стресс у риса на стадии прорастания семян и показали, что они стимулировали развитие семян, подвергшихся засолению. Отмечено повышение активности СОД (на 47 и 181 % соответственно) в газонной траве полевице ползучей (*Agrostis stolonifera* L.) в результате ежемесячного применения ЭМВ и гуминовой кислоты [Zhang et al., 2003]. Это сопровождалось увеличением скорости фотосинтеза и привело к улучшению качества газона. Было высказано предположение, что такой

результат может быть связан с повышением содержания гормонов и осмолитов. Подобные эффекты отмечены и при изучении влияния внекорневой подкормки экстрактом *A. nodosum* на газонную траву паспалум (*Paspalum vaginatum* Sw.) во время длительных интервалов между поливами и в условиях засоления [Elansary et al., 2017]. Авторы отметили уменьшение перекисного окисления липидов, а также усиление антиоксидантной защиты за счет значительного повышения активности СОД, КАТ и аскорбат-пероксидазы, ведущей к снижению количества АФК в обработанных экстрактом растениях. Кроме того, устойчивость к засухе и засолению приписывалась кумулятивным эффектам, в частности, более высокой фотохимической активности, связанной с минеральным составом ЭМВ и регуляторами роста, такими как цитокинины и АБК, усиленным ростом корня и изменением его морфологии, большим накоплением неструктурных углеводов, что улучшало метаболизм и осмотическую регуляцию. Также было отмечено накопление пролина. Интересно, что и без ЭМВ подобные изменения являются типичными защитно-приспособительными реакциями растений, подвергнутых засухе или засолению. Следовательно, ЭМВ способны выступать в роли регуляторов ответных реакций растений на действие неблагоприятных факторов. Это соответствует работам [Shukla et al., 2018], где сообщается, что обработка растений сои экстрактом *A. nodosum* в условиях засухи приводила к усилению транскрипционной активности генов, кодирующих белки, участвующие в защите растений от действия стресс-факторов. Показано, что обработка растений ЭМВ способствовала повышению транскрипционной активности двух генов – *GmCYP707A1a* и *GmCYP707A3b*, участвующих в регуляции биосинтеза АБК во время циклов дегидратация-гидратация. В другой работе [Jithesh et al., 2019] испытывали влияние экстракта *A. nodosum* на растения *Arabidopsis thaliana* в условиях засоления. У обработанных ЭМВ растений уже в первый день после обработки регистрировали повышение уровня экспрессии 184 генов и снижение транскрипционной активности 91 гена. У этих же растений на пятые сутки после обработки ЭМВ наблюдали увеличение количества транскриптов уже 257 генов и подавление экспрессии 262 генов. Гены, контролирующие реакцию растения на абиотические стрессы, составляли 2,2 % от общего числа активизируемых генов в первый день, и их доля увеличивалась до 6 % на пятый день. Кроме того, еженедельная обработка растений спаржи экстрактом *A. nodosum* (7 мл/л)

в условиях засоления (2000 и 4000 ppm NaCl) усиливала экспрессию генов, кодирующих белки, вовлеченные в регуляцию водного обмена (*ANN1*, *ANN2* и *PIP1*), синтеза вторичных метаболитов (*P5CS1* и *CHS*) и антиоксидантов (*APX1* и *GPX3*) [Al-Ghamdi et al., 2018]. Более того, эксперимент выявил потенциал обработки ЭМВ для снижения солевого стресса за счет увеличения содержания фенолов, пролина и антиоксидантной активности.

В условиях засухи обработка растений пшеницы экстрактом из *Gracilaria dura* (С. Agardh) J. Agardh приводила к увеличению содержания АБК по сравнению с контролем за счет активации некоторых генов NCED (9-цис-эпоксикаротиноид диоксигеназы), таких как *TaNCED3.1* и *TaNCED3.2* [Sharma et al., 2019]. Растения томата обрабатывали экстрактами *A. nodosum* до и после воздействия 7-дневной засухи. Обработка в наиболее эффективной концентрации увеличивала относительное содержание воды, сырую биомассу, содержание растворимых сахаров и пролина, а также вызывала снижение содержания МДА. Между тем и засуха, и обработка экстрактом усиливали экспрессию гена стрессового белка *Tas14* [Goni et al., 2018]. В недавнем исследовании показано, что экстракт *A. nodosum*, примененный на растениях томата и сладкого перца, значительно усиливал образование транскриптов генов *Ga2Ox*, *IAA* и *IPT*, участвующих в контроле биосинтеза гиббереллина, ауксина и цитокинина соответственно [Ali et al., 2019]. Авторы предположили, что сверхэкспрессия этих генов может быть причиной усиления роста и ускорения развития растений. Обработка растений масличного рапса экстрактом *A. nodosum* значительно усиливала экспрессию гена, кодирующего белок – переносчик меди (*COPT2*), а также генов, кодирующих белки – переносчики сульфатов (*BnSULTR1.1* и *BnSULTR1.2*) и нитратов (*BnNRT1.1* и *BnNRT2.1*) [Billard et al., 2014]. При этом относительная концентрация Cu во всех обработанных растениях была значительно выше, чем в контроле.

Обработка растений пшеницы трех сортов в вегетативной и репродуктивной фазах отжатым соком *K. alvarezii* привела к снижению уровня солевого и водного стресса [Patel et al., 2018]. Препарат улучшил ростовые показатели пшеницы, увеличил общее содержание хлорофилла, каротиноидов и воды в тканях, снизил выход электролитов и перекисное окисление липидов по сравнению с растениями, подвергшимися действию стресс-факторов. У растений, испытывавших стрессовые воздействия, применение этого препарата способствовало

нормализации ионного баланса за счет снижения соотношения Na^+/K^+ и увеличения содержания кальция, а также накопления осмопротекторов, общего белка и аминокислот. Определение содержания АФК показало меньшее их влияние на растения, обработанные препаратом в условиях стресса, однако не было замечено никакой разницы между контрольными и обработанными растениями в оптимальных условиях. Антиоксидантный потенциал растений возрастал за счет увеличения содержания фенолов и неферментативных антиоксидантов [Patel et al., 2018]. Кроме того, под влиянием препарата увеличивалось содержание в растениях таких гормонов, как АБК и зеатин, при стрессе и в оптимальных условиях. Имеются сведения, что при обработке экстрактом *G. dura* растений пшеницы, подвергнутых засухе, их биомасса и урожайность увеличились соответственно на 57 и 70 % [Sharma et al., 2019]. По мнению авторов, наблюдаемый положительный эффект ЭМВ, вероятно, был обусловлен его влиянием на водный обмен растений. В то же время у кукурузы применение экстракта *K. alvarezii* в условиях водного стресса привело к повышению уровня некоторых антиоксидантов, таких как АПО, но практически не сказывалось на урожае [Trivedi et al., 2018].

Известно, что ЭМВ, которые содержат значительное количество цитокининов, нейтрализуют образовавшиеся в результате стрессов свободные радикалы и препятствуют образованию АФК, ингибируя окисление ксантина [McKersie, Leshem, 1994; Fike et al., 2001]. Предполагается, что жаростойкость, индуцированная обработкой ЭМВ, может быть в значительной степени связана с цитокининовыми компонентами экстрактов [Ervin et al., 2004; Zhang, Ervin, 2008].

ЭМВ также могут повышать устойчивость растений к низким температурам, лимитирующим рост и развитие растений. Например, препарат Algafert на основе экстрактов из *A. nodosum*, *Fucus* spp. и *Laminaria* spp. уменьшал степень некроза листьев и увеличивал плотность корней у растений кукурузы, подвергавшихся действию пониженных температур (12–14 °C) в зоне корней в течение двух недель [Bradacova et al., 2016]. Коммерческий экстракт из *A. nodosum* Seasol повышал морозостойкость винограда. В листьях винограда, обработанного препаратом Seasol, наблюдалось снижение осмотического потенциала, что является ключевым показателем осмотической устойчивости [Wilson, 2001]. Показано, что обработка препаратом Maxicrop озимого ячменя способствует повышению зимо- и морозостойкости растений в полевых условиях [Burchett et al., 1998].

Получено большое количество доказательств о защитном эффекте применения ЭМВ против стресса, вызванного дефицитом элементов минерального питания. Экстракты *A. nodosum* вызывали увеличение биомассы растений салата [Chrysargyris et al., 2018], а также длины побегов, площади и длины листьев, степени ветвления у растений миндаля в условиях, когда они испытывали дефицит калия [Saa et al., 2015]. Применение четырех коммерческих экстрактов на основе *A. nodosum* и *D. potatorum* на растениях томата снижало уровень стресса, вызванного дефицитом железа [Carrasco-Gil et al., 2018].

Предобработка семян с целью закаливания является одним из способов повышения приспособляемости растений к стрессу. Он заключается в том, чтобы поддерживать метаболизм прорастающих семян на высоком уровне за счет контроля их водного режима [Paparella et al., 2015]. Поэтому обработка семян ЭМВ может быть еще одним подходом к смягчению абиотического стресса, которому подвергаются растения в период прорастания и на ранних этапах своего развития. Например, обработка семян препаратом Kelprak увеличивала скорость прорастания семян цератотеки (*Ceratotherca triloba* (Bernh.) Hook. f) при низких температурах (от 10 до 15 °С) и при низком осмотическом потенциале [Masondo et al., 2018]. Однако обработка этим препаратом не оказывала значительного влияния на скорость прорастания, когда растения подвергались воздействию NaCl в различных концентрациях от 5 до 50 ммоль/л. В то же время обработка семян редиса (*Raphanus sativus* var. *radicula* Pers), подвергнутых воздействию NaCl (в концентрациях 150 и 200 ммоль), экстрактами *Codium taylorii* P. C. Silva или *Pterocladia capillacea* (S. G. Gmelin) Bornet in Bornet & Thuret вызывала изменения в структуре ДНК растений [Kasim et al., 2016].

Биотические стрессы. Борьба с вредителями и почвенными патогенами ведется главным образом с использованием химических средств (фунгициды, пестициды, нематодциды), что приводит к загрязнению окружающей среды и непредсказуемым последствиям (гибель полезных почвенных организмов, накопление токсинов, возникновение эпифитотий, появление более агрессивных и вредоносных патотипов (расс) паразитических организмов). Чтобы избежать опасного воздействия химикатов, ведется поиск альтернативных средств для контроля численности паразитических организмов. Предполагается, что ЭМВ являются перспективными препаратами для фитоконтроля, так как не оставляют в растениях никаких остатков

и при их применении не требуется определения максимально допустимого уровня остатка и соблюдения сроков последней обработки [Chojnacka et al., 2015].

Фитопаразитические нематоды. Обнаружено, что применение ЭМВ эффективно против нематод – паразитов растений [Featonby-Smith, van Staden, 1983a; Wu et al., 1997]. Большая часть исследований по влиянию морских водорослей и экстрактов из них на растения выполнена на представителях нематод рода *Maloidogyne*, паразитирующих на корнях широкого круга растений-хозяев. При внесении ЭМВ в почву наблюдалось снижение зараженности растений томатов и *Arabidopsis thaliana* галловой нематодой [Featonby-Smith, van Staden, 1983a; Crouch, van Staden, 1993b; Blunden, 2003]. В экспериментах *in vitro* на растениях кукурузы показано, что обработка ЭМВ снижала воспроизводство нематоды *Pratylenchus zeae* на 47–63 %. Однако в эксперименте с растениями в контейнерах экстракт не повлиял на размножение *P. zeae* [De Waele et al., 1988]. Порошок *U. lactuca*, применяемый для обработки почвы в дозе 5 г/кг, значительно снижал заражение растений банана (*Musa paradisiaca* L.) галловыми нематодами *Maloidogyne* spp. за счет уменьшения галлообразования (на 76 %), что, в свою очередь, сказалось на популяции нематод новой генерации и напрямую коррелировало с содержанием фенолов в препарате [El-Ansary, Hamouda, 2014].

Результаты опытов на паразитарной системе «растения томатов – галловая нематода» (*Maloidogyne javanica* и *M. incognita*) показали эффективность применения бетаинов против биотрофных паразитов на разных стадиях жизненного цикла: наблюдалось значительное снижение инвазии корней личинками второго возраста нематоды и количества яиц в самках, развившихся на корнях обработанных растений [Blunden, 2003]. Отмечено, что эффекты ЭМВ на рост растений и развитие нематод в корнях зависят от способа обработки растений. Так, внесение ЭМВ в почву было эффективным для стимулирования роста корней и снижения зараженности нематодой, а опрыскивание листьев не повлияло на рост корней, но увеличило галлообразование [Crouch, van Staden, 1993b]. При применении ЭМВ на разных по устойчивости к *M. incognita* сортах томата в эксперименте *in vitro* зараженность восприимчивого сорта уменьшалась, а на устойчивом сорте наблюдалось увеличение количества галлов на корнях растений [Crouch, van Staden, 1993b]. На узкоспециализированном паразите картофеля (*Solanum tuberosum* L.) – картофельной цисто-

образующей нематоды *Globodera rostochiensis* Woll. протестированы нематотоксические свойства фукуса пузырчатого и выявлено, что внесение фукуса в почву снижает зараженность корней растений цистами нематоды нового поколения. Кроме того, отмечена низкая жизнеспособность яиц в цистах, что негативно сказывается на инвазионном потенциале паразитической нематоды [Евстратова и др., 2017].

Грибковые и бактериальные патогены. Многие ЭМВ были исследованы в отношении их фунгицидных свойств. Экстракт нескольких видов макроводорослей с бразильского пляжа в Мангуиньос (*Hypnea musciformis* (Wulfen) J. V. Lamouroux, *Ochtodes secundiramea* (Montagne) M. Howe, *Pterocladia capillacea* (S. G. Gmelin) Santelices & Hommersand, *Laurencia dendroidea* J. Agardh. и *Padina gymnospora* (Kützinger) Sonder) успешно ингибировал развитие грибка *Colletotrichum gloeosporioides* (Penz.) Penz. & Sacc. – возбудителя антракноза у растений папайи (*Carica papaya* L.) и банана, который значительно снижает качество плодов [Machado et al., 2014]. Анализ экстрактов методом газовой хроматографии и масс-спектрометрии показал, что их наибольший фунгицидный эффект коррелирует с присутствием в составе экстрактов галогенированных терпенов, жирных кислот (гексадекановой и октадекановой) и кверцетина. Аналогичным образом эксперименты *in vitro* показали, что ЭМВ не нарушает развитие возбудителя антракноза *Colletotrichum trifolii* Bain et Assary. Это позволяет предположить, что индуцированная устойчивость может быть обусловлена исключительно элиситирующим воздействием экстракта [Cluzet et al., 2004]. Действительно, помимо вышеупомянутых антимикробных свойств, биоактивные молекулы ЭМВ могут играть роль элиситоров, вызывая специфические реакции растений против патогенов. Растения защищают себя от вторжения патогенов за счет восприятия сигнальных молекул – элиситоров, которые включают в себя целый спектр разных молекул, таких как олиго- и полисахариды, пептиды, белки и липиды, часто обнаруживаемые в клеточной стенке атакующих патогенов [Boller, 1995; Côté et al., 1998]. Разнообразные полисахариды, присутствующие в ЭМВ, включают эффективные элиситоры, индуцирующие болезнеустойчивость растений [Kloareg, Quatrano, 1988]. Красные водоросли обычно содержат агары и каррагинаны в своих клеточных стенках, экстракты бурых водорослей содержат альгинаты, ламинараны, сульфатированные фукуаны и другие сложные слизи, а зеленые водоросли содержат слизь, состоящую из та-

ких веществ, как рамноза, уроновая кислота и ксилоза [Cluzet et al., 2004]. Показано, что ламинараны и сульфатированные фукуаны из бурых водорослей вызывают множественные защитные реакции у люцерны (*Medicago sativa* L.) и табака (*Nicotiana tabacum* L.) [Kobayashi et al., 1993; Klarzynski et al., 2000, 2003]. Аналогично каррагинанам сульфатированные линейные галактаны являются эффективными элиситорами у растений табака [Mercier et al., 2001]. Ламинараны, фукоиданы и растворимые альгиновые кислоты бурых водорослей морей Дальнего Востока повышают устойчивость сои к бактериозу и грибковым болезням (фузариоз, аскохитоз, пероноспороз, септориоз), на что указывает снижение пораженности растений почвенными патогенами и повышение урожая сои [Заостровных и др., 2009]. Опрыскивание листьев винограда экстрактом *A. nodosum* уменьшало зараженность фитофторой *Phytophthora capsici* у *Capsicum* и плазмопарой *Plasmopara viticola* [Lizzy et al., 1998]. Показана эффективность применения бетаинов в низких концентрациях при поражении растений грибковой инфекцией [Blunden, 2003]. При выращивании капусты внесение в почву жидких ЭМВ стимулировало рост и активность микроорганизмов, которые являются антагонистами *Pythium ultimum*, опасного грибкового патогена, возбудителя черной ножки у проростков капусты [Dixon, Walsh, 2004]. Применение экстракта *A. nodosum* и гуминовой кислоты к полевице увеличивало активность СОД, что, в свою очередь, значительно снижало заболеваемость долларовой пятнистостью, вызываемой грибом *Sclerotinia homoeocarpa*. Морские водоросли являются богатым источником полифенолов-антиоксидантов с бактерицидными свойствами [Zhang et al., 2006]. Vacciplant – один из примеров коммерческих препаратов, зарегистрированный как фитотерапевтический. Он представляет собой экстракт бурой водоросли *L. digitata*, содержащей ламинараны, вызывающий повышение болезнеустойчивости растений.

Показано, что опрыскивание экстрактом *Ulva* spp. в концентрации всего 5 мкг/мл защищало люцерну (*Medicago truncatula* Gaertn.) от возбудителя антракноза *Colletotrichum trifolii* [Cluzet et al., 2004]. Анализ данных показал, что под влиянием экстракта были активированы гены, кодирующие ключевые ферменты биосинтеза фитоалексинов и фенилпропаноидов, и гены, кодирующие ферменты, связанные с патогенезом (фенилаланин-аммиак-лиаза, халкон-синтаза, изофлавоно-редуктаза, хитиназа и др.). Также отмечено, что обработка ЭМВ предотвращала подавление экспрессии генов,

кодирующих белки, участвующие в метаболизме углерода и азота, что является обычной реакцией растений, испытывающих воздействие патогенов [Rojas et al., 2014].

«Чувство кворума» (quorum sensing, QS) бактерий и влияние морских водорослей на QS. «Чувство кворума» – это коммуникационный механизм, наблюдаемый в популяциях бактерий, зависящих от плотности клеток, который запускает и контролирует экспрессию генов, регулирующих различные физиологические функции и реакции [Dong, Zhang, 2005]. Этот отклик опосредуется низкомолекулярными сигнальными молекулами, называемыми ацил-гомосерин-лактонами (ацил-HSL). Вирулентность патогенных бактерий находится под контролем системы QS. Агенты, влияющие на систему QS, потенциально могут изменять патогенность. Красная морская водоросль *Delisea pulchra* (Greville) Montagne содержит галогенированные фураноны и еноны, гомологичные ацил-HSL. Они связываются с LuxR в сайте связывания ацил-HSL и предотвращают связывание аутоиндукторов ацил-HSL, тем самым ингибируя процесс QS. Эти фураноны в природе, по-видимому, влияют на QS у морских бактерий, таких как *Serratia liquefaciens*, *Vibrio fischeri* и *Vibrio harveyi* [Rasmussen et al., 2000; Manefield et al., 2002].

Другие вредители. Тля и другие питающиеся соком насекомые обычно избегают растений, обработанных ЭМВ [Stephenson, 1966; Hankins, Hockey, 1990]. Распыление гидролизованных ЭМВ на яблони уменьшало популяции красных паутинных клещей, а применение экстрактов в течение 2–3 лет снижало их до уровня, наблюдаемого при применении акарицидов [Stephenson, 1966]. Также замечено, что использование экстракта Maxicrop на растениях клубники значительно сокращает популяцию обыкновенного паутинного клеща (*Tetranychus urticae*) [Hankins, Hockey, 1990]. Высказано предположение, что ЭМВ могут содержать хелатные комплексы металлов, которые, как известно, уменьшают популяцию обыкновенного паутинного клеща [Terriere, Rajadhyaksha, 1964; Abetz, 1980]. Хлороформный и бензольный экстракты бурой водоросли *Padina pavonica* продемонстрировали нимфицидную активность и способность значительно сокращать или увеличивать период развития нимф, «вмешиваясь» в физиологию красного хлопкового жука (*Dysdercus cingulatus*). Такой эффект связывают с содержанием в ЭМВ гормонов, препятствующих развитию вредителей на стадии зародыша [Sahayaraj, Kalidas, 2011].

Имеются данные и о противовирусном действии ЭМВ. Так, у препарата SPS4, изготовленного из красной водоросли *Hypnea musciformis*, выявлена биологическая активность против вируса табачной мозаики [Grannam et al., 2013].

В целом в многочисленных исследованиях убедительно доказана способность ЭМВ снижать стресс, вызванный у растений теми или иными стрессорами. Однако эти эффекты сильно зависят от вида водорослей и метода экстракции. Кроме того, и вид растений также является важным фактором, который необходимо учитывать, поскольку реакция разных растений на определенный стресс может существенно меняться в зависимости от их видовой и даже сортовой принадлежности.

Влияние ЭМВ на ризосферу растений

Большинство работ, посвященных исследованию механизма действия ЭМВ, сосредоточены исключительно на физиологических изменениях в растениях, а вопрос их возможного влияния на ризосферу не рассматривается, несмотря на его большое значение. Вероятно, это связано со способом внесения экстрактов, чаще всего с помощью опрыскивания листьев. Тем не менее применение ЭМВ стимулирует рост полезных ризосферных микроорганизмов и секрецию этими микробами веществ, кондиционирующих почву [Boukhari et al., 2020]. Например, при выращивании хризантемы (*Chrysanthemum morifolium* Ramat.) внесение в почву коммерческого ЭМВ на основе альгината значительно увеличивало доступный для растений в ризосфере фосфор (на 49 %), хотя микробное сообщество почвы при этом не изменялось [Ji et al., 2017]. Результаты исследования влияния коммерческого препарата из *A. nodosum* на разнообразие почвенного и корневого микробиома растений перца показали, что обработка значительно изменяла бактериальное альфа-разнообразие в образцах почвы [Renaut et al., 2019]. Однако эффект не был очевиден при оценке альфа-разнообразия грибов в почве, а также бактерий и грибов в корнях. При оценке действия различных биостимуляторов на образцы почв, нарушенных эрозией, показано, что экстракт *M. pyrifer* увеличивал гидрогеназную активность образца почвы на 32 % по сравнению с контролем [Onet et al., 2019]. Кроме того, внесение в почву с проростками яблони *Malus hupehensis* Rehd. биостимулирующего экстракта на основе *L. nigrescens* и *Lessonia flavicans* Bory de Saint-Vincent в дозе 40 г/кг вызывало значительное повышение в почве активности ферментов инвертазы, уре-

азы, протеиназы и фосфатазы. При этом специальными методами было установлено, что после применения ЭМВ сообщество почвенных грибов изменялось [Wang et al., 2016]. Таким же образом метаболическая активность микроорганизмов почвы, на которой выращивалась клубника, а также их функциональное разнообразие, количество колоний и дыхание почвы увеличивались в ответ на обработку экстрактом *A. nodosum* в полевых и тепличных условиях [Alam et al., 2013].

Как показывают исследования, альгинаты не только влияют на свойства почвы, но и способствуют росту полезных грибов. Так, альгинатные олигосахариды, продуцируемые в результате ферментативного расщепления альгиновой кислоты, в основном экстрагированной из бурых водорослей, оказывают сильное стимулирующее воздействие на рост гиф и удлинение арбускулярных микоризных (АМ) грибов, и способствовали заражению этими грибами проростков понцируса (*Poncirus trifoliata* (Linn.) Raf. [Ishii et al., 2000]. Экстракты различных морских бурых водорослей (*Laminaria japonica* Areschoug и *U. pinnatifida*) могут быть использованы в качестве стимуляторов роста АМ-грибов [Kuwada et al., 2006]. Аборигенные АМ-грибы вызывали увеличение колонизации корней на 27 %, а количество спор увеличилось примерно на 21 % по сравнению с контролем, когда на плантации цитрусовых через систему разбрызгивания применяли жидкие удобрения, содержащие экстракт *L. japonica*) [Kuwada et al., 2000]. Органические фракции (25 % MeOH элюаты) красных и зеленых водорослей значительно улучшали рост гиф АМ-грибов *in vitro* [Kuwada et al., 2006]. Нанесение 25 % MeOH элюатов экстрактов красных и зеленых водорослей на корни папайи и маракуйи (*Pasiflora edulis* Sims.) улучшало развитие микоризы. Авторы предположили, что как красные, так и зеленые водоросли содержат соединения, которые играют положительную роль в развитии микоризы у высших растений. Однако, хотя эти эффекты и имеют большое значение, они все еще мало изучены.

Заключение

Европейский Союз (ЕС) стал первым крупным объединением многих (27) стран, законодательно признавшим биостимуляторы растений отдельной группой сельскохозяйственных препаратов [Boukhari et al., 2020]. Недавно опубликован регламент, устанавливающий правила размещения удобрений на рынке ЕС (2019/1009), в котором понятие «биостимуля-

тор растений» определяется как «продукт, назначение которого заключается в стимулировании процессов питания растений независимо от содержания питательных веществ в продукте с целью улучшения одной или более из следующих характеристик растения или ризосферы растения: а) эффективность поглощения и использования питательных веществ растениями, б) устойчивость растений к абиотическому стрессу, в) качественные признаки культур и г) доступность ограниченных питательных веществ в почве или ризосфере» [European..., 2019]. Таким образом, ЭМВ в странах Европы отнесены к группе немикробных биостимуляторов растений.

Данное решение не является неожиданным, так как из года в год применение ЭМВ в качестве биостимуляторов растений неуклонно расширяется в сельскохозяйственном секторе во всем мире. Этот прогресс достигнут благодаря накопленным научным данным, описывающим их действие и удовлетворяющим в определенной степени запросы производителей сельхозпродукции. Более того, нововведения в законодательстве, регулирующие рынок биостимуляторов растений в ЕС, открывают новые возможности для расширения использования ЭМВ уже в ближайшем будущем. Однако, учитывая результаты исследований, обсуждаемые в настоящей статье, многие пробелы в знаниях об ЭМВ еще сохраняются. Очевидно, что более полно преимущества ЭМВ могут быть использованы в растениеводстве прежде всего в результате дальнейших исследований их биохимической природы и тонких механизмов действия.

Вслед за другими авторами [Boukhari et al., 2020] назовем первоочередные задачи, решение которых должно определять перспективы использования ЭМВ в ближайшие годы.

Во-первых, необходимо завоевать доверие производителей сельскохозяйственной продукции. Удовлетворение их требований имеет особо важное значение для успеха любого сельскохозяйственного новшества. Фермеры должны рассматривать применение ЭМВ как способ повышения отдачи от своих затрат и как дополнительную возможность для удовлетворения спроса потребителей на «более мягкие» и экологичные формы ведения сельского хозяйства и производство продуктов для здорового питания [Chojnaska et al., 2015]. Поэтому по результатам исследований, связанных с ЭМВ, для них должно быть разработано руководство, состоящее из набора рекомендаций по способам и нормам внесения, частоте и срокам применения экстрактов и т. д.

Во-вторых, необходим переход от узко-секторальной экономической ниши к более широкому рынку, в то время как сейчас биостимуляторы растений по-прежнему рассматриваются как продукты специализированного рыночного сектора, поскольку они предназначены исключительно для садоводства и конкретных культур. Это можно объяснить несколькими факторами, в том числе отсутствием последовательного и строгого законодательного регулирования, методами их применения и мнением фермеров. Понятно, что использование ЭМВ в сельском хозяйстве сокращает применение вредных агрохимикатов и способствует сохранению окружающей среды [Panda et al., 2012]. Однако вряд ли целесообразно противопоставлять ЭМВ обычным химическим удобрениям. Наоборот, внедрение технологий применения ЭМВ совместно с минеральными удобрениями позволит максимально использовать более широкий рынок, сфокусировавшись на повышении экоэффективности удобрений.

В-третьих, и это особенно важно, требуется расшифровка механизма действия ЭМВ. Разумеется, выяснение механизма их действия представляется весьма непростой задачей, которая помимо прочих предполагает использование междисциплинарного подхода с применением сложных технологий для установления специфических эффектов ЭМВ как на физиолого-биохимическом, так и на молекулярно-генетическом уровне. Сложный химический состав ЭМВ серьезно затрудняет точное определение биоактивных молекул, вызывающих конкретный эффект, что приводит к определенным противоречиям, которые не всегда полностью объясняются, поскольку комплекс растение/почва представляет собой сложную экосистему, находящуюся под влиянием целого набора переменных, включая почвенно-климатические условия, видо- и сортоспецифичность сельскохозяйственных растений и особенности почвенного микробиома. Тем не менее эти сложные комплексы необходимо расшифровать с точностью до каждого элемента, чтобы помимо прочего установить возможные синергетические и антагонистические эффекты. Такая задача может показаться на первый взгляд нерешаемой, так как потребует проведения многочисленных исследований и анализа огромного количества данных. Однако быстрый научно-технический прогресс, появление и использование новых высокопроизводительных методов исследований вселяют определенную надежду. Добавим к этому, что, учитывая положительное влияние ЭМВ на полезные для растений микроорганизмы, усиление синергии

между ЭМВ и микробными биостимуляторами может стать еще одним направлением в разработке биостимуляторов растений следующего поколения.

Наконец, следует сказать, что более широкое применение ЭМВ в практике сельского хозяйства предполагает решение ряда задач научно-прикладного и производственного (технологического) характера, таких как: а) правильный выбор времени сбора морских водорослей, зависящий от их видовой принадлежности и условий окружающей среды; б) оптимизация процесса экстракции и достижение стабильности в составе производимых препаратов; в) установление наиболее надежных способов хранения и транспортировки ЭМВ и некоторые другие.

Работа выполнена при финансовой поддержке из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0218-2019-0074) и в рамках программы НИР НОЦ «Российская Арктика: новые материалы, технологии и методы исследования».

Литература

- Боголицын К. Г., Каплицин П. А., Ульяновский Н. В., Пронина О. А. Комплексное исследование химического состава бурых водорослей Белого моря // Химия растительного сырья. 2012. № 4. С. 153–160.
- Евстратова Л. П., Матвеева Е. М., Николаева Е. В., Евстратов И. В. Новое средство в защите картофеля от золотистой цистообразующей нематоды // Картофельводство: Совр. технологии производства, хранения и переработки картофеля: Матер. науч.-практ. конф. М., 2017. С. 233–236.
- Жемчужин С. Г., Спиридонов Ю. Я., Босак Г. С. Биопестициды: современное состояние проблемы (дайджест публикаций за 2012–2017 гг.) // Агрохимия. 2019. № 11. С. 77–85.
- Заостровных В. И., Трофимова Т. Ф., Шевченко Н. М., Чайкина Е. Л., Звягинцева Т. Н., Анисимов М. М. Влияние углеводсодержащих биополимеров из морских водорослей на устойчивость сои к заболеваниям // Защита и карантин растений. 2009. № 12. С. 24.
- Клочкова Т. А., Климова А. В., Клочкова Н. Г. Перспективы использования камчатских ламинариевых водорослей в региональном растениеводстве // Вестник КамчатГТУ. 2019. № 48. С. 90–103.
- Яхин О. И., Лубянов А. А., Яхин И. А. Физиологическая активность биостимуляторов и эффективность их применения // Агрохимия. 2016. № 6. С. 72–94.
- Abbas S. M. The influence of biostimulants on the growth and on the biochemical composition of *Vicia faba* CV. Giza 3 beans // Rom. Biotechnical. Lett. 2013. Vol. 18, no. 2. P. 8061–8068.
- Abdel Latef A. A. H., Strivastava A. K., Saber H., Alwaleed E. A., Tran L. -S. P. *Sargassum muticum* and Ja-

- nia rubens* regulate amino acid metabolism to improve growth and alleviate salinity in chickpea // *Sci. Rep.* 2017. Vol. 7. P. 1–12. doi: 10.1038/s41598-017-07692-w
- Abe H., Uchiyama M., Sato R. Isolation and identification of native auxins in marine algae // *Agric. Biol. Chem.* 1972. Vol. 36. P. 2259–2260. doi: 10.1271/bbb1961.36.2259
- Abe H., Uchiyama M., Sato R. Isolation of phenylacetic acid and its p-hydroxy derivative as auxin-like substances from *Undaria pinnatida* // *Agric. Biol. Chem.* 1974. Vol. 38. P. 897–898. doi: 10.1271/bbb1961.38.897
- Abetz P. Seaweed extracts: have they a place in Australian agriculture or horticulture? // *J. Austral. Inst. Agric. Sci.* 1980. Vol. 46. P. 23–29.
- Abetz P., Young C. L. The effect of seaweed extract sprays derived from *Ascophyllum nodosum* on lettuce and cauliflower crops // *Bot. Mar.* 1983. Vol. 26. P. 487–492.
- Akula A., Akula C., Bateson M. Betaine: a novel candidate for rapid induction of somatic embryogenesis in tea (*Camellia sinensis* [L.] O. Kuntze) // *Plant Growth Regul.* 2000. Vol. 30. P. 241–246.
- Alam M., Braun G., Norrie J., Hodges D. Effect of *Ascophyllum* extract application on plant growth, fruit yield and soil microbial communities of strawberry // *Can. J. Plant Sci.* 2013. Vol. 93. P. 23–36. doi: 10.4141/CJPS2011-260
- Alboofetileh M., Rezaei M., Tabarsa M. Enzyme-assisted extraction of *Nizamuddinina zanardinii* for the recovery of sulfated polysaccharides with anti-cancer and immune-enhancing activities // *J. Appl. Phycol.* 2019. Vol. 31. P. 1391–1402. doi: 10.1007/s10811-018-1651-7
- Aldworth S. J., van Staden J. The effect of seaweed concentrate on seedling transplants // *S. Afr. J. Bot.* 1987. Vol. 53. P. 187–189.
- Al-Ghamdi A. A., Elansary H. O. Synergetic effects of 5-aminolevulinic acid and *Ascophyllum nodosum* seaweed extracts on *Asparagus* phenolics and stress related genes under saline irrigation // *Plant Physiol. Biochem.* 2018. Vol. 129. P. 273–284. doi: 10.1016/j.plaphy.2018.06.008
- Ali O., Ramsubhag A., Jayaraman J. Biostimulatory activities of *Ascophyllum nodosum* extract in tomato and sweet pepper crops in a tropical environment // *PLOS One.* 2019. Vol. 14: e0216710. doi: 10.1371/journal.pone.0216710
- Arora A., Sairam R. K., Srivastava G. C. Oxidative stress and antioxidative systems in plants // *Curr. Sci.* 2002. Vol. 82. P. 1227–1238.
- Arthur G. D., Stirk W. A., van Staden J. Effect of a seaweed concentrate on the growth and yield of three varieties of *Capsicum annuum* // *S. Afr. J. Bot.* 2003. Vol. 69. P. 207–211. doi: 10.1016/S0254-6299(15)30348-3
- Atzmon N., van Staden J. The effect of seaweed concentrate on the growth of *Pinus pinea* seedlings // *New Forest.* 1994. Vol. 8. P. 279–288. doi: 10.1007/BF00025373
- Augusto A., Simoes T., Pedrosa R., Silva S. F. J. Evaluation of seaweed extracts functionality as post-harvest treatment for minimally processed Fuji apples // *Innov. Food Sci. Emerg. Technol.* 2016. Vol. 33. P. 589–595. doi: 10.1016/j.ifset.2015.10.004
- Bartel B. Auxin biosynthesis // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1997. Vol. 48. P. 51–66. doi: 10.1146/annurev.arplant.48.1.51
- Basak F. Effect of preharvest treatment with seaweed products, Kelpak® and Goëmar BM 86®, on fruit quality in apple // *Int. J. Fruit Sci.* 2008. Vol. 8. P. 1–14. doi: 10.1080/15538360802365251
- Basavaraja P. K., Yogendra N. D., Zodape S. T., Prakash R., Ghosh A. Effect of seaweed sap as foliar spray on growth and yield of hybrid maize // *J. Plant Nutr.* 2018. Vol. 41. P. 1851–1861. doi: 10.1080/01904167.2018.1463381
- Battacharyya D., Babgohari M. Z., Rathor P., Prithiviraj B. Seaweed extracts as biostimulants in horticulture // *Sci. Hortic.* 2015. Vol. 196. P. 39–48. doi: 10.1016/j.scienta.2015.09.012
- Beckett R. P., van Staden J. The effect of seaweed concentrate on the growth and yield of potassium stressed wheat // *Plant Soil.* 1989. Vol. 116. P. 29–36.
- Bernart M., Gerwick W. H. 3-(Hydroxyacetyl) indole, a plant growth regulator from the Oregon red alga *Prionitis lanceolata* // *Phytochem.* 1990. Vol. 29. P. 3697–3698. doi: 10.1016/0031-9422(90)85315-7
- Biddington N. L., Dearman A. S. The involvement of the root apex and cytokinins in the control of lateral root emergence in lettuce seedlings // *Plant Growth Regul.* 1982. Vol. 1. P. 183–193. doi: 10.1007/BF00036997
- Billard V., Etienne P., Jannin L., Garnica M., Cruz F., Garcia-Mina J.-M., Yvin J.-C., Ourry A. Two biostimulants derived from algae or humic acid induce similar responses in the mineral content and gene expression of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.) // *J. Plant Growth Regul.* 2014. Vol. 33. P. 305–316. doi: 10.1007/s00344-013-9372-2
- Biostimulant Market: Trends, Forecast and Competitive Analysis // *Research and Markets Report [Электронный ресурс].* April 2021. URL: <https://www.researchandmarkets.com/reports/5003421/biostimulant-market-trends-forecast-and#pos-0> (дата обращения: 05.02.2021).
- Blunden G. Agricultural uses of seaweeds and seaweed extracts. In: *Seaweed resources in Europe: uses and potential* / Eds. M. D. Guiry, G. Blunden. Chichester: Wiley, 1991. P. 65–81.
- Blunden G., Gordon S. M. Betaines and their sulphono analogues in marine algae // *Progress in phycological research* / Eds. F. E. Round, D. J. Chapman. Bristol: Biopress Ltd, 1986. Vol. 4. P. 39–80.
- Blunden G., Cripps A. L., Gordon S. M., Mason T. G., Turner C. H. The characterisation and quantitative estimation of betaines in commercial seaweed extracts // *Bot. Mar.* 1986. Vol. 29. P. 155–160.
- Blunden G., Jenkins T., Liu Y. Enhanced leaf chlorophyll levels in plants treated with seaweed extract // *J. Appl. Phycol.* 1997. Vol. 8. P. 535–543.
- Blunden G. Betaines in the plant kingdom and their use in ameliorating stress conditions in plants // *Acta Hortic.* 2003. Vol. 597. P. 23–29. doi: 10.17660/ActaHortic.2003.597.2

- Boller T. Chemoperception of microbial signals in plant cells // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1995. Vol. 46. P. 189–214.
- Boukhari M. E. M. E., Barakate M., Bouhia Y., Lyamlouli K. Trends in seaweed extract based biostimulants: manufacturing process and beneficial effect on soil-plant systems // *Plants.* 2020. Vol. 9(3): 359. doi: 10.3390/plants9030359
- Bradacova K., Weber N. F., Morad-Talab N., Asim M., Imran M., Weinmann M., Neumann G. Micronutrients (Zn/Mn), seaweed extracts, and plant growth-promoting bacteria as cold-stress protectants in maize // *Chem. Biol. Technol. Agric.* 2016. P. 3–19. doi: 10.1186/s40538-016-0069-1
- Brain K. R., Chalopin M. C., Turner T. D., Blunden G., Wildgoose P. B. Cytokinin activity of commercial aqueous seaweed extract // *Plant Sci. Lett.* 1973. Vol. 1. P. 241–245. doi: 10.1016/0304-4211(73)90026-6
- Buggeln R. G., Craigie J. S. Evaluation of evidence for the presence of indole-3-acetic acid in marine algae // *Planta.* 1971. Vol. 97. P. 173–178. doi: 10.1007/BF00386764
- Burchett S., Fuller M. P., Jellings A. J. Application of seaweed extract improves winter hardiness of winter barley cv. Igri. // *Proceed. Soc. Experimental Biol., Annual Meeting, The York University, March 22–27, 1998.* Springer, 1998.
- Carlson D. R., Dyer D. J., Cotterman C. D., Durley R. C. The physiological basis for cytokinin induced increases in pod set in IX 93–100 soybeans // *Plant Physiol.* 1987. Vol. 84. P. 233–239. doi: 10.1104/pp.84.2.233
- Carrasco-Gil S., Hernandez-Apaolaza L., Lucena J. J. Effect of several commercial seaweed extracts in the mitigation of iron chlorosis of tomato plants (*Solanum lycopersicum* L.) // *Plant Growth Regul.* 2018. Vol. 86. P. 401–411. doi: 10.1007/s10725-018-0438-9
- Chizhov A. O., Dell A., Morris H. R., Reason A. J., Haslam S. M., McDowell R. A., Reason A. J., Chizhov O. S., Usov A. I. Structural analysis of laminaran by MALDI and FAB mass spectrometry // *Carbohydrate Res.* 1998. Vol. 310. P. 203–210. doi: 10.1016/S0008-6215(98)00177-3
- Chojnacka K., Saeid A., Witkowska Z., Tuhy L. Biologically active compounds in seaweed extracts—the prospects for the application // *Open Conf. Proc. J.* 2012. Vol. 3. P. 20–28. doi: 10.2174/1876326X01203020020
- Chojnacka K., Michalak I., Dmytryk A., Gramza M., Słowiński A., Gorecki H. Algal extracts as plant growth biostimulants // *Marine Algae Extracts: Processes, Products, and Applications* / Eds. S.-K. Kim, K. Chojnacka. Wiley-VCH Verlag GmbH and Co, 2015. Chapter 11. P. 189–212. doi: 10.1002/9783527679577.ch11
- Chrysargyris A., Xylia P., Anastasiou M., Panteledes I., Tzortzakis N. Effects of *Ascophyllum nodosum* seaweed extracts on lettuce growth, physiology and fresh-cut salad storage under potassium deficiency // *J. Sci. Food Agric.* 2018. Vol. 98. P. 5861–5872. doi: 10.1002/jsfa.9139
- Cluzet S., Torregrosa C., Jacquet C., Lafitte C., Fournier J., Mercier L., Salamagne S., Briand X., Esquerré-Tugayé M.-T., Dumas B. Gene expression profiling and protection of *Medicago truncatula* against a fungal infection in response to an elicitor from green algae *Ulva* spp. // *Plant. Cell Environ.* 2004. Vol. 27. P. 917–928. doi: 10.1111/j.1365-3040.2004.01197.x
- Colla G., Cardarelli M., Bonini P., Rouphael Y. Foliar applications of protein hydrolysate, plant and seaweed extracts increase yield but differentially modulate fruit quality of greenhouse tomato // *Hort. Sci.* 2017. Vol. 52. P. 1214–1220. doi: 10.21273/HORTSCI12200-17
- Côté F., Ham K. S., Hahn M. G., Bergmann C. W. Oligosaccharide elicitors in host-pathogen interactions: generation, perception, and signal transduction // *Plant-Microbe Interactions. Subcellular biochemistry* / Ed. D. Biswas. New York: Plenum Press, 1998. Vol. 29. P. 385–432. doi: 10.1007/978-1-4899-1707-2_13
- Craigie J. S. Cell walls. In: *Biology of the red algae* / Eds. K. M. Cole, R. G. Sheath. Cambridge: Cambridge University Press, 1990. P. 221–257.
- Craigie J. S. Seaweed extract stimuli in plant science and agriculture // *J. Appl. Phycol.* 2011. Vol. 23. P. 371–393. doi: 10.1007/s10811-010-9560-4
- Crouch I. J., Smith M. T., van Staden J., Lewis M. J., Hoard G. V. Identification of auxins in a commercial seaweed concentrate // *J. Plant Physiol.* 1992. Vol. 139. P. 590–594. doi: 10.1016/S0176-1617(11)80375-5
- Crouch I. J., van Staden J. Evidence for rooting factors in a seaweed concentrate prepared from *Ecklonia maxima* // *J. Plant Physiol.* 1991. Vol. 137. P. 319–322. doi: 10.1016/S0176-1617(11)80138-0
- Crouch I. J., van Staden J. Effect of seaweed concentrate on the establishment and yield of greenhouse tomato plants // *J. Appl. Phycol.* 1992. Vol. 4. P. 291–296. doi: 10.1007/BF02185785
- Crouch I. J., van Staden J. Evidence for the presence of plant growth regulators in commercial seaweed products // *Plant Growth Regul.* 1993a. Vol. 13. P. 21–29. doi: 10.1007/BF00207588
- Crouch I. J., van Staden J. Effect of seaweed concentrate from *Ecklonia maxima* (Osbeck) Papenfuss on *Meloidogyne incognita* infestation on tomato // *J. Appl. Phycol.* 1993b. Vol. 5. P. 37–43. doi: 10.1007/BF02182420
- De Waele D., McDonald A. H., De Waele E. Influence of seaweed concentrate on the reproduction of *Pratylenchus zeae* (Nematoda) on maize // *Nematologica.* 1988. Vol. 34. P. 71–77. doi: 10.1163/002825988X00062
- Di Stasio E., Rouphael Y., Colla G., Raimondi G., Giordano M., Pannico A., El-Nakhel C., De Pascale S. The influence of *Ecklonia maxima* seaweed extract on growth, photosynthetic activity and mineral composition of *Brassica rapa* L. subsp. *sylvestris* under nutrient stress conditions // *Eur. J. Hortic. Sci.* 2017. Vol. 82. P. 286–293. doi: 10.17660/eJHS.2017/82.6.3
- Digruber T., Sas, L., Cseri A., Paul K., Nagy A. V., Remenyik J., Molnar I., Vass I., Toldi O., Gyuricza C., Dudits D. Stimulation of energy willow biomass with triacontanol and seaweed extract // *Ind. Crops Prod.* 2018. Vol. 120. P. 104–112. doi: 10.1016/J.INDCROP.2018.04.047
- Dixon G. R., Walsh U. F. Suppressing *Pythium ultimum* induced damping-off in cabbage seedlings by biostimulation with proprietary liquid seaweed extracts // *Acta Hort.* 2004. Vol. 635. P. 103–106. doi: 10.17660/ActaHortic.2004.635.13

- Dong Y., Zhang L. Quorum sensing and quorum-quenching enzymes // J. Microbiol. 2005. Vol. 43 (Suppl). P. 101–109.
- Du Jardin P. Plant biostimulants: Definition, concept, main categories and regulation // Sci. Hortic. 2015. Vol. 196. P. 3–14. doi: 10.1016/j.scienta.2015.09.021
- Duarte M. E. R., Cardoso M. A., Nosedá M. D., Cerezo A. S. Structural studies on fucoidan from brown seaweed *Sagassum stenophyllum* // Carbohydrate Res. 2001. Vol. 333. P. 281–293. doi: 10.1016/S0008-6215(01)00149-5
- Elansary H. O., Yessoufou K., Abdel-Hamid A. M. E., El-Esawi M. A., Ali H. M., Elshikh M. S. Seaweed extracts enhance salam turfgrass performance during prolonged irrigation intervals and saline shock // Front. Plant Sci. 2017. Vol. 8. 830 p. doi: 10.3389/fpls.2017.00830
- El-Ansary M. S. M., Hamouda R. A. Biocontrol of root-knot nematode infected banana plants by some marine algae // Russ. J. Mar. Biol. 2014. Vol. 40. P. 140–146. doi: 10.1134/S1063074014020047
- Ertani A., Francioso O., Tinti A., Schiavon M., Pizzeghello D., Nardi S. Evaluation of seaweed extracts from *Laminaria* and *Ascophyllum nodosum* spp. as biostimulants in *Zea mays* L. using a combination of chemical, biochemical and morphological approaches // Front. Plant Sci. 2018. Vol. 9. P. 428. doi: 10.3389/fpls.2018.00428
- Ervin E. H., Zhang X., Fike J. Ultraviolet-B radiation damage on Kentucky bluegrass II: Hormone supplement effects // Hort. Sci. 2004. Vol. 39. P. 1471–1474. doi: 10.21273/HORTSCI.39.6.1471
- European Union. Regulation (EU) 2019/1009 of the European Parliament and of the Council of 5 June 2019 laying down rules on the making available on the market of EU fertilising products and amending Regulations (EC) No 1069/2009 and (EC) No 1107/2009 and repealing Regula. 2019. 114 p. URL: <https://eur-lex.europa.eu/eli/reg/2019/1009/oj> (дата обращения: 05.02.2021).
- Featonby-Smith B. C., van Staden J. The effect of seaweed concentrate on the growth of tomato plants in nematode-infested soil // Sci. Hortic. 1983a. Vol. 20. P. 137–146.
- Featonby-Smith B. C., van Staden J. The effect of seaweed concentrate and fertilizer on the growth of *Beta vulgaris* // Z. Pflanzenphysiol. 1983b. Vol. 112. P. 155–162.
- Featonby-Smith B. C., van Staden J. The effect of seaweed concentrate and fertilizer on growth and the endogenous cytokinin content of *Phaseolus vulgaris* // S. Afr. J. Bot. 1984. Vol. 3. P. 375–379.
- Featonby-Smith B. C., van Staden J. Effects of seaweed concentrate on grain yield in barley // S. Afr. J. Bot. 1987. Vol. 53. P. 125–128.
- Fei H., Crouse M., Papadopoulos Y., Vessey J. K. Enhancing the productivity of hybrid poplar (*Populus hybrid*) and switchgrass (*Panicum virgatum* L.) by the application of beneficial soil microbes and a seaweed extract // Biomass Bioenergy. 2017. Vol. 107. P. 122–134.
- Fike J. H., Allen V. G., Schmidt R. E., Zhang X., Fontenot J. P., Bagley C. P., Ivy R. L., Evans R. R., Coelho R. W., Wester D. B. Tasco-Forage: I. Influence of a seaweed extract on antioxidant activity in tall festue and in ruminants // J. Anim. Sci. 2001. Vol. 79. P. 1011–1021. doi: 10.2527/2001.7941011x
- Finnie J. F., van Staden J. Effect of seaweed concentrate and applied hormones on *in vitro* cultured tomato roots // J. Plant Physiol. 1985. Vol. 120. P. 215–222. doi: 10.1016/S0176-1617(85)80108-5
- Frióni T., Sabbatini P., Tombesi S., Norrie J., Poni S., Gatti M., Palliotti A. Effects of a biostimulant derived from the brown seaweed *Ascophyllum nodosum* on ripening dynamics and fruit quality of grapevines // Sci. Hortic. 2018. Vol. 232. P. 97–106. doi: 10.1016/2Fj.scienta.2017.12.054
- Fritig B., Heitz T., Legrand M. Antimicrobial proteins in induced plant defense // Curr. Opin. Immunol. 1998. Vol. 10. P. 16–22. doi: 10.1016/s0952-7915(98)80025-3
- Genard H., Le Saos J., Billard J.-P., Tremolieres A., Boucaud J. Effect of salinity on lipid composition, glycine betaine content and photosynthetic activity in chloroplasts of *Suaeda maritime* // Plant Physiol. Biochem. 1991. Vol. 29. P. 421–427.
- Goni O., Quille P., O'Connell S. *Ascophyllum nodosum* biostimulants and their role in enhancing tolerance to drought stress in tomato plants // Plant Physiol. Biochem. 2018. Vol. 126. P. 63–73. doi: 10.1016/j.plaphy.2018.02.024
- Gopala R. P. Gibberellin-like behaviour of α -tocophero; in green gram *Vigna radiata* // Geobios. 1984. Vol. 11. P. 21–25.
- Govindan M., Hodge J. D., Brown K. A., Nunez-Smith M. Distribution of cholesterol in Caribbean marine algae // Steroids. 1993. Vol. 58. P. 178–180. doi: 10.1016/0039-128x(93)90065-u
- Grannam A., Abbas A., Alek H., Al-Waari Z., Al-Ktaifani M. Enhancement of local plant immunity against tobacco mosaic virus infection after treatment with sulphaned-carrageenan from red alga (*Hypnea musciformis*) // Physiol. Mol. Plant Pathol. 2013. Vol. 84. P. 19–27. doi: 10.1016/j.pmpp.2013.07.001
- Hahn H., de Zacks R., Kende H. Cytokinin formation in pea seeds // Naturwissenschaften. 1974. Vol. 61. P. 170–171.
- Hamana K., Matsuzaki S., Niitsu M., Samejima K., Nagashima H. Polyamines of unicellular thermoacidophilic red alga *Cyanidium caldarium* // Phytochemistry. 1990. Vol. 29. P. 377–380. doi: 10.1016/0031-9422(90)85082-Q
- Hamdy A. E. A., Dawes C. J. Proximate constituents and lipid chemistry in two species of *Sargassum* from the west coast Florida // Bot. Mar. 1988. Vol. 31. P. 79–81. doi: 10.1515/botm.1988.31.1.79
- Hamza B., Suggars A. Biostimulants: myths and realities // Turfgrass Trends. 2001. Vol. 10. P. 6–10.
- Hankins S. D., Hockey H. P. The effect of a liquid seaweed extract from *Ascophyllum nodosum* (Fucales, Phaeophyta) on the two spotted red spider mite *Tetranychus urticae* // Hydrobiologia. 1990. Vol. 204(205). P. 555–559.
- Hartmann H. T., Kester D. E. Plant propagation: Principles and practices (4th Edn.), Englewood Cliffs, USA: Prentice Hall, 1983. P. 234–297.
- Hussain A., Boney A. D. Isolation of kinin-like substances from *Laminaria digitata* // Nature. 1969. Vol. 223. P. 504–505.

- Hussain A., Boney A. D. Hydrophilic growth inhibitors from *Laminaria* and *Ascophyllum* // *New Phytol.* 1973. Vol. 72. P. 403–410.
- Ishii T., Aikawa J., Kirino S., Kitabayashi H., Matsu-moto I., Kadoya K. Effects of alginate oligosaccharide and polyamines on hyphal growth of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and their infectivity of citrus roots // *Proceedings of the 9th International Society of Citriculture Congress, Orlando, FL, 3–7 December, 2000.* P. 1030–1032.
- Jannin L., Arkoun M., Etienne P., Laîné P., Goux D., Garnica M., Fuentes M., Francisco S. S., Baigorri R., Cruz F., Garcia-Mina J. *Brassica napus* growth is promoted by *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. seaweed extract: microarray analysis and physiological characterization of N, C, and S metabolisms // *J. Plant Growth Regul.* 2013. Vol. 32. P. 31–52. doi: 10.1007/s00344-012-9273-9
- Jeannin I., Lescure J. C., Morot-Gaudry J. F. The effects of aqueous seaweed sprays on the growth of maize // *Bot. Mar.* 1991. Vol. 34. P. 469–473. doi: 10.1515/botm.1991.34.6.469
- Jennings R. C. Gibberellins as endogenous growth regulators in green and brown algae // *Planta.* 1968. Vol. 80. P. 34–42.
- Jensen A. Tocopherol content of seaweed and seaweed meal. I. Analytical methods and distribution of tocopherols in benthic algae // *J. Sci. Food and Agric.* 1969. Vol. 20. P. 449–453.
- Ji R., Dong G., Shi W., Min J. Effects of liquid organic fertilizers on plant growth and rhizosphere soil characteristics of *Chrysanthemum* // *Sustainability.* 2017. Vol. 9. 841 p. doi: 10.3390/su9050841
- Jithesh M. N., Shukla P. S., Kant P., Josh J., Critchley A. T., Prithiviraj B. Physiological and transcriptomics analyses reveal that *Ascophyllum nodosum* extracts induce salinity tolerance in *Arabidopsis* by regulating the expression of stress responsive genes // *J. Plant Growth Regul.* 2019. Vol. 38. P. 463–478. doi: 10.1007/s00344-018-9861-4
- Kadam S. U., Tiwari B. K., O'Connell S., O'Donnell C. P. Effect of ultrasound pretreatment on the extraction kinetics of bioactives from brown seaweed (*Ascophyllum nodosum*) // *Sep. Sci. Technol.* 2015. Vol. 50. P. 670–675. doi: 10.1080/01496395.2014.960050
- Kadam S. U., Tiwari B. K., O'Donnell C. P. Application of novel extraction technologies for bioactives from marine algae // *J. Agric. Food Chem.* 2013. Vol. 61. P. 4667–4675. doi: 10.1021/jf400819p
- Kapur B., Sarıdaş M. A., Çeliktöpus E., Kafkas E., Kargı S. P. Health and taste related compounds in strawberries under various irrigation regimes and bio-stimulant application // *Food Chem.* 2018. Vol. 263. P. 67–73. doi: 10.1016/j.foodchem.2018.04.108
- Kasim W. A. E.-A., Saad-Allah K. M., Hamouda M. Seed priming with extracts of two seaweeds alleviates the physiological and molecular impacts of salinity stress on radish (*Raphanus sativus*) // *Int. J. Agric. Biol.* 2016. Vol. 18. P. 653–660. doi: 10.17957/IJAB/15.0152
- Khan W., Rayirath U. P., Subramanian S., Jithesh M. N., Rayorath P., Hodges D. M., Critchley A. T., Craigie J. S., Norrie J., Prithiviraj B. Seaweed extracts as biostimulants of plant growth and development // *J. Plant Growth Regul.* 2009. Vol. 28. P. 386–399. doi: 10.1007/s00344-009-9103-x
- Kingman A. R., Moore J. Isolation, purification and quantification of several growth regulating substances in *Ascophyllum nodosum* (Phaeophyta) // *Bot. Mar.* 1982. Vol. 25. P. 149–153. doi: 10.1515/botm.1982.25.4.149
- Klarzynski O., Plesse B., Joubert J. M., Yvin J. C., Kopp M., Kloareg B., Fritig B. Linear beta-1, 3 glucans are elicitors of defense responses in tobacco // *Plant Physiol.* 2000. Vol. 124. P. 1027–1038. doi: 10.1104/pp.124.3.1027
- Klarzynski O., Descamps V., Plesse B., Yvin J.-C., Kloareg B., Fritig B. Sulfated fucan oligosaccharides elicit defense responses in tobacco and local and systemic resistance against tobacco mosaic virus // *Mol. Plant Microbe Interact.* 2003. Vol. 16. P. 115–122. doi: 10.1094/MPMI.2003.16.2.115
- Kloareg B., Quatrano R. S. Structure of the cell walls of marine algae and ecophysiological functions of the matrix polysaccharides // *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 1988. Vol. 26. P. 259–315.
- Kobayashi A., Tai A., Kanzaki H., Kawazu K. Elicitor-active oligosaccharides from algal laminaran stimulate the production of antifungal compounds in alfalfa // *Z. Naturforsch.* 1993. Vol. 48. P. 575–579. doi: 10.1515/znc-1993-7-808
- Kowalski B., Jager A. K., van Staden J. The effect of a seaweed concentrate on the *in vitro* growth and acclimatization of potato plantlets // *Potato Res.* 1999. Vol. 42. P. 131–139.
- Kulkarni M. G., Rengasamy K. R. R., Pendota S. C., Gruz J., Plackova L., Novak O., Dolezal K., Van Staden J. Bioactive molecules derived from smoke and seaweed *Ecklonia maxima* showing phytohormone-like activity in *Spinacia oleracea* L. // *N. Biotechnol.* 2019. Vol. 48. P. 83–89. doi: 10.1016/j.nbt.2018.08.004
- Kuwada K., Utamura M., Matsushita I., Ishii T. Effect of tangle stock ground extracts on *in vitro* hyphal growth of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and their *in vivo* infections of citrus roots. In: *Proceed. 9th Int. Soc. of Citriculture Congress, Orlando, FL, 3–7 Dec. 2000.* P. 1034–1037.
- Kuwada K., Wamocho L. S., Utamura M., Matsushita I., Ishii T. Effect of red and green algal extracts on hyphal growth of arbuscular fungi, and on mycorrhizal development and growth of papaya and passion fruit // *Agron. J.* 2006. Vol. 98. P. 1340–1344. doi: 10.2134/agronj2005.0354
- Lane C. E., Mayes C., Druehl L. D., Saunders G. W. A multi-gene molecular investigation of the kelp (*Laminariales*, *Phaeophyceae*) supports substantial taxonomic re-organization // *J. Phycol.* 2006. Vol. 42. P. 493–512. doi: 10.1111/j.1529-8817.2006.00204.x
- Layek J., Das A., Idapuganti R. G., Sarkar D., Ghosh A., Zodape S. T., Lal R., Yadav G. S., Panwar A. S., Ngachan S., Layek J., Das A., Ramkrushna G. I., Trivedi K., Yesuraj D., Chandramohan M., Kubavat D., Agarwal P. K., Ghosh A. Seaweed extract as organic bio-stimulant improves productivity and quality of rice in eastern Himalayas // *J. Appl. Phycol.* 2018. Vol. 30. P. 547–558. doi: 10.1007/s10811-017-1225-0

- Leclerc M., Caldwell C. D., Lada R. R. Effect of plant growth regulators on propagule formation in *Hemerocallis* spp. and *Hosta* spp. // Hort. Sci. 2006. Vol. 41. P. 651–653. doi: 10.21273/HORTSCI.41.3.651
- Liu H., Chen X., Song L., Li K., Zhang X., Liu S., Qin Y., Li P. Polysaccharides from *Grateloupia filicina* enhance tolerance of rice seeds (*Oryza sativa* L.) under salt stress // Int. J. Biol. Macromol. 2019. Vol. 124. P. 1197–1204. doi: 10.1016/j.ijbiomac.2018.11.270
- Lizzi Y., Coulomb C., Polian C., Coulomb P. J., Coulomb P. O. Seaweed and mildew: what does the future hold? Laboratory tests have produced encouraging results // Phytoma. 1998. Vol. 508. P. 29–30.
- Machado L. P., Matsumoto S. T., Jamal C. M., da Silva M. B., da Cruz Centeno D., Neto P. C., de Carvalho L. R., Yokoya N. S. Chemical analysis and toxicity of seaweed extracts with inhibitory activity against tropical fruit anthracnose fungi // J. Sci. Food Agric. 2014. Vol. 94. P. 1739–1744. doi: 10.1002/jsfa.6483
- Mancuso S., Azzarello E., Mugnai S., Briand X. Marine bioactive substances (IPA extract) improve ion fluxes and water stress tolerance in potted *Vitis vinifera* plants // Adv. Hortic Sci. 2006. Vol. 20. P. 156–161.
- Manefield M., Rasmussen T. B., Henzter M., Andersen J. B., Steinberg P., Kjelleberg S., Givskov M. Halogenated furanones inhibit quorum sensing through accelerated LuxR turnover // Microbiology. 2002. Vol. 148. P. 1119–1127.
- Marais M. F., Joseleau J. P. A fucoidan fraction from *Ascophyllum nodosum* // Carbohydrate Res. 2001. Vol. 336. P. 155–159. doi: 10.1016/S0008-6215(01)00257-9
- Masondo N. A., Kulkarni M. G., Finnie J. F., Van Staden J. Influence of biostimulants-seed-priming on *Ceratostroma triloba* germination and seedling growth under low temperatures, low osmotic potential and salinity stress // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2018. Vol. 147. P. 43–48. doi: 10.1016/j.ecoenv.2017.08.017
- Mattner S. W., Milinkovic M., Arioli T. Increased growth response of strawberry roots to a commercial extract from *Durvillaea potatorum* and *Ascophyllum nodosum* // J. Appl. Phycol. 2018. Vol. 30. P. 2943–2951. doi: 10.1007/s10811-017-1387-9
- McKersie B. D., Leshem Y. Y. Stress and stress coping in cultivated plants. Dordrecht: Kluwer Academic Publ., 1994. 256 p. doi: 10.1007/978-94-017-3093-8
- Mercier L., Lafitte C., Borderies G., Briand X., Esquerré-Tugayé M. T., Fournier J. The algal polysaccharide carrageenans can act as an elicitor of plant defence // New Phytol. 2001. Vol. 149. P. 43–51. doi: 10.1046/j.1469-8137.2001.00011.x
- Michalak I., Chojnacka K. Algae as production systems of bioactive compounds // Eng. Life Sci. 2015. Vol. 15. P. 160–176. doi: 10.1002/elsc.201400191
- Michalak I., Chojnacka K. The potential usefulness of a new generation of agro-products based on raw materials of biological origin // Acta Sci. Pol. Hortorum Cultus. 2016. Vol. 15. P. 97–120.
- Michalak I., Chojnacka K., Saeid A. Plant growth biostimulants, dietary feed supplements and cosmetics formulated with supercritical CO₂ algal extracts // Molecules. 2017. Vol. 22. P. 66–83. doi: 10.3390/molecules22010066
- Milton R. F. Improvements in or relating to horticultural and agricultural fertilizers. The Patent Office London, 1952. No. 664. 989 p.
- Mooney P. A., van Staden J. Algae and cytokinins // J. Plant Physiol. 1986. Vol. 123. P. 1–21. doi: 10.1016/S0176-1617(86)80061-X
- Mugnai S., Azzarello E., Pandolfi C., Salamagne S., Briand X., Mancuso S. Enhancement of ammonium and potassium root influxes by the application of marine bioactive substances positively affects *Vitis vinifera* plant growth // J. Appl. Phycol. 2008. Vol. 20. P. 177–182. doi: 10.1007/s10811-007-9203-6
- Nabil S., Cosson J. Seasonal variations in sterol composition of *Delesseria sanguinea* (Ceramiiales, Rhodophyta) // Hydrobiologia. 1996. Vol. 326(327). P. 511–514. doi: 10.1007/BF00047854
- Naidu B. P., Jones G. P., Paleg L. G., Poljakoff-Mayber A. Proline analogues of *Melaleuca* species: response of *Melaleuca lanceolata* and *M. uncinata* to water stress and salinity // Aust. J. Plant Physiol. 1987. Vol. 14. P. 669–677. doi: 10.1071/PP9870669
- Nelson W. R., van Staden J. The effect of seaweed concentrate on wheat culms // J. Plant Physiol. 1984. Vol. 115. P. 433–437. doi: 10.1016/S0176-1617(84)80042-5
- Nelson W. R., Van Staden J. 1-Aminocyclopropane-carboxylic acid in seaweed concentrate // Bot. Mar. 1985. Vol. 28. P. 415–417. doi: 10.1515/botm.1985.28.9.415
- Nelson W. R., van Staden J. Effect of seaweed concentrate on the growth of wheat // S. Afr. J. Sci. 1986. Vol. 82. P. 199–200.
- Niemann D. I., Dorfling K. Growth inhibitors and growth promoters in *Enteromorpha compressa* (Chlorophyta) // J. Phycol. 1980. Vol. 16. P. 383–389. doi: 10.1111/j.1529-8817.1980.tb03049.x
- Norrie J., Keathley J. P. Benefits of *Ascophyllum nodosum* marine-plant extract applications to 'Thompson seedless' grape production // Acta Hort. 2006. Vol. 727. P. 243–247. doi: 10.17660/ActaHortic.2006.727.27
- Okolie C. L., Mason B., Mohan A., Pitts N., Udenigwe C. C. The comparative influence of novel extraction technologies on in vitro prebiotic-inducing chemical properties of fucoidan extracts from *Ascophyllum nodosum* // Food Hydrocoll. 2019. Vol. 90. P. 462–471. doi: 10.1016/j.foodhyd.2018.12.053
- Omar H., Ahdullarif B., Al-Kazan M., El-Gendy A. Various applications of seaweed improves growth and biochemical constituents of *Zea mays* L. and *Helianthus annuus* L. // J. Plant Nutr. 2015. Vol. 38, no. 1. P. 28–40.
- Onet A., Dincua L. C., Grenni P., Laslo V., Teusdea A. C., Vasile D. L., Enescu R. E., Crisan V. E. Biological indicators for evaluating soil quality improvement in a soil degraded by erosion processes // J. Soils Sediments. 2019. Vol. 19. P. 2393–2404. doi: 10.1007/s11368-018-02236-9
- Painter T. J. Algal polysaccharides // The polysaccharides / Ed. G. O. Aspinall. New York: Academic Press, 1983. P. 195–285. doi: 10.1016/B978-0-12-065602-8.50009-1
- Panda D., Pramanik K., Nayak B. R. Use of seaweed extracts as plant growth regulators for sustainable ag-

riculture // Int. J. Biores. Stress Manag. 2012. Vol. 3. P. 404–411.

Paparella S., Araújo S. S., Rossi G., Wijayasinghe M., Carbonera D., Balestrazzi A. Seed priming: state of the art and new perspectives // Plant Cell Rep. 2015. Vol. 34. P. 1281–1293. doi: 10.1007/s00299-015-1784-y

Patel K., Agarwal P., Agarwal P. K. *Kappaphycus alvarezii* sap mitigates abiotic-induced stress in *Triticum durum* by modulating metabolic coordination and improves growth and yield // J. Appl. Phycol. 2018. Vol. 30. P. 2659–2673. doi: 10.1007/s10811-018-1423-4

Praveen A. M., Parvathy K. K. R., Jayabalan R., Balasubramanian P. Dietary fiber from Indian edible seaweeds and its in-vitro prebiotic effect on the gut microbiota // Food Hydrocoll. 2019. Vol. 96. P. 343–353. doi: 10.1016/j.foodhyd.2019.05.031

Ragan M. A., Chapman D. J. A biochemical phylogeny of the protists. New York: Academic Press, 1978. 317 p.

Rasmussen T. B., Manefield M., Andersen J. B., Eberl L., Anthoni U., Christophersen C., Steinberg P., Kjelleberg S., Givskov M. How *Delisea pulchra* furanones affect quorum sensing and swarming motility in *Serratia liquefaciens* MG1 // Microbiol. 2000. Vol. 146. P. 3237–3244. doi: 10.1099/00221287-146-12-3237

Rasyid A. Evaluation of nutritional composition of the dried seaweed *Ulva lactuca* from Pameungpeuk waters, Indonesia // Trop. Life Sci. Res. 2017. Vol. 28. P. 119. doi: 10.21315/tlsr2017.28.2.9

Rathore S. S., Chaudhary D. R., Boricha G. N., Ghosh A., Bhatt B. P., Zodape S. T., Patolia J. S. Effect of seaweed extract on the growth, yield and nutrient uptake of soybean (*Glycine max*) under rainfed conditions // S. Afr. J. Bot. 2009. Vol. 75. P. 351–355. doi: 10.1016/j.sajb.2008.10.009

Rayorath P., Narayanan J. M., Farid A., Khan W., Palanisamy R., Hankins S., Critchley A. T., Prithiviraj B. Rapid bioassays to evaluate the plant growth promoting activity of *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. using a model plant, *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh // J. Appl. Phycol. 2008. Vol. 20. P. 423–429. doi: 10.1007/s10811-007-9280-6

Renaut S., Masse J., Norrie J. P., Blal B., Hijri M. A commercial seaweed extract structured microbial communities associated with tomato and pepper roots and significantly increased crop yield // Microb. Biotechnol. 2019. Vol. 12. P. 1346–1358. doi: 10.1111/1751-7915.13473

Rioux L. E., Turgeon S. L., Beaulieu M. Characterization of polysaccharides extracted from brown seaweeds // Carbohydr. Polym. 2007. Vol. 69. P. 530–537. doi: 10.1016/j.carbpol.2007.01.009

Rodrigues D., Costa-Pinto A. R., Sousa S., Vasconcelos M. W., Pintado M. M., Pereira L., Rocha-Santos T. A. P., da Costa J. P., Silva A. M. S., Duarte A. C., Gomes A. M. P., Freitas A. C. *Sargassum muticum* and *Osmundea pinnatifida* enzymatic extracts: chemical, structural, and cytotoxic characterization // Mar. Drugs. 2019. Vol. 17(4): 209. doi: 10.3390/md17040209

Rojas C., Senthil-Kumar M., Tzin V., Mysore K. Regulation of primary plant metabolism during plant-pathogen interactions and its contribution to plant defense // Front. Plant Sci. 2014. Vol. 5. P. 17. doi: 10.3389/fpls.2014.00017

Saa S., Olivos-Del Rio A., Castro S., Brown P. H. Foliar application of microbial and plant based biostimulants increases growth and potassium uptake in almond (*Prunus dulcis* [Mill.] D. A. Webb) // Front. Plant Sci. 2015. Vol. 6. P. 87. doi: 10.3389/fpls.2015.00087

Sahayaraj K., Kalidas S. Evaluation of nymphicidal and ovicidal effect of a seaweed, *Padina pavonica* (Linn.) (Phaeophyceae) on cotton pest, *Dysdercus cingulatus* (Fab.) // Indian J. Geo-Marine Sci. 2011. Vol. 40. P. 125–129.

Sanderson K. J., Jameson P. E. The cytokinins in a liquid seaweed extract: Could they be the active ingredients? // Acta Hort. 1986. No. 179. P. 113–116.

Schmidt R. E., Ervin E. H., Zhang X. Questions and answers about biostimulants // Golf Course Manage. 2003. Vol. 71. P. 91–94.

Sharma H. S. S., Fleming C., Selby C., Rao J. R., Martin T. Plant biostimulants: A review on the processing of macroalgae and use of extracts for crop management to reduce abiotic and biotic stresses // J. Appl. Phycol. 2014. Vol. 26. P. 465–490. doi: 10.1007/s10811-013-0101-9

Sharma S., Chen C., Khatri K., Rathore M. S., Pandey S. P. *Gracilaria dura* extract confers drought tolerance in wheat by modulating abscisic acid homeostasis // Plant Physiol. Biochem. 2019. Vol. 136. P. 143–154. doi: 10.1016/j.plaphy.2019.01.015

Shrivastava P., Kumar R. Soil salinity: A serious environmental issue and plant growth promoting bacteria as one of the tools for its alleviation // Saudi J. Biol. Sci. 2015. Vol. 22. P. 123–131. doi: 10.1016/j.sjbs.2014.12.001

Shukla P. S., Mantin E. G., Adil M., Bajpai S., Critchley A. T., Prithiviraj B. *Ascophyllum nodosum*-based biostimulants: sustainable applications in agriculture for the stimulation of plant growth, stress tolerance, and disease management // Front. Plant Sci. 2019. Vol. 10. P. 655. doi: 10.3389/fpls.2019.00655

Shukla P. S., Shotton K., Norman E., Neily W., Critchley A. T., Prithiviraj B. Seaweed extract improve drought tolerance of soybean by regulating stress-response genes // AoB Plants. 2018. Vol. 10. p. 1051. doi: 10.1093/aobpla/plx051

Slávik M. Production of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) seedlings on substrate mixes using growth stimulants // J. For. Sci. 2005. Vol. 51. P. 15–23. doi: 10.17221/4540-JFS

Spann T. M., Little H. A. Applications of a commercial extract of the brown seaweed *Ascophyllum nodosum* increases drought tolerance in container-grown 'Hamlin' Sweet Orange nursery trees // Hort. Sci. 2011. Vol. 46. P. 577–582. doi: 10.21273/HORTSCI.46.4.577

Stamatiadis S., Evangelou L., Yvin J.-C., Tsadilas C., Mina J. M. G., Cruz F. Responses of winter wheat to *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. extract application under the effect of N fertilization and water supply // J. Appl. Phycol. 2015. Vol. 27. P. 589–600. doi: 10.1007/s10811-014-0344-0

Stephenson W. M. The effect of hydrolyzed seaweed on certain plant pests and diseases // Proc. Int. Seaweed Symp. 1966. Vol. 5. P. 405–415. doi: 10.1016/B978-0-08-011841-3.50064-1

- Stevens G. A., Westwood M. N. Fruit set and cytokinin-like activity in the xylem sap of sweet cherry (*Prunus avium*) as affected by rootstock // *Physiol. Plant*. 1984. Vol. 61. P. 464–468. doi: 10.1111/j.1399-3054.1984.tb06357.x
- Stirk W. A., Novak M. S., van Staden J. Cytokinins in macroalgae // *Plant Growth Regul.* 2003. Vol. 41. P. 13–24. doi: 10.1023/A:1027376507197
- Stirk W. A., Arthur G. D., Lourens A. F., Novak O., Strnad M., van Staden J. Changes in cytokinin and auxin concentrations in seaweed concentrates when stored at an elevated temperature // *J. Appl. Phycol.* 2004. Vol. 16. P. 31–39. doi: 10.1023/B:JAPH.0000019057.45363.f5
- Stirk W. A., Novak O., Hradecka V., Pencik A., Rolcik J., Strnad M., Van Staden J. Endogenous cytokinins, auxins and abscisic acid in *Ulva fasciata* (Chlorophyta) and *Dictyota humifusa* (Phaeophyta): Towards understanding their biosynthesis and homeostasis // *Eur. J. Phycol.* 2009. Vol. 44. P. 231–240. doi: 10.1080/09670260802573717
- Stirk W. A., van Staden J. Isolation and identification of cytokinins in a new commercial seaweed product made from *Fucus serratus* L. // *J. Appl. Phycol.* 1997. Vol. 9. P. 327–330. doi: 10.1023/A:1007910110045
- Tay S. A., Macleod J. K., Palni L. M., Letham D. S. Detection of cytokinins in a seaweed extract // *Phytochemistry*. 1985. Vol. 24. P. 2611–2614. doi: 10.1016/S0031-9422(00)80679-2
- Terriere L. C., Rajadhyaksha N. Reduced fecundity of the two spotted spider mite on metal-chelate treated leaves // *J. Econ. Entomol.* 1964. Vol. 57. P. 95–99. doi: 10.1093/jee/57.1.95
- Thompson B. Five years of Irish trials on biostimulants: the conversion of a skeptic // *USDA Forest Serv. Proc.* 2004. Vol. 33. P. 72–79.
- Tietz A., Ruttkowski U., Kohler R., Kasprisk W. Further investigations on the occurrence and the effects of abscisic acid in algae // *Biochem. Physiol. Pflanzen*. 1989. Vol. 184. P. 259–266. doi: 10.1016/S0015-3796(89)80011-3
- Tilman D., Cassman K. G., Matson P. A., Naylor R., Polasky S. Agricultural sustainability and intensive production practices // *Nature*. 2002. Vol. 418. P. 671–677.
- Trivedi K., Anand K. V., Vaghela P., Ghosh A. Differential growth, yield and biochemical responses of maize to the exogenous application of *Kappaphycus alvarezii* seaweed extract, at grain-filling stage under normal and drought conditions // *Algal Res.* 2018. Vol. 35. P. 236–244. doi: 10.1016/j.algal.2018.08.027
- Trejo Valencia R., Sánchez Acosta L., Fortis Hernández M., Preciado Rangel P., Gallegos Robles M. Á., Antonio Cruz R. C., Vázquez Vázquez C. Effect of seaweed aqueous extracts and compost on vegetative growth, yield, and nutraceutical quality of cucumber (*Cucumis sativus* L.) fruit // *Prime Archives in Agronomy*. Hyderabad, India: Vide Leaf, 2020. P. 1–25.
- van Loon L. C., van Strien E. A. The families of pathogenesis related proteins, their activities, and comparative analysis of PR-1 type proteins // *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 1999. Vol. 55. P. 85–97. doi: 10.1006/pmpp.1999.0213
- Vasquez V., Martinez R., Bernal C. Enzyme-assisted extraction of proteins from the seaweeds *Macrocystis pyrifera* and *Chondracanthus chamissoi*: characterization of the extracts and their bioactive potential // *J. Appl. Phycol.* 2019. Vol. 31. P. 1999–2010. doi: 10.1007/s10811-018-1712-y
- Vernieri P., Borghesi E., Ferrante A., Magnani G. Application of biostimulants in floating system for improving rocket quality // *J. Food Agric. Environ.* 2005. Vol. 3. P. 86–88. doi: 10.1234/4.2005.663
- Wachira F., Ogada J. *In vitro* regeneration of *Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze by somatic embryogenesis // *Plant Cell Rep.* 1995. Vol. 14. P. 463–466. doi: 10.1007/BF00234056
- Wang Y., Fu F., Li J., Wang G., Wu M., Zhan J., Chen X., Mao Z. Effects of seaweed fertilizer on the growth of *Malus hupehensis* Rehd. Seedlings, soil enzyme activities and fungal communities under replant condition // *Eur. J. Soil Biol.* 2016. Vol. 75. P. 1–7. doi: 10.1016/j.ejsobi.2016.04.003
- Whapham C. A., Blunden G., Jenkins T., Hankins S. D. Significance of betaines in the increased chlorophyll content of plants treated with seaweed extract // *J. Appl. Phycol.* 1993. Vol. 5. P. 231–234. doi: 10.1007/BF00004023
- Williams D. C., Brain K. R., Blunden G., Wildgoose P. B., Jewers K. Plant growth regulatory substances in commercial seaweed extracts // *Proc. Int. Seaweed Symp.* 1981. Vol. 8. P. 760–763.
- Wilson S. Frost management in cool climate vineyards // *University of Tasmania Research Report UT 99/1, Grape and Wine Research & Development Corporation*. 2001.
- Wu Y., Jenkins T., Blunden G., von Mende N., Hankins S. D. Suppression of fecundity of the root-knot nematode, *Meloidogyne javanica*, in monoxenic cultures of *Arabidopsis thaliana* treated with an alkaline extract of *Ascophyllum nodosum* // *J. Appl. Phycol.* 1997. Vol. 10. P. 91–94. doi: 10.1023/A:1008067420092
- Youssef L., Lallemand L., Giraud P., Soule F., Bhaw-Luximon A., Meilhac O., D'Hellencourt C. L., Jhurry D., Couprie J. Ultrasound-assisted extraction and structural characterization by NMR of alginates and carrageenans from seaweeds // *Carbohydr. Polym.* 2017. Vol. 166. P. 55–63. doi: 10.1016/j.carbpol.2017.01.041
- Zerri S. E. A., El Khalloufi F., Oudra B., Vasconcelos V. Seaweed bioactive compounds against pathogens and microalgae: potential uses on pharmacology and harmful algae bloom control // *Mar. Drugs*. 2018. Vol. 16. P. 55. doi: 10.3390/md16020055
- Zhang Q., Zhang J., Shen J., Silva A., Dennis D. A., Barrow C. J. A simple 96-well microplate method for estimation of total polyphenol content in seaweeds // *J. Appl. Phycol.* 2006. Vol. 18. P. 445–450. doi: 10.1007/s10811-006-9048-4
- Zhang X., Ervin E. H. Impact of seaweed extract-based cytokinins and zeatin riboside on creeping bentgrass heat tolerance // *Crop Sci.* 2008. Vol. 48. P. 364–370. doi: 10.2135/cropsci2007.05.0262
- Zhang X., Ervin E. H., Schmidt R. E. Physiological effects of liquid applications of a seaweed extract and a humic acid on creeping bentgrass // *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 2003. Vol. 128, no. 4. P. 492–496. doi: 10.21273/JASHS.128.4.0492

Zou P., Lu X., Zhao H., Yuan Y., Meng L., Zhang C., Li Y. Polysaccharides derived from the brown algae *Lessonia nigrescens* enhance salt stress tolerance to wheat seedlings by enhancing the antioxidant system and modulating intracellular ion concentration // *Front. Plant Sci.* 2019. Vol. 10. P. 48. doi: 10.3389/2Ffpls.2019.00048

Zvyagintseva T. N., Shevchenko N. M., Popivnich I. B., Isakov V. V., Scobun A. S., Sundukova E. V. A new procedure for separation of water-soluble polysaccharides from brown seaweeds // *Carbohydr. Res.* 1999. Vol. 322. P. 32–39. doi: 10.1016/S0008-6215(99)00206-2

Поступила в редакцию 10.02.2021

References

Bogolitsyn K. G., Kaplitsin P. A., Ul'yanovskii N. V., Pronina O. V. Kompleksnoe issledovanie khimicheskogo sostava burykh vodoroslei Belogo morya [Comprehensive study of the chemical composition of brown algae in the White Sea]. *Khim. rastitel'nogo syr'ya* [Chem. Plant Raw Materials]. 2012. No. 4. P. 153–160.

Evstratova L. P., Matveeva E. M., Nikolaeva E. V., Evstratov I. V. Novoe sredstvo v zashchite kartofelya ot zolotistoi tsistoobrazuyushchei nematody [A new method for protecting potatoes from golden cyst nematode]. *Kartofelevodstvo: Sovr. tekhnologii proizvodstva, khraneniya i pererabotki kartofelya: Mater. nauch.-prakt. konf.* [Potato growing: Current technologies for the production, storage, and processing of potatoes: Proceed. sci.-pract. conf.]. Moscow, 2017. P. 233–236.

Klochkova T. A., Klimova A. V., Klochkova N. G. Perspektivy ispol'zovaniya kamchatskikh laminariyevykh vodoroslei v regional'nom rastenievodstve [Prospects for the use of Kamchatka kelp algae in regional plant growing]. *Vestnik KamchatGTU* [Bull. Kamchatka St. Tech. Univ.]. 2019. No. 48. P. 90–103.

Yakhin O. I., Lubyaynov A. A., Yakhin I. A. Fiziologicheskaya aktivnost' biostimulyatorov i effektivnost' ikh primeneniya [Physiological activity of biostimulants and their effectiveness]. *Agrokimiya* [Agrochemistry]. 2016. No. 6. P. 72–94.

Zaostrovnykh V. I., Trofimova T. F., Shevchenko N. M., Chaikina E. L., Zvyagintseva T. N., Anisimov M. M. Vliyaniye uglevodsoedershashchikh biopolimerov iz morskikh vodoroslei na ustoychivost' soi k zabolevaniyam [Impact of carbohydrate-containing biopolymers from seaweed on the resistance of soybeans to diseases]. *Zashchita i karantin rastenii* [Plant Protection and Quarantine]. 2009. No. 12. P. 24.

Zhemchuzhin S. G., Spiridonov Yu. A., Bosak G. S. Biopetsitsidy: sovremennoe sostoyanie problemy (daidzhest publikatsii za 2012–2017 gg.) [Biopesticides: Modern condition of the problem (digest of publications for 2012–2017)]. *Agrokimiya* [Agrochemistry]. 2019. No. 11. P. 77–85.

Abbas S. M. The influence of biostimulants on the growth and on the biochemical composition of *Vicia faba* CV. Giza 3 beans. *Rom. Biotechnical. Lett.* 2013. Vol. 18, no. 2. P. 8061–8068.

Abdel Latif A. A. H., Strivastava A. K., Saber H., Alwaleed E. A., Tran L.-S. P. *Sargassum muticum* and *Jania rubens* regulate amino acid metabolism to improve growth and alleviate salinity in chickpea. *Sci. Rep.* 2017. Vol. 7. P. 1–12. doi: 10.1038/s41598-017-07692-w

Abe H., Uchiyama M., Sato R. Isolation and identification of native auxins in marine algae. *Agricult. Biol. Chem.* 1972. Vol. 36. P. 2259–2260. doi: 10.1271/bbb1961.36.2259

Abe H., Uchiyama M., Sato R. Isolation of phenylacetic acid and its p-hydroxy derivative as auxin-like substances from *Undaria pinnatifida*. *Agricult. Biol. Chem.* 1974. Vol. 38. P. 897–898. doi: 10.1271/bbb1961.38.897

Abetz P. Seaweed extracts: have they a place in Australian agriculture or horticulture? *J. Austral. Inst. Agric. Sci.* 1980. Vol. 46. P. 23–29.

Abetz P., Young C. L. The effect of seaweed extract sprays derived from *Ascophyllum nodosum* on lettuce and cauliflower crops. *Bot. Mar.* 1983. Vol. 26. P. 487–492.

Akula A., Akula C., Bateson M. Betaine: a novel candidate for rapid induction of somatic embryogenesis in tea (*Camellia sinensis* [L.] O. Kuntze). *Plant Growth Regul.* 2000. Vol. 30. P. 241–246.

Alam M., Braun G., Norrie J., Hodges D. Effect of *Ascophyllum* extract application on plant growth, fruit yield and soil microbial communities of strawberry. *Can. J. Plant Sci.* 2013. Vol. 93. P. 23–36. doi: 10.4141/CJPS2011-260

Alboofetileh M., Rezaei M., Tabarsa M. Enzyme-assisted extraction of *Nizamuddinina zanardinii* for the recovery of sulfated polysaccharides with anticancer and immune-enhancing activities. *J. Appl. Phycol.* 2019. Vol. 31. P. 1391–1402. doi: 10.1007/s10811-018-1651-7

Aldworth S. J., van Staden J. The effect of seaweed concentrate on seedling transplants. *S. Afr. J. Bot.* 1987. Vol. 53. P. 187–189.

Al-Ghamdi A. A., Elansary H. O. Synergetic effects of 5-aminolevulinic acid and *Ascophyllum nodosum* seaweed extracts on *Asparagus* phenolics and stress related genes under saline irrigation. *Plant Physiol. Biochem.* 2018. Vol. 129. P. 273–284. doi: 10.1016/j.plaphy.2018.06.008

Ali O., Ramsabhadra A., Jayaraman J. Biostimulatory activities of *Ascophyllum nodosum* extract in tomato and sweet pepper crops in a tropical environment. *PLOS One.* 2019. Vol. 14, e0216710. doi: 10.1371/journal.pone.0216710

Arora A., Sairam R. K., Srivastava G. C. Oxidative stress and antioxidative systems in plants. *Curr. Sci.* 2002. Vol. 82. P. 1227–1238.

Arthur G. D., Stirk W. A., van Staden J. Effect of a seaweed concentrate on the growth and yield of three varieties of *Capsicum annuum*. *S. Afr. J. Bot.* 2003. Vol. 69. P. 207–211. doi: 10.1016/S0254-6299(15)30348-3

Atzmon N., van Staden J. The effect of seaweed concentrate on the growth of *Pinus pinea* seedlings. *New Forest.* 1994. Vol. 8. P. 279–288. doi: 10.1007/BF00025373

Augusto A., Simoes T., Pedrosa R., Silva S. F. J. Evaluation of seaweed extracts functionality as post-harvest treatment for minimally processed Fuji

- apples. *Innov. Food Sci. Emerg. Technol.* 2016. Vol. 33. P. 589–595. doi: 10.1016/j.ifset.2015.10.004
- Bartel B. Auxin biosynthesis. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1997. Vol. 48. P. 51–66. doi: 10.1146/annurev.arplant.48.1.51
- Basak F. Effect of preharvest treatment with seaweed products, Kelpak® and Goëmar BM 86®, on fruit quality in apple. *Int. J. Fruit Sci.* 2008. Vol. 8. P. 1–14. doi: 10.1080/15538360802365251
- Basavaraja P. K., Yogendra N. D., Zodape S. T., Prakash R., Ghosh A. Effect of seaweed sap as foliar spray on growth and yield of hybrid maize. *J. Plant Nutr.* 2018. Vol. 41. P. 1851–1861. doi: 10.1080/01904167.2018.1463381
- Battacharyya D., Babgohari M. Z., Rathor P., Prithiviraj B. Seaweed extracts as biostimulants in horticulture. *Sci. Hortic.* 2015. Vol. 196. P. 39–48. doi: 10.1016/j.scienta.2015.09.012
- Beckett R. P., van Staden J. The effect of seaweed concentrate on the growth and yield of potassium stressed wheat. *Plant Soil.* 1989. Vol. 116. P. 29–36.
- Bernart M., Gerwick W. H. 3-(Hydroxyacetyl) indole, a plant growth regulator from the Oregon red alga *Prionitis lanceolata*. *Phytochemistry.* 1990. Vol. 29. P. 3697–3698. doi: 10.1016/0031-9422(90)85315-7
- Biddington N. L., Dearman A. S. The involvement of the root apex and cytokinins in the control of lateral root emergence in lettuce seedlings. *Plant Growth Regul.* 1982. Vol. 1. P. 183–193. doi: 10.1007/BF00036997
- Billard V., Etienne P., Jannin L., Garnica M., Cruz F., Garcia-Mina J.-M., Yvin J.-C., Ourry A. Two biostimulants derived from algae or humic acid induce similar responses in the mineral content and gene expression of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.). *J. Plant Growth Regul.* 2014. Vol. 33. P. 305–316. doi: 10.1007/s00344-013-9372-2
- Biostimulant Market: Trends, Forecast and Competitive Analysis // Research and Markets Report. April 2021. URL: <https://www.researchandmarkets.com/reports/5003421/biostimulant-market-trends-forecast-and#pos-0> (accessed: 05.02.2021).
- Blunden G. Agricultural uses of seaweeds and seaweed extracts. *Seaweed resources in Europe: uses and potential*. Eds. M. D. Guiry, G. Blunden. Wiley, Chichester, 1991. P. 65–81.
- Blunden G., Gordon S. M. Betaines and their sulphono analogues in marine algae. *Progress in Phycological Research*. Eds. F. E. Round, D. J. Chapman. Biopress Ltd, Bristol, 1986. Vol. 4. P. 39–80.
- Blunden G., Cripps A. L., Gordon S. M., Mason T. G., Turner C. H. The characterisation and quantitative estimation of betaines in commercial seaweed extracts. *Bot. Mar.* 1986. Vol. 29. P. 155–160.
- Blunden G., Jenkins T., Liu Y. Enhanced leaf chlorophyll levels in plants treated with seaweed extract. *J. Appl. Phycol.* 1997. Vol. 8. P. 535–543.
- Blunden G. Betaines in the plant kingdom and their use in ameliorating stress conditions in plants. *Acta Hort.* 2003. Vol. 597. P. 23–29. doi: 10.17660/ActaHortic.2003.597.2
- Boller T. Chemoperception of microbial signals in plant cells. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1995. Vol. 46. P. 189–214.
- Boukhari M. E. M. E., Barakate M., Bouhia Y., Lyamlouli K. Trends in seaweed extract based biostimulants: manufacturing process and beneficial effect on soil-plant systems. *Plants.* 2020. Vol. 9(3): 359. doi: 10.3390/plants9030359
- Bradacova K., Weber N. F., Morad-Talab N., Asim M., Imran M., Weinmann M., Neumann G. Micronutrients (Zn/Mn), seaweed extracts, and plant growth-promoting bacteria as cold-stress protectants in maize. *Chem. Biol. Technol. Agric.* 2016. P. 3–19. doi: 10.1186/s40538-016-0069-1
- Brain K. R., Chalopin M. C., Turner T. D., Blunden G., Wildgoose P. B. Cytokinin activity of commercial aqueous seaweed extract. *Plant Sci. Lett.* 1973. Vol. 1. P. 241–245. doi: 10.1016/0304-4211(73)90026-6
- Buggeln R. G., Craigie J. S. Evaluation of evidence for the presence of indole-3-acetic acid in marine algae. *Planta.* 1971. Vol. 97. P. 173–178. doi: 10.1007/BF00386764
- Burchett S., Fuller M. P., Jellings A. J. Application of seaweed extract improves winter hardiness of winter barley cv. Igri. *Proceedings of the Society for Experimental Biology, Annual Meeting, The York University, March 22–27, 1998*. Springer, 1998.
- Carlson D. R., Dyer D. J., Cotterman C. D., Durley R. C. The physiological basis for cytokinin induced increases in pod set in IX 93–100 soybeans. *Plant Physiol.* 1987. Vol. 84. P. 233–239. doi: 10.1104/pp.84.2.233
- Carrasco-Gil S., Hernandez-Apaolaza L., Lucena J. J. Effect of several commercial seaweed extracts in the mitigation of iron chlorosis of tomato plants (*Solanum lycopersicum* L.). *Plant Growth Regul.* 2018. Vol. 86. P. 401–411. doi: 10.1007/s10725-018-0438-9
- Chizhov A. O., Dell A., Morris H. R., Reason A. J., Haslam S. M., McDowell R. A., Reason A. J., Chizhov O. S., Usov A. I. Structural analysis of laminaran by MALDI and FAB mass spectrometry. *Carbohydrate Res.* 1998. Vol. 310. P. 203–210. doi: 10.1016/S0008-6215(98)00177-3
- Chojnacka K., Saeid A., Witkowska Z., Tuhy L. Biologically active compounds in seaweed extracts—the prospects for the application. *Open Conf. Proc. J.* 2012. Vol. 3. P. 20–28. doi: 10.2174/1876326X01203020020
- Chojnacka K., Michalak I., Dmytryk A., Gramza M., Słowiński A., Gorecki H. Algal extracts as plant growth biostimulants. *Marine Algae Extracts: Processes, Products, and Applications*. Eds. S.-K. Kim, K. Chojnacka. Wiley-VCH Verlag GmbH and Co, 2015. Chapter 11. P. 189–212. doi: 10.1002/9783527679577.ch11
- Chrysargyris A., Xylia P., Anastasiou M., Panteledes I., Tzortzakis N. Effects of *Ascophyllum nodosum* seaweed extracts on lettuce growth, physiology and fresh-cut salad storage under potassium deficiency. *J. Sci. Food Agric.* 2018. Vol. 98. P. 5861–5872. doi: 10.1002/jsfa.9139
- Cluzet S., Torregrosa C., Jacquet C., Lafitte C., Fournier J., Mercier L., Salamagne S., Briand X., Esquerré-Tugayé M.-T., Dumas B. Gene expression profiling and protection of *Medicago truncatula* against a fungal infection in response to an elicitor from green algae *Ulva* spp. *Plant. Cell Environ.* 2004. Vol. 27. P. 917–928. doi: 10.1111/j.1365-3040.2004.01197.x

- Colla G., Cardarelli M., Bonini P., Rouphael Y. Foliar applications of protein hydrolysate, plant and seaweed extracts increase yield but differentially modulate fruit quality of greenhouse tomato. *Hort. Sci.* 2017. Vol. 52. P. 1214–1220. doi: 10.21273/HORTSCI12200-17
- Côté F., Ham K. S., Hahn M. G., Bergmann C. W. Oligosaccharide elicitors in host-pathogen interactions: generation, perception, and signal transduction. *Plant-Microbe Interactions. Subcellular biochemistry*. Eds. D. Biswas. Plenum Press, New York, 1998. Vol. 29. P. 385–432. doi: 10.1007/978-1-4899-1707-2_13
- Craigie J. S. Cell walls. *Biology of the red algae*. Eds. K. M. Cole, R. G. Sheath. Cambridge University Press, Cambridge, 1990. P. 221–257.
- Craigie J. S. Seaweed extract stimuli in plant science and agriculture. *J. Appl. Phycol.* 2011. Vol. 23. P. 371–393. doi: 10.1007/s10811-010-9560-4
- Crouch I. J., Smith M. T., van Staden J., Lewis M. J., Hoard G. V. Identification of auxins in a commercial seaweed concentrate. *J. Plant Physiol.* 1992. Vol. 139. P. 590–594. doi: 10.1016/S0176-1617(11)80375-5
- Crouch I. J., van Staden J. Evidence for rooting factors in a seaweed concentrate prepared from *Ecklonia maxima*. *J. Plant Physiol.* 1991. Vol. 137. P. 319–322. doi: 10.1016/S0176-1617(11)80138-0
- Crouch I. J., van Staden J. Effect of seaweed concentrate on the establishment and yield of greenhouse tomato plants. *J. Appl. Phycol.* 1992. Vol. 4. P. 291–296. doi: 10.1007/BF02185785
- Crouch I. J., van Staden J. Evidence for the presence of plant growth regulators in commercial seaweed products. *Plant Growth Regul.* 1993a. Vol. 13. P. 21–29. doi: 10.1007/BF00207588
- Crouch I. J., van Staden J. Effect of seaweed concentrate from *Ecklonia maxima* (Osbeck) Papenfuss on *Meloidogyne incognita* infestation on tomato. *J. Appl. Phycol.* 1993b. Vol. 5. P. 37–43. doi: 10.1007/BF02182420
- De Waele D., McDonald A. H., De Waele E. Influence of seaweed concentrate on the reproduction of *Pratylenchus zeae* (Nematoda) on maize. *Nematologica*. 1988. Vol. 34. P. 71–77. doi: 10.1163/002825988X00062
- Di Stasio E., Rouphael Y., Colla G., Raimondi G., Giordano M., Pannico A., El-Nakhel C., De Pascale S. The influence of *Ecklonia maxima* seaweed extract on growth, photosynthetic activity and mineral composition of *Brassica rapa* L. subsp. *sylvestris* under nutrient stress conditions. *Eur. J. Hort. Sci.* 2017. Vol. 82. P. 286–293. doi: 10.17660/eJHS.2017/82.6.3
- Digruber T., Sas L., Cseri A., Paul K., Nagy A. V., Remenyik J., Molnar I., Vass I., Toldi O., Gyuricza C., Dudits D. Stimulation of energy willow biomass with triacontanol and seaweed extract. *Ind. Crops Prod.* 2018. Vol. 120. P. 104–112. doi: 10.1016/J.INDCROP.2018.04.047
- Dixon G. R., Walsh U. F. Suppressing *Pythium ultimum* induced damping-off in cabbage seedlings by biostimulation with proprietary liquid seaweed extracts. *Acta Hort.* 2004. Vol. 635. P. 103–106. doi: 10.17660/ActaHort.2004.635.13
- Dong Y., Zhang L. Quorum sensing and quorum-quenching enzymes. *J. Microbiol.* 2005. Vol. 43 (Suppl). P. 101–109.
- Du Jardin P. Plant biostimulants: Definition, concept, main categories and regulation. *Sci. Hort.* 2015. Vol. 196. P. 3–14. doi: 10.1016/j.scienta.2015.09.021
- Duarte M. E. R., Cardoso M. A., Nosedá M. D., Cerezo A. S. Structural studies on fucoidan from brown seaweed *Sagassum stenophyllum*. *Carbohydrate Res.* 2001. Vol. 333. P. 281–293. doi: 10.1016/S0008-6215(01)00149-5
- Elansary H. O., Yessoufou K., Abdel-Hamid A. M. E., El-Esawi M. A., Ali H. M., Elshikh M. S. Seaweed extracts enhance salam turfgrass performance during prolonged irrigation intervals and saline shock. *Front. Plant Sci.* 2017. Vol. 8. P. 830. doi: 10.3389/fpls.2017.00830
- El-Ansary M. S. M., Hamouda R. A. Biocontrol of root-knot nematode infected banana plants by some marine algae. *Russ. J. Mar. Biol.* 2014. Vol. 40. P. 140–146. doi: 10.1134/S1063074014020047
- Ertani A., Francioso O., Tinti A., Schiavon M., Pizzeghello D., Nardi S. Evaluation of seaweed extracts from *Laminaria* and *Ascophyllum nodosum* spp. as biostimulants in *Zea mays* L. using a combination of chemical, biochemical and morphological approaches. *Front. Plant Sci.* 2018. Vol. 9. P. 428. doi: 10.3389/fpls.2018.00428
- Ervin E. H., Zhang X., Fike J. Ultraviolet-B radiation damage on Kentucky bluegrass II: Hormone supplement effects. *Hort. Sci.* 2004. Vol. 39. P. 1471–1474. doi: 10.21273/HORTSCI.39.6.1471
- European Union. Regulation (EU) 2019/1009 of the European Parliament and of the Council of 5 June 2019 laying down rules on the making available on the market of EU fertilising products and amending Regulations (EC) No 1069/2009 and (EC) No 1107/2009 and repealing Regula. 2019. 114 p. URL: <https://eur-lex.europa.eu/eli/reg/2019/1009/oj> (accessed: 05.02.2021)
- Featonby-Smith B. C., van Staden J. The effect of seaweed concentrate on the growth of tomato plants in nematode-infested soil. *Sci. Hort.* 1983a. Vol. 20. P. 137–146.
- Featonby-Smith B. C., van Staden J. The effect of seaweed concentrate and fertilizer on the growth of *Beta vulgaris*. *Z. Pflanzenphysiol.* 1983b. Vol. 112. P. 155–162.
- Featonby-Smith B. C., van Staden J. The effect of seaweed concentrate and fertilizer on growth and the endogenous cytokinin content of *Phaseolus vulgaris*. *S. Afr. J. Bot.* 1984. Vol. 3. P. 375–379.
- Featonby-Smith B. C., van Staden J. Effects of seaweed concentrate on grain yield in barley. *S. Afr. J. Bot.* 1987. Vol. 53. P. 125–128.
- Fei H., Crouse M., Papadopoulos Y., Vessey J. K. Enhancing the productivity of hybrid poplar (*Populus xhybrid*) and switchgrass (*Panicum virgatum* L.) by the application of beneficial soil microbes and a seaweed extract. *Biomass Bioenergy*. 2017. Vol. 107. P. 122–134.
- Fike J. H., Allen V. G., Schmidt R. E., Zhang X., Fontenot J. P., Bagley C. P., Ivy R. L., Evans R. R., Coelho R. W., Wester D. B. Tasco-Forage: I. Influence of a seaweed extract on antioxidant activity in tall fescue and in ruminants. *J. Anim. Sci.* 2001. Vol. 79. P. 1011–1021. doi: 10.2527/2001.7941011x
- Finnie J. F., van Staden J. Effect of seaweed concentrate and applied hormones on *in vitro* cultured tomato

- roots. *J. Plant Physiol.* 1985. Vol. 120. P. 215–222. doi: 10.1016/S0176-1617(85)80108-5
- Frioni T., Sabbatini P., Tombesi S., Norrie J., Poni S., Gatti M., Palliotti A. Effects of a biostimulant derived from the brown seaweed *Ascophyllum nodosum* on ripening dynamics and fruit quality of grapevines. *Sci. Hort.* 2018. Vol. 232. P. 97–106. doi: 10.1016/2Fj.scienta.2017.12.054
- Fritig B., Heitz T., Legrand M. Antimicrobial proteins in induced plant defense. *Curr. Opin. Immunol.* 1998. Vol. 10. P. 16–22. doi: 10.1016/s0952-7915(98)80025-3
- Genard H., Le Saos J., Billard J.-P., Tremolieres A., Boucaud J. Effect of salinity on lipid composition, glycine betaine content and photosynthetic activity in chloroplasts of *Suaeda maritima*. *Plant Physiol. Biochem.* 1991. Vol. 29. P. 421–427.
- Goni O., Quille P., O'Connell S. *Ascophyllum nodosum* biostimulants and their role in enhancing tolerance to drought stress in tomato plants. *Plant Physiol. Biochem.* 2018. Vol. 126. P. 63–73. doi: 10.1016/j.plaphy.2018.02.024
- Gopala R. P. Gibberellin-like behaviour of α -tocophero; in green gram *Vigna radiata*. *Geobios.* 1984. Vol. 11. P. 21–25.
- Govindan M., Hodge J. D., Brown K. A., Nunez-Smith M. Distribution of cholesterol in Caribbean marine algae. *Steroids.* 1993. Vol. 58. P. 178–180. doi: 10.1016/0039-128x(93)90065-u
- Grannam A., Abbas A., Alek H., Al-Waari Z., Al-Ktaifani M. Enhancement of local plant immunity against tobacco mosaic virus infection after treatment with sulphated-carrageenan from red alga (*Hypnea musciformis*). *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 2013. Vol. 84. P. 19–27. doi: 10.1016/j.pmpp.2013.07.001
- Hahn H., de Zacks R., Kende H. Cytokinin formation in pea seeds. *Naturwissenschaften.* 1974. Vol. 61. P. 170–171.
- Hamana K., Matsuzaki S., Niitsu M., Samejima K., Nagashima H. Polyamines of unicellular thermoacidophilic red alga *Cyanidium caldarium*. *Phytochemistry.* 1990. Vol. 29. P. 377–380. doi: 10.1016/0031-9422(90)85082-Q
- Hamdy A. E. A., Dawes C. J. Proximate constituents and lipid chemistry in two species of *Sargassum* from the west coast Florida. *Bot. Mar.* 1988. Vol. 31. P. 79–81. doi: 10.1515/botm.1988.31.1.79
- Hamza B., Suggars A. Biostimulants: myths and realities. *Turfgrass Trends.* 2001. Vol. 10. P. 6–10.
- Hankins S. D., Hockey H. P. The effect of a liquid seaweed extract from *Ascophyllum nodosum* (Fucales, Phaeophyta) on the two spotted red spider mite *Tetranychus urticae*. *Hydrobiologia.* 1990. Vol. 204(205). P. 555–559.
- Hartmann H. T., Kester D. E. Plant Propagation: Principles and Practices (4th Edn.), Englewood Cliffs, USA: Prentice Hall, 1983. P. 234–297.
- Hussain A., Boney A. D. Isolation of kinin-like substances from *Laminaria digitata*. *Nature.* 1969. Vol. 223. P. 504–505.
- Hussain A., Boney A. D. Hydrophilic growth inhibitors from *Laminaria* and *Ascophyllum*. *New Phytol.* 1973. Vol. 72. P. 403–410.
- Ishii T., Aikawa J., Kirino S., Kitabayashi H., Matsu-moto I., Kadoya K. Effects of alginate oligosaccharide and polyamines on hyphal growth of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and their infectivity of citrus roots. *Proceed. 9th Int. Soc. of Citriculture Congress, Orlando, FL, 3–7 December, 2000.* P. 1030–1032.
- Jannin L., Arkoun M., Etienne P., Laïné P., Goux D., Garnica M., Fuentes M., Francisco S. S., Baigorri R., Cruz F., Garcia-Mina J. *Brassica napus* growth is promoted by *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. seaweed extract: microarray analysis and physiological characterization of N, C, and S metabolisms. *J. Plant Growth Regul.* 2013. Vol. 32. P. 31–52. doi: 10.1007/s00344-012-9273-9
- Jeannin I., Lescure J. C., Morot-Gaudry J. F. The effects of aqueous seaweed sprays on the growth of maize. *Bot. Mar.* 1991. Vol. 34. P. 469–473. doi: 10.1515/botm.1991.34.6.469
- Jennings R. C. Gibberellins as endogenous growth regulators in green and brown algae. *Planta.* 1968. Vol. 80. P. 34–42.
- Jensen A. Tocopherol content of seaweed and seaweed meal. I. Analytical methods and distribution of tocopherols in benthic algae. *J. Sci. Food and Agric.* 1969. Vol. 20. P. 449–453.
- Ji R., Dong G., Shi W., Min J. Effects of liquid organic fertilizers on plant growth and rhizosphere soil characteristics of *Chrysanthemum*. *Sustainability.* 2017. Vol. 9. 841 p. doi: 10.3390/su9050841
- Jithesh M. N., Shukla P. S., Kant P., Josh J., Critchley A. T., Prithiviraj B. Physiological and transcriptomics analyses reveal that *Ascophyllum nodosum* extracts induce salinity tolerance in *Arabidopsis* by regulating the expression of stress responsive genes. *J. Plant Growth Regul.* 2019. Vol. 38. P. 463–478. doi: 10.1007/s00344-018-9861-4
- Kadam S. U., Tiwari B. K., O'Connell S., O'Donnell C. P. Effect of ultrasound pretreatment on the extraction kinetics of bioactives from brown seaweed (*Ascophyllum nodosum*). *Sep. Sci. Technol.* 2015. Vol. 50. P. 670–675. doi: 10.1080/01496395.2014.960050
- Kadam S. U., Tiwari B. K., O'Donnell C. P. Application of novel extraction technologies for bioactives from marine algae. *J. Agric. Food Chem.* 2013. Vol. 61. P. 4667–4675. doi: 10.1021/jf400819p
- Kapur B., Sarıdaş M. A., Çeliktopuz E., Kafkas E., Kargı S. P. Health and taste related compounds in strawberries under various irrigation regimes and bio-stimulant application. *Food Chem.* 2018. Vol. 263. P. 67–73. doi: 10.1016/j.foodchem.2018.04.108
- Kasim W. A. E.-A., Saad-Allah K. M., Hamouda M. Seed priming with extracts of two seaweeds alleviates the physiological and molecular impacts of salinity stress on radish (*Raphanus sativus*). *Int. J. Agric. Biol.* 2016. Vol. 18. P. 653–660. doi: 10.17957/IJAB/15.0152
- Khan W., Rayirath U. P., Subramanian S., Jithesh M. N., Rayorath P., Hodges D. M., Critchley A. T., Craigie J. S., Norrie J., Prithiviraj B. Seaweed extracts as biostimulants of plant growth and development. *J. Plant Growth Regul.* 2009. Vol. 28. P. 386–399. doi: 10.1007/s00344-009-9103-x
- Kingman A. R., Moore J. Isolation, purification and quantification of several growth regulating substances in *Ascophyllum nodosum* (Phaeophyta). *Bot. Mar.* 1982. Vol. 25. P. 149–153. doi: 10.1515/botm.1982.25.4.149

- Klarzynski O., Plesse B., Joubert J. M., Yvin J. C., Kopp M., Kloareg B., Fritig B. Linear beta-1, 3 glucans are elicitors of defense responses in tobacco. *Plant Physiol.* 2000. Vol. 124. P. 1027–1038. doi: 10.1104/pp.124.3.1027
- Klarzynski O., Descamps V., Plesse B., Yvin J.-C., Kloareg B., Fritig B. Sulfated fucan oligosaccharides elicit defense responses in tobacco and local and systemic resistance against tobacco mosaic virus. *Mol. Plant Microbe Interact.* 2003. Vol. 16. P. 115–122. doi: 10.1094/MPMI.2003.16.2.115
- Kloareg B., Quatrano R. S. Structure of the cell walls of marine algae and ecophysiological functions of the matrix polysaccharides. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 1988. Vol. 26. P. 259–315.
- Kobayashi A., Tai A., Kanzaki H., Kawazu K. Elicitor-active oligosaccharides from algal laminaran stimulate the production of antifungal compounds in alfalfa. *Z. Naturforsch.* 1993. Vol. 48. P. 575–579. doi: 10.1515/znc-1993-7-808
- Kowalski B., Jager A. K., van Staden J. The effect of a seaweed concentrate on the *in vitro* growth and acclimatization of potato plantlets. *Potato Res.* 1999. Vol. 42. P. 131–139.
- Kulkarni M. G., Rengasamy K. R. R., Pendota S. C., Gruz J., Plackova L., Novak O., Dolezal K., Van Staden J. Bioactive molecules derived from smoke and seaweed *Ecklonia maxima* showing phytohormone-like activity in *Spinacia oleracea* L. *N. Biotechnol.* 2019. Vol. 48. P. 83–89. doi: 10.1016/j.nbt.2018.08.004
- Kuwada K., Utamura M., Matsushita I., Ishii T. Effect of tangle stock ground extracts on *in vitro* hyphal growth of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and their *in vivo* infections of citrus roots. *Proceed. 9th Int. Soc. of Citriculture Congress, Orlando, FL, 3–7 December 2000.* 2000. P. 1034–1037.
- Kuwada K., Wamocho L. S., Utamura M., Matsushita I., Ishii T. Effect of red and green algal extracts on hyphal growth of arbuscular fungi, and on mycorrhizal development and growth of papaya and passion fruit. *Agron. J.* 2006. Vol. 98. P. 1340–1344. doi: 10.2134/agronj2005.0354
- Lane C. E., Mayes C., Druhl L. D., Saunders G. W. A multi-gene molecular investigation of the kelp (Laminariales, Phaeophyceae) supports substantial taxonomic re-organization. *J. Phycol.* 2006. Vol. 42. P. 493–512. doi: 10.1111/j.1529-8817.2006.00204.x
- Layek J., Das A., Idapuganti R. G., Sarkar D., Ghosh A., Zodape S. T., Lal R., Yadav G. S., Panwar A. S., Ngachan S., Layek J., Das A., Ramkrushna G. I., Trivedi K., Yesuraj D., Chandramohan M., Kubavat D., Agarwal P. K., Ghosh A. Seaweed extract as organic bio-stimulant improves productivity and quality of rice in eastern Himalayas. *J. Appl. Phycol.* 2018. Vol. 30. P. 547–558. doi: 10.1007/s10811-017-1225-0
- Leclerc M., Caldwell C. D., Lada R. R. Effect of plant growth regulators on propagule formation in *Hemerocallis* spp. and *Hosta* spp. *Hort. Sci.* 2006. Vol. 41. P. 651–653. doi: 10.21273/HORTSCI.41.3.651
- Liu H., Chen X., Song L., Li K., Zhang X., Liu S., Qin Y., Li P. Polysaccharides from *Grateloupia filicina* enhance tolerance of rice seeds (*Oryza sativa* L.) under salt stress. *Int. J. Biol. Macromol.* 2019. Vol. 124. P. 1197–1204. doi: 10.1016/j.ijbiomac.2018.11.270
- Lizzi Y., Coulomb C., Polian C., Coulomb P. J., Coulomb P. O. Seaweed and mildew: what does the future hold? Laboratory tests have produced encouraging results. *Phytoma.* 1998. Vol. 508. P. 29–30.
- Machado L. P., Matsumoto S. T., Jamal C. M., da Silva M. B., da Cruz Centeno D., Neto P. C., de Carvalho L. R., Yokoya N. S. Chemical analysis and toxicity of seaweed extracts with inhibitory activity against tropical fruit anthracnose fungi. *J. Sci. Food Agric.* 2014. Vol. 94. P. 1739–1744. doi: 10.1002/jsfa.6483
- Mancuso S., Azzarello E., Mugnai S., Briand X. Marine bioactive substances (IPA extract) improve ion fluxes and water stress tolerance in potted *Vitis vinifera* plants. *Adv. Hort. Sci.* 2006. Vol. 20. P. 156–161.
- Manefield M., Rasmussen T. B., Henzter M., Andersen J. B., Steinberg P., Kjelleberg S., Givskov M. Halogenated furanones inhibit quorum sensing through accelerated LuxR turnover. *Microbiol.* 2002. Vol. 148. P. 1119–1127.
- Marais M. F., Joseleau J. P. A fucoidan fraction from *Ascophyllum nodosum*. *Carbohydr. Res.* 2001. Vol. 336. P. 155–159. doi: 10.1016/S0008-6215(01)00257-9
- Masondo N. A., Kulkarni M. G., Finnie J. F., Van Staden J. Influence of biostimulants-seed-priming on *Ceratostroma triloba* germination and seedling growth under low temperatures, low osmotic potential and salinity stress. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 2018. Vol. 147. P. 43–48. doi: 10.1016/j.ecoenv.2017.08.017
- Mattner S. W., Milinkovic M., Arioli T. Increased growth response of strawberry roots to a commercial extract from *Durvillaea potatorum* and *Ascophyllum nodosum*. *J. Appl. Phycol.* 2018. Vol. 30. P. 2943–2951. doi: 10.1007/s10811-017-1387-9
- McKersie B. D., Leshem Y. Y. Stress and stress coping in cultivated plants. Kluwer Academic Publ., Dordrecht, 1994. 256 p. doi: 10.1007/978-94-017-3093-8
- Mercier L., Lafitte C., Borderies G., Briand X., Esquerré-Tugayé M. T., Fournier J. The algal polysaccharide carrageenans can act as an elicitor of plant defence. *New Phytol.* 2001. Vol. 149. P. 43–51. doi: 10.1046/J.1469-8137.2001.00011.X
- Michalak I., Chojnacka K. Algae as production systems of bioactive compounds. *Eng. Life Sci.* 2015. Vol. 15. P. 160–176. doi: 10.1002/elsc.201400191
- Michalak I., Chojnacka K. The potential usefulness of a new generation of agro-products based on raw materials of biological origin. *Acta Sci. Pol. Hortorum Cultus.* 2016. Vol. 15. P. 97–120.
- Michalak I., Chojnacka K., Saeid A. Plant growth biostimulants, dietary feed supplements and cosmetics formulated with supercritical CO₂ algal extracts. *Molecules.* 2017. Vol. 22. P. 66–83. doi: 10.3390/molecules22010066
- Milton R. F. Improvements in or relating to horticultural and agricultural fertilizers. The Patent Office London, 1952. No. 664. 989 p.
- Mooney P. A., van Staden J. Algae and cytokinins. *J. Plant Physiol.* 1986. Vol. 123. P. 1–21. doi: 10.1016/S0176-1617(86)80061-X
- Mugnai S., Azzarello E., Pandolfi C., Salamagne S., Briand X., Mancuso S. Enhancement of ammonium and potassium root influxes by the application of marine

- bioactive substances positively affects *Vitis vinifera* plant growth. *J. Appl. Phycol.* 2008. Vol. 20. P. 177–182. doi: 10.1007/s10811-007-9203-6
- Nabil S., Cosson J. Seasonal variations in sterol composition of *Delesseria sanguinea* (Ceramiales, Rhodophyta). *Hydrobiologia.* 1996. Vol. 326(327). P. 511–514. doi: 10.1007/BF00047854
- Naidu B. P., Jones G. P., Paleg L. G., Poljakoff-Mayber A. Proline analogues in *Melaleuca* species: response of *Melaleuca lanceolata* and *M. uncinata* to water stress and salinity. *Aust. J. Plant Physiol.* 1987. Vol. 14. P. 669–677. doi: 10.1071/PP9870669
- Nelson W. R., van Staden J. The effect of seaweed concentrate on wheat culms. *J. Plant Physiol.* 1984. Vol. 115. P. 433–437. doi: 10.1016/S0176-1617(84)80042-5
- Nelson W. R., Van Staden J. 1-Aminocyclopropane-L-carboxylic acid in seaweed concentrate. *Bot. Mar.* 1985. Vol. 28. P. 415–417. doi: 10.1515/botm.1985.28.9.415
- Nelson W. R., van Staden J. Effect of seaweed concentrate on the growth of wheat. *S. Afr. J. Sci.* 1986. Vol. 82. P. 199–200.
- Niemann D. I., Dorfing K. Growth inhibitors and growth promoters in *Enteromorpha compressa* (Chlorophyta). *J. Phycol.* 1980. Vol. 16. P. 383–389. doi: 10.1111/j.1529-8817.1980.tb03049.x
- Norrie J., Keathley J. P. Benefits of *Ascophyllum nodosum* marine-plant extract applications to 'Thompson seedless' grape production. *Acta Hort.* 2006. Vol. 727. P. 243–247. doi: 10.17660/ActaHortic.2006.727.27
- Okolie C. L., Mason B., Mohan A., Pitts N., Udenigwe C. C. The comparative influence of novel extraction technologies on *in vitro* prebiotic-inducing chemical properties of fucoidan extracts from *Ascophyllum nodosum*. *Food Hydrocoll.* 2019. Vol. 90. P. 462–471. doi: 10.1016/j.foodhyd.2018.12.053
- Omar H., Ahdullarif B., Al-Kazan M., El-Gendy A. Various applications of seaweed improves growth and biochemical constituents of *Zea mays* L. and *Helianthus annuus* L. *J. Plant Nutr.* 2015. Vol. 38, no. 1. P. 28–40.
- Onet A., Dincua L. C., Grenni P., Laslo V., Teusdea A. C., Vasile D. L., Enescu R. E., Crisan V. E. Biological indicators for evaluating soil quality improvement in a soil degraded by erosion processes. *J. Soils Sediments.* 2019. Vol. 19. P. 2393–2404. doi: 10.1007/s11368-018-02236-9
- Painter T. J. Algal polysaccharides. The polysaccharides. Ed. G. O. Aspinall. New York: Academic Press, 1983. P. 195–285. doi: 10.1016/B978-0-12-065602-8.50009-1
- Panda D., Pramanik K., Nayak B. R. Use of seaweed extracts as plant growth regulators for sustainable agriculture. *Int. J. Biores. Stress Manag.* 2012. Vol. 3. P. 404–411.
- Paparella S., Araújo S. S., Rossi G., Wijayasinghe M., Carbonera D., Balestrazzi A. Seed priming: state of the art and new perspectives. *Plant Cell Rep.* 2015. Vol. 34. P. 1281–1293. doi: 10.1007/s00299-015-1784-y
- Patel K., Agarwal P., Agarwal P. K. *Kappaphycus alvarezii* sap mitigates abiotic-induced stress in *Triticum durum* by modulating metabolic coordination and improves growth and yield. *J. Appl. Phycol.* 2018. Vol. 30. P. 2659–2673. doi: 10.1007/s10811-018-1423-4
- Praveen A. M., Parvathy K. K. R., Jayabalan R., Balasubramanian P. Dietary fiber from Indian edible seaweeds and its *in-vitro* prebiotic effect on the gut microbiota. *Food Hydrocoll.* 2019. Vol. 96. P. 343–353. doi: 10.1016/j.foodhyd.2019.05.031
- Ragan M. A., Chapman D. J. A biochemical phylogeny of the protists. New York: Academic Press, 1978. 317 p.
- Rasmussen T. B., Manefield M., Andersen J. B., Eberl L., Anthoni U., Christophersen C., Steinberg P., Kjelleberg S., Givskov M. How *Delisea pulchra* furanones affect quorum sensing and swarming motility in *Serratia liquefaciens* MG1. *Microbiol.* 2000. Vol. 146. P. 3237–3244. doi: 10.1099/00221287-146-12-3237
- Rasyid A. Evaluation of nutritional composition of the dried seaweed *Ulva lactuca* from Pameungpeuk waters, Indonesia. *Trop. Life Sci. Res.* 2017. Vol. 28. P. 119. doi: 10.21315/tlsr2017.28.2.9
- Rathore S. S., Chaudhary D. R., Boricha G. N., Ghosh A., Bhatt B. P., Zodape S. T., Patolia J. S. Effect of seaweed extract on the growth, yield and nutrient uptake of soybean (*Glycine max*) under rainfed conditions. *S. Afr. J. Bot.* 2009. Vol. 75. P. 351–355. doi: 10.1016/j.sajb.2008.10.009
- Rayorath P., Narayanan J. M., Farid A., Khan W., Palanisamy R., Hankins S., Critchley A. T., Prithiviraj B. Rapid bioassays to evaluate the plant growth promoting activity of *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. using a model plant, *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *J. Appl. Phycol.* 2008. Vol. 20. P. 423–429. doi: 10.1007/s10811-007-9280-6
- Renaut S., Masse J., Norrie J. P., Blal B., Hijri M. A commercial seaweed extract structured microbial communities associated with tomato and pepper roots and significantly increased crop yield. *Microb. Biotechnol.* 2019. Vol. 12. P. 1346–1358. doi: 10.1111/1751-7915.13473
- Rioux L. E., Turgeon S. L., Beaulieu M. Characterization of polysaccharides extracted from brown seaweeds. *Carbohydr. Polym.* 2007. Vol. 69. P. 530–537. doi: 10.1016/j.carbpol.2007.01.009
- Rodrigues D., Costa-Pinto A. R., Sousa S., Vasconcelos M. W., Pintado M. M., Pereira L., Rocha-Santos T. A. P., da Costa J. P., Silva A. M. S., Duarte A. C., Gomes A. M. P., Freitas A. C. *Sargassum muticum* and *Osmundea pinnatifida* enzymatic extracts: chemical, structural, and cytotoxic characterization. *Mar. Drugs.* 2019. Vol. 17(4): 209. doi: 10.3390/md17040209
- Rojas C., Senthil-Kumar M., Tzin V., Mysore K. Regulation of primary plant metabolism during plant-pathogen interactions and its contribution to plant defense. *Front. Plant Sci.* 2014. Vol. 5. 17 p. doi: 10.3389/fpls.2014.00017
- Saa S., Olivos-Del Rio A., Castro S., Brown P. H. Foliar application of microbial and plant based biostimulants increases growth and potassium uptake in almond (*Prunus dulcis* [Mill.] D. A. Webb). *Front. Plant Sci.* 2015. Vol. 6. P. 87. doi: 10.3389/fpls.2015.00087
- Sahayaraj K., Kalidas S. Evaluation of nymphicidal and ovicidal effect of a seaweed, *Padina pavonica* (Linn.) (Phaeophyceae) on cotton pest, *Dysdercus cingulatus* (Fab.). *Indian J. Geo-Marine Sci.* 2011. Vol. 40. P. 125–129.

- Sanderson K. J., Jameson P. E. The cytokinins in a liquid seaweed extract: Could they be the active ingredients? *Acta Hort.* 1986. No. 179. P. 113–116.
- Schmidt R. E., Ervin E. H., Zhang X. Questions and answers about biostimulants. *Golf Course Manage.* 2003. Vol. 71. P. 91–94.
- Sharma H. S. S., Fleming C., Selby C., Rao J. R., Martin T. Plant biostimulants: A review on the processing of macroalgae and use of extracts for crop management to reduce abiotic and biotic stresses. *J. Appl. Phycol.* 2014. Vol. 26. P. 465–490. doi: 10.1007/s10811-013-0101-9
- Sharma S., Chen C., Khatri K., Rathore M. S., Pandey S. P. *Gracilaria dura* extract confers drought tolerance in wheat by modulating abscisic acid homeostasis. *Plant Physiol. Biochem.* 2019. Vol. 136. P. 143–154. doi: 10.1016/j.plaphy.2019.01.015
- Shrivastava P., Kumar R. Soil salinity: A serious environmental issue and plant growth promoting bacteria as one of the tools for its alleviation. *Saudi J. Biol. Sci.* 2015. Vol. 22. P. 123–131. doi: 10.1016/j.sjbs.2014.12.001
- Shukla P. S., Mantin E. G., Adil M., Bajpai S., Critchley A. T., Prithiviraj B. *Ascophyllum nodosum*-based biostimulants: sustainable applications in agriculture for the stimulation of plant growth, stress tolerance, and disease management. *Front. Plant Sci.* 2019. Vol. 10. P. 655. doi: 10.3389/fpls.2019.00655
- Shukla P. S., Shotton K., Norman E., Neily W., Critchley A. T., Prithiviraj B. Seaweed extract improve drought tolerance of soybean by regulating stress-response genes. *AoB Plants.* 2018. Vol. 10. plx051. doi: 10.1093/aobpla/plx051
- Slávik M. Production of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) seedlings on substrate mixes using growth stimulants. *J. For. Sci.* 2005. Vol. 51. P. 15–23. doi: 10.17221/4540-JFS
- Spann T. M., Little H. A. Applications of a commercial extract of the brown seaweed *Ascophyllum nodosum* increases drought tolerance in container-grown 'Hamlin' Sweet Orange nursery trees. *Hort. Sci.* 2011. Vol. 46. P. 577–582. doi: 10.21273/HORTSCI.46.4.577
- Stamatiadis S., Evangelou L., Yvin J.-C., Tsadilas C., Mina J. M. G., Cruz F. Responses of winter wheat to *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. extract application under the effect of N fertilization and water supply. *J. Appl. Phycol.* 2015. Vol. 27. P. 589–600. doi: 10.1007/s10811-014-0344-0
- Stephenson W. M. The effect of hydrolyzed seaweed on certain plant pests and diseases. *Proc. Int. Seaweed Symp.* 1966. Vol. 5. P. 405–415. doi: 10.1016/B978-0-08-011841-3.50064-1
- Stevens G. A., Westwood M. N. Fruit set and cytokinin-like activity in the xylem sap of sweet cherry (*Prunus avium*) as affected by rootstock. *Physiol. Plant.* 1984. Vol. 61. P. 464–468. doi: 10.1111/j.1399-3054.1984.tb06357.x
- Stirk W. A., Novak M. S., van Staden J. Cytokinins in macroalgae. *Plant Growth Regul.* 2003. Vol. 41. P. 13–24. doi: 10.1023/A:1027376507197
- Stirk W. A., Arthur G. D., Lourens A. F., Novak O., Strnad M., van Staden J. Changes in cytokinin and auxin concentrations in seaweed concentrates when stored at an elevated temperature. *J. Appl. Phycol.* 2004. Vol. 16. P. 31–39. doi: 10.1023/B:JAPH.0000019057.45363.f5
- Stirk W. A., Novak O., Hradecka V., Pencik A., Rolcik J., Strnad M., Van Staden J. Endogenous cytokinins, auxins and abscisic acid in *Ulva fasciata* (Chlorophyta) and *Dictyota humifusa* (Phaeophyta): Towards understanding their biosynthesis and homeostasis. *Eur. J. Phycol.* 2009. Vol. 44. P. 231–240. doi: 10.1080/09670260802573717
- Stirk W. A., van Staden J. Isolation and identification of cytokinins in a new commercial seaweed product made from *Fucus serratus* L. *J. Appl. Phycol.* 1997. Vol. 9. P. 327–330. doi: 10.1023/A:1007910110045
- Tay S. A., Macleod J. K., Palni L. M., Letham D. S. Detection of cytokinins in a seaweed extract. *Phytochemistry.* 1985. Vol. 24. P. 2611–2614. doi: 10.1016/S0031-9422(00)80679-2
- Terriere L. C., Rajadhyaksha N. Reduced fecundity of the two spotted spider mite on metal-chelate treated leaves. *J. Econ. Entomol.* 1964. Vol. 57. P. 95–99. doi: 10.1093/jee/57.1.95
- Thompson B. Five years of Irish trials on biostimulants: the conversion of a skeptic. *USDA Forest Serv. Proc.* 2004. Vol. 33. P. 72–79.
- Tietz A., Ruttkowski U., Kohler R., Kasprick W. Further investigations on the occurrence and the effects of abscisic acid in algae. *Biochem. Physiol. Pflanzen.* 1989. Vol. 184. P. 259–266. doi: 10.1016/S0015-3796(89)80011-3
- Tilman D., Cassman K. G., Matson P. A., Naylor R., Polasky S. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature.* 2002. Vol. 418. P. 671–677.
- Trivedi K., Anand K. V., Vaghela P., Ghosh A. Differential growth, yield and biochemical responses of maize to the exogenous application of *Kappaphycus alvarezii* seaweed extract, at grain-filling stage under normal and drought conditions. *Algal Res.* 2018. Vol. 35. P. 236–244. doi: 10.1016/j.algal.2018.08.027
- Trejo Valencia R., Sánchez Acosta L., Fortis Hernández M., Preciado Rangel P., Gallegos Robles M. Á., Antonio Cruz R. C., Vázquez Vázquez C. Effect of seaweed aqueous extracts and compost on vegetative growth, yield, and nutraceutical quality of cucumber (*Cucumis sativus* L.) fruit. *Prime Archives in Agronomy.* Hyderabad, India: Vide Leaf, 2020. P. 1–25.
- van Loon L. C., van Strien E. A. The families of pathogenesis related proteins, their activities, and comparative analysis of PR-1 type proteins. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 1999. Vol. 55. P. 85–97. doi: 10.1006/pmpp.1999.0213
- Vasquez V., Martinez R., Bernal C. Enzyme-assisted extraction of proteins from the seaweeds *Macrocystis pyrifera* and *Chondracanthus chamissoi*: characterization of the extracts and their bioactive potential. *J. Appl. Phycol.* 2019. Vol. 31. P. 1999–2010. doi: 10.1007/s10811-018-1712-y
- Vernieri P., Borghesi E., Ferrante A., Magnani G. Application of biostimulants in floating system for improving rocket quality. *J. Food Agric. Environ.* 2005. Vol. 3. P. 86–88. doi: 10.1234/4.2005.663
- Wachira F., Ogada J. *In vitro* regeneration of *Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze by somatic embryogenesis. *Plant Cell Rep.* 1995. Vol. 14. P. 463–466. doi: 10.1007/BF00234056

Wang Y., Fu F., Li J., Wang G., Wu M., Zhan J., Chen X., Mao Z. Effects of seaweed fertilizer on the growth of *Malus hupehensis* Rehd. Seedlings, soil enzyme activities and fungal communities under replant condition. *Eur. J. Soil Biol.* 2016. Vol. 75. P. 1–7. doi: 10.1016/j.ejsobi.2016.04.003

Whapham C. A., Blunden G., Jenkins T., Hankins S. D. Significance of betaines in the increased chlorophyll content of plants treated with seaweed extract. *J. Appl. Phycol.* 1993. Vol. 5. P. 231–234. doi: 10.1007/BF00004023

Williams D. C., Brain K. R., Blunden G., Wildgoose P. B., Jewers K. Plant growth regulatory substances in commercial seaweed extracts. *Proc. Int. Seaweed Symp.* 1981. Vol. 8. P. 760–763.

Wilson S. Frost management in cool climate vineyards. *University of Tasmania Research Report UT 99/1*, Grape and Wine Research & Development Corporation. 2001.

Wu Y., Jenkins T., Blunden G., von Mende N., Hankins S. D. Suppression of fecundity of the root-knot nematode, *Meloidogyne javanica*, in monoxenic cultures of *Arabidopsis thaliana* treated with an alkaline extract of *Ascophyllum nodosum*. *J. Appl. Phycol.* 1997. Vol. 10. P. 91–94. doi: 10.1023/A:1008067420092

Youssef L., Lallemand L., Giraud P., Soule F., Bhaw-Luximon A., Meilhac O., D'Hellencourt C. L., Jhurry D., Couprie J. Ultrasound-assisted extraction and structural characterization by NMR of alginates and carrageenans from seaweeds. *Carbohydr. Polym.* 2017. Vol. 166. P. 55–63. doi: 10.1016/j.carbpol.2017.01.041

Zerrifi S. E. A., El Khalloufi F., Oudra B., Vasconcelos V. Seaweed bioactive compounds against pathogens and microalgae: potential uses on pharmacology and harmful algae bloom control. *Mar. Drugs.* 2018. Vol. 16. P. 55. doi: 10.3390/md16020055

Zhang Q., Zhang J., Shen J., Silva A., Dennis D. A., Barrow C. J. A simple 96-well microplate method for estimation of total polyphenol content in seaweeds. *J. Appl. Phycol.* 2006. Vol. 18. P. 445–450. doi: 10.1007/s10811-006-9048-4

Zhang X., Ervin E. H. Impact of seaweed extract-based cytokinins and zeatin riboside on creeping bentgrass heat tolerance. *Crop Sci.* 2008. Vol. 48. P. 364–370. doi: 10.2135/cropsci2007.05.0262

Zhang X., Ervin E. H., Schmidt R. E. Physiological effects of liquid applications of a seaweed extract and a humic acid on creeping bentgrass. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 2003. Vol. 128, no. 4. P. 492–496. doi: 10.21273/JASHS.128.4.0492

Zou P., Lu X., Zhao H., Yuan Y., Meng L., Zhang C., Li Y. Polysaccharides derived from the brown algae *Lessonia nigrescens* enhance salt stress tolerance to wheat seedlings by enhancing the antioxidant system and modulating intracellular ion concentration. *Front. Plant Sci.* 2019. Vol. 10. P. 48. doi: 10.3389/fpls.2019.00048

Zvyagintseva T. N., Shevchenko N. M., Popivnich I. B., Isakov V. V., Scobun A. S., Sundukova E. V. A new procedure for separation of water-soluble polysaccharides from brown seaweeds. *Carbohydrate Res.* 1999. Vol. 322. P. 32–39. doi: 10.1016/S0008-6215(99)00206-2

Received February 10, 2021

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Шибяева Татьяна Геннадиевна

ведущий научный сотрудник, д. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: shibaeva@krc.karelia.ru

Шерудило Елена Георгиевна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: sherudil@krc.karelia.ru

Титов Александр Федорович

руководитель лаб. экологической физиологии растений,
чл.-корр. РАН, д. б. н., проф.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: titov@krc.karelia.ru

CONTRIBUTORS:

Shibaeva, Tatyana

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: shibaeva@krc.karelia.ru

Sherudilo, Elena

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: sherudil@krc.karelia.ru

Titov, Alexander

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: titov@krc.karelia.ru

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 581.1

ВЛИЯНИЕ ПОВЫШЕННЫХ КОНЦЕНТРАЦИЙ ЦИНКА В СУБСТРАТЕ НА РОСТ И ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ ГОРЧИЦЫ БЕЛОЙ

А. К. Задворная¹, Н. М. Казнина², Е. С. Холопцева²

¹ Петрозаводский государственный университет, Россия

² Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

В условиях контролируемой среды изучено влияние повышенных концентраций цинка (1000, 2500 и 5000 мкМ) в субстрате на рост и фотосинтетический аппарат (ФСА) горчицы белой (*Sinapis alba* L.). Обнаружено, что при воздействии цинка в концентрациях 1000 и 2500 мкМ у растений увеличивается площадь листовых пластинок настоящих листьев, повышается содержание хлорофиллов и каротиноидов, возрастает устьичная проводимость. Достоверных изменений в соотношении хлорофиллов (*a/b*) и активности фотосистемы II (ФС II), определяемой по показателю *Fv/Fm*, характеризующему потенциальный квантовый выход фотохимической активности ФС II, не выявлено. При этом у опытных растений скорость фотосинтеза поддерживалась на уровне контрольных, что отчасти обеспечило их успешный рост и накопление сухой биомассы в этих условиях. Лишь увеличение концентрации цинка до 5000 мкМ приводило к торможению роста корня и побега и к полной остановке развития растений в фазе семядольных листьев. Полученные результаты свидетельствуют об относительно высокой устойчивости горчицы белой к избытку цинка в субстрате, что позволяет предположить возможность ее использования для восстановления плодородия почв, загрязненных цинком.

Ключевые слова: *Sinapis alba* L.; цинк; рост; фотосинтетический аппарат.

A. K. Zadvornaya, N. M. Kaznina, E. S. Kholoptseva. EFFECT OF ELEVATED ZINC CONCENTRATIONS IN THE SUBSTRATE ON THE GROWTH AND PHOTOSYNTHETIC APPARATUS OF WHITE MUSTARD

The effect of elevated zinc concentrations (1000, 2500 and 5000 μM) on the growth and photosynthetic apparatus (PSA) of white mustard (*Sinapis alba* L.) was studied in a controlled environment. It was found that where zinc concentrations were 1000 and 2500 μM , the leaf surface area, the content of chlorophylls and carotenoids increases, and stomatal conductance increased. No significant changes were detected in the ratio of chlorophylls (*a/b*) and the activity of photosystem II (PS II), as determined by the *Fv/Fm* index, which represents the potential quantum yield of the photochemical activity of PS II.

With that, the photosynthesis rate in the experimental treatments remained at the control level, partially securing their successful growth and build-up of dry biomass under these conditions. Only the zinc concentration of 5000 μM led to inhibition of root and shoot growth and a cessation of any plant development in the cotyledon leaf phase. The results indicate a relatively high resistance of white mustard to zinc excess in the substrate, and suggest it can be used to restore the fertility of zinc-contaminated soils.

Key words: *Sinapis alba* L.; zinc; growth; photosynthetic apparatus.

Введение

Важной мировой проблемой современности является ухудшение состояния почв сельскохозяйственного назначения, находящихся вблизи крупных промышленных предприятий и испытывающих постоянное техногенное воздействие различных загрязнителей, в том числе тяжелых металлов [Белоус, 2005]. Во многом это связано с тем, что повышение концентрации тяжелых металлов в почве отрицательно сказывается на росте и развитии растений, снижая их продуктивность. Кроме того, увеличение содержания тяжелых металлов в органах растений, используемых в пищу человеком и животными, представляет опасность для здоровья [Титов и др., 2007]. Вследствие этого в последние десятилетия актуален поиск технологий, направленных на удаление тяжелых металлов из почвы и повышение почвенного плодородия. Одной из перспективных в этом плане является технология фиторемедиации, которая подразумевает использование растений для очистки техногенно загрязненных почв. Однако для успешного применения этой технологии на практике требуется поиск и изучение растений, обладающих фитомелиоративными и фиторемедиационными свойствами [Прасад, 2003].

Известно, что многие представители семейства *Brassicaceae* устойчивы к тяжелым металлам и накапливают довольно большие их концентрации в органах, а некоторые из них даже являются гипераккумуляторами этих элементов [Van Ginneken et al., 2007; Gall, Rajakaruna, 2013; Mourato et al., 2015]. Горчица белая, судя по данным литературы, также обладает способностью успешно произрастать на загрязненных тяжелыми металлами почвах, а также извлекать и аккумулировать такие металлы, как свинец, медь, кадмий, ртуть и цинк [Постников, 2009]. При этом она еще и положительно воздействует на почвенное плодородие. Вследствие этого можно предположить возможность использования горчицы белой в качестве перспективной культуры для восстановления плодородия почв с высоким

уровнем загрязнения тяжелыми металлами. Однако данных о воздействии высоких концентраций тяжелых металлов на физиологические процессы и продуктивность этого вида относительно немного, что не позволяет объективно оценить его металлоустойчивость.

Исходя из вышеизложенного, целью работы было изучение влияния повышенных концентраций цинка в субстрате, как одного из наиболее распространенных загрязнителей окружающей среды из группы тяжелых металлов, на ряд физиологических процессов и показателей у горчицы белой.

Материалы и методы

Растения горчицы белой (*Sinapis alba* L.) сорта Радуга выращивали в сосудах с песком (объем 800 г) под светоустановкой при дневной/ночной температуре 22/18 °С, относительной влажности воздуха 60–70 %, ФАР 100 $\mu\text{моль}/(\text{м}^2\cdot\text{с})$, 14-часовом фотопериоде. Полив осуществляли питательным раствором Хогланда – Арнона, содержащим 2 μM цинка (контроль), или его высокие концентрации – 1000, 2500 и 5000 μM . В опыте использовали сернокислую соль цинка. Спустя 14 суток оценивали влияние различных концентраций цинка на ряд показателей роста (длина корня, высота побега, сухая биомасса подземных и надземных органов, площадь листьев) и активности ФСА (содержание фотосинтетических пигментов, квантовая эффективность фотосистемы (ФС II), скорость фотосинтеза, устьичная проводимость). Площадь листовых пластинок второго настоящего листа, полностью закончившего рост, определяли с помощью программы AreaS 2.1. Фотосинтетические пигменты экстрагировали 96%-м этанолом, содержание хлорофиллов и каротиноидов определяли спектрофотометрически (спектрофотометр СФ-2000, Россия). Потенциальный квантовый выход фотохимической активности ФС II (F_v/F_m) измеряли после 20-минутной темновой адаптации листьев с использованием анализатора фотосинтеза с импульсно-модулированным освещением MINI-PAM (Walz, Германия).

Интенсивность фотосинтеза и устьичную проводимость измеряли с помощью портативной системы для исследования CO₂-газообмена и водяных паров (НСМ-1000, Германия).

Каждый вариант опыта состоял из четырех повторностей по 12 растений в каждой. При измерении показателей роста и фотосинтетической активности биологическая повторность в пределах одного варианта опыта составляла 5–10 растений в зависимости от показателя. Аналитическая повторность – 3–5-кратная. Результаты экспериментов обработаны с помощью методов вариационной статистики с использованием программы Excel. О достоверности различий судили с помощью критерия Стьюдента при $p < 0,05$.

Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Результаты и обсуждение

Известно, что растения, характеризующиеся высокой устойчивостью к тяжелым металлам, способны успешно расти и накапливать биомассу при довольно больших их концентрациях в окружающей среде. Вследствие этого нами изучено влияние цинка в повышенных концентрациях на некоторые показатели роста горчицы. ОДК для Zn были на порядок меньше. Результаты исследования показали, что металл в концентрации 1000 мкМ не оказывал отрицательного влияния на рост корня и побега (табл. 1). Более того, высота побега, а также биомасса подземных и надземных органов у растений этого варианта оказались даже выше, чем у контрольного варианта, что, веро-

ятно, связано с необходимостью этого элемента для процессов роста.

Дальнейшее повышение концентрации металла приводило к некоторому замедлению роста корня. В частности, в присутствии концентраций цинка 2500 и 5000 мкМ длина корня составила 88 и 80 % от контроля соответственно. Торможение роста побега наблюдалось лишь при наибольшей из изученных концентраций цинка. При этом у опытных растений его высота и сухая биомасса оказались меньше, чем в контроле, на 42 и 24 % соответственно.

Замедление роста растений в присутствии высоких концентраций цинка в корнеобитаемой среде уже отмечалось ранее в целом ряде исследований. Например, цинк в концентрации 120 мг/кг субстрата (1850 мкМ) вызывал замедление роста корня у овса щетинистого (*Avena strigosa*) [Tiecher et al., 2016]. При концентрации металла 500 мкМ почти в два раза снижалась биомасса побега у фасоли (*Phaseolus vulgaris*) [Vassilev et al., 2011], а в концентрации 2000 мкМ – у риса (*Oryza sativa*) [Song et al., 2014]. Полагают, что подобный эффект во многом связан с непосредственным воздействием металла на деление клеток, в том числе на продолжительность фаз митоза и всего митотического цикла, и/или на их растяжение [Серегин и др., 2011]. Однако нельзя исключить и опосредованное действие металла, связанное с изменениями/нарушениями других физиологических процессов, например, фотосинтеза, водного режима и минерального питания [Алексеева-Попова и др., 1983; Титов и др., 2007]. Тот факт, что торможение роста корня в отличие от побега происходит при более низкой концентрации цинка в субстрате, можно объяснить более высоким содержанием металла именно в корне, что характерно для так на-

Таблица 1. Влияние повышенных концентраций цинка в субстрате на показатели роста растений горчицы белой

Table 1. The impact of increased zinc concentrations in the substrate on the growth parameters of white mustard

Показатель Parameter	Контроль Control	Концентрация цинка, мкМ Zinc concentration, μM		
		1000	2500	5000
Длина корня, см Root length, cm	10,47 ± 0,72	11,15 ± 0,99	9,25 ± 0,70*	8,37 ± 1,52*
Сухая биомасса корня, г Dry root biomass, g	0,013 ± 0,003	0,019 ± 0,001*	0,015 ± 0,004	0,013 ± 0,006
Высота побега, см Shoot height, cm	11,22 ± 0,55	13,07 ± 0,59*	11,19 ± 1,008	6,47 ± 1,84*
Сухая биомасса побега, г Dry shoot biomass, g	0,059 ± 0,008	0,085 ± 0,009*	0,071 ± 0,014	0,045 ± 0,017

Примечание. Здесь и далее: * – различия с контролем достоверны при $p < 0,05$.

Note. Hereinafter: * – differences with the control are significant at $p < 0.05$.

зываемых растений-исключателей, к которым относится и горчица белая [Gabrielli et al., 1990; Punz, Sieghardt, 1993].

Отдельно следует отметить влияние цинка на рост листа как основного органа фотосинтеза. В целом ряде исследований показано уменьшение размеров листьев у растений в присутствии высоких концентраций цинка [Misra et al., 2005; Durand et al., 2010]. В частности, при воздействии металла в концентрации 2500 мкМ у рапса (*Brassica napus*) снижалась масса листьев [Иванова и др., 2010]. У сахарной свеклы (*Beta vulgaris* var. *saccharifera*) значительное уменьшение площади листа отмечалось уже при концентрации металла в питательном растворе 100 мкМ [Sagardoy et al., 2010], а у полыни (*Artemisia annua*) – при 300 мг/г сухой массы почвы [Khudsar et al., 2004]. Одной из причин этого, по мнению авторов, является отрицательное воздействие цинка на деление клеток листа. В наших опытах в присутствии цинка в наибольшей из изученных концентраций (5000 мкМ) у горчицы были сформированы лишь семядольные листья. При воздействии же металла в концентрациях 1000 и 2500 мкМ помимо семядольных оказались сформированными и два настоящих листа. При этом площадь листовой пластинки второго настоящего листа у растений этих опытных вариантов была больше на 40 и 30 % соответственно, чем в контроле (рис. 1). Сохранение активного роста листьев в присутствии повышенных концентраций цинка в субстрате ранее было отмечено у культурных злаков: ячменя (*Hordeum vulgare*) при концентрации металла 160 мг/кг субстрата [Казнина, 2016] и пшеницы (*Triticum aestivum*) при 1000 мкМ цинка [Kazni-

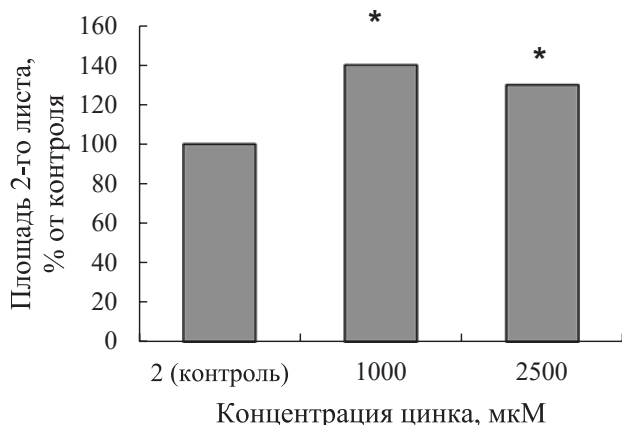


Рис. 1. Влияние повышенных концентраций цинка в субстрате на площадь листа у растений горчицы белой

Fig. 1. The impact of increased zinc concentrations in the substrate on the leaf area in white mustard plants

на, Titov, 2017]. Предполагается, что это является одним из важных адаптационных механизмов, обеспечивающих эффективную работу ФСА в стрессовых условиях.

Известно, что успешная адаптация растений к тяжелым металлам во многом зависит от их способности поддерживать в неблагоприятных условиях активность ФСА на необходимом уровне [Khudsar et al., 2001]. Как показано в целом ряде работ, цинк в высоких концентрациях может замедлять скорость фотосинтеза, что связано с его отрицательным воздействием на отдельные составляющие этого процесса [Vassilev et al., 1998; Nouairi et al., 2006 и др.]. В частности, у тростника (*Phragmites australis*) при содержании цинка 2 мМ почти в два раза снижалась интенсивность фотосинтеза [Caldelas et al., 2011], у риса эта же концентрация металла приводила к заметному уменьшению содержания пигментов, снижению устьичной проводимости и скорости фотосинтеза [Song et al., 2014], а у сахарной свеклы, которая характеризуется невысокой металлоустойчивостью, уже концентрация 300 мкМ приводила к аналогичному эффекту [Sagardoy et al., 2010].

Считается, что одной из основных «мишеней» отрицательного воздействия избытка ряда тяжелых металлов, в том числе цинка, на ФСА растений является пигментный аппарат [Титов и др., 2007]. Увеличение концентрации металла в корнеобитаемой среде приводило к снижению содержания хлорофиллов и каротиноидов у целого ряда растений [Panda et al., 2003; Khudsar et al., 2004]. Вместе с тем более устойчивые к избытку цинка виды (сорта, генотипы) отличались отсутствием каких-либо значимых изменений в концентрации пигментов, что обеспечивало успешную работу ФСА. Например, у дорикниума пятилепесткового (*Dorycnium pentaphyllum*) концентрация цинка 1 мМ не вызывала снижения содержания каротиноидов [Lefevre et al., 2009], у ячменя металл в концентрации 160 мг/кг субстрата не приводил к изменению (по отношению к контролю) количества зеленых и желтых пигментов [Казнина, 2016], а в концентрации 40 и 80 мг/кг субстрата – оказывал стимулирующий эффект на содержание пигментов у щетинника зеленого (*Setaria viridis*) [Казнина и др., 2009]. В условиях данного эксперимента отрицательного воздействия цинка на содержание хлорофиллов и каротиноидов у горчицы не обнаружено (табл. 2). Более того, количество пигментов у опытных растений оказалось даже выше, чем у контрольных, что характерно для более металлоустойчивых видов.

Таблица 2. Влияние повышенных концентраций цинка в субстрате на фотосинтетический аппарат горчицы белой

Table 2. The impact of increased zinc concentrations in the substrate on the photosynthetic apparatus of white mustard plants

Показатель Parameter	Контроль Control	Концентрация цинка, мкМ Zinc concentration, μM	
		1000	2500
Общее содержание хлорофиллов (a+b), мг/г сырой массы Total chlorophyll content (a+b), mg/g fw	1,431 \pm 0,010	1,425 \pm 0,006	1,478 \pm 0,015*
Соотношение хлорофиллов (a/b) Chlorophyll ratio (a/b)	2,525 \pm 0,001	2,583 \pm 0,002	2,564 \pm 0,001
Содержание каротиноидов, мг/г сырой массы Carotenoid content, mg/g fw	0,31 \pm 0,001	0,332 \pm 0,003*	0,324 \pm 0,006*
Fv/Fm	0,826 \pm 0,005	0,824 \pm 0,001	0,829 \pm 0,002

Отметим также, что соотношение хлорофиллов (a/b) во всех вариантах опыта оказалось практически равным. Это указывает на сохранение оптимального распределения хлорофиллов между отдельными хлорофилл-содержащими комплексами [Рубин, Кренделева, 2003].

Для оценки активности ФСА растений в условиях стресса довольно часто используют показатели, отражающие эффективность работы фотосистемы II [Рубин, Кренделева, 2003]. При этом показано, что на основе измерений параметров флуоресценции хлорофилла может быть получена общая информация о состоянии этой фотосистемы [Рубин, 2005]. Нами было изучено влияние цинка на величину параметра Fv/Fm, характеризующего потенциальную квантовую эффективность ФС II. Результаты исследования не выявили значимого изменения (по сравнению с контролем) Fv/Fm ни в одном из вариантов опыта, что свидетельствует об отсутствии нарушений в ФС II.

Помимо содержания пигментов скорость фотосинтеза зависит от степени открытия устьиц, обеспечивающих газообмен в листьях. При воздействии металла в концентрации 1000 мкМ у растений горчицы увеличивалась (на 57 % по отношению к контролю) устьичная проводимость (рис. 2, а). Это, как известно, обуславливает более высокую скорость фотосинтеза и таким образом усиливает адаптивные возможности растений. При дальнейшем повышении концентрации цинка до 2500 мкМ устьичная проводимость у растений оставалась на уровне контроля.

Увеличение устьичной проводимости, обнаруженное нами в присутствии цинка в концентрации 1000 мкМ, могло быть связано с изменением гормонального баланса. Например, показано, что в присутствии относительно невысоких концентраций кадмия у проростков пшеницы увеличивается содержание цитокининов, влияющих на степень открытия устьиц

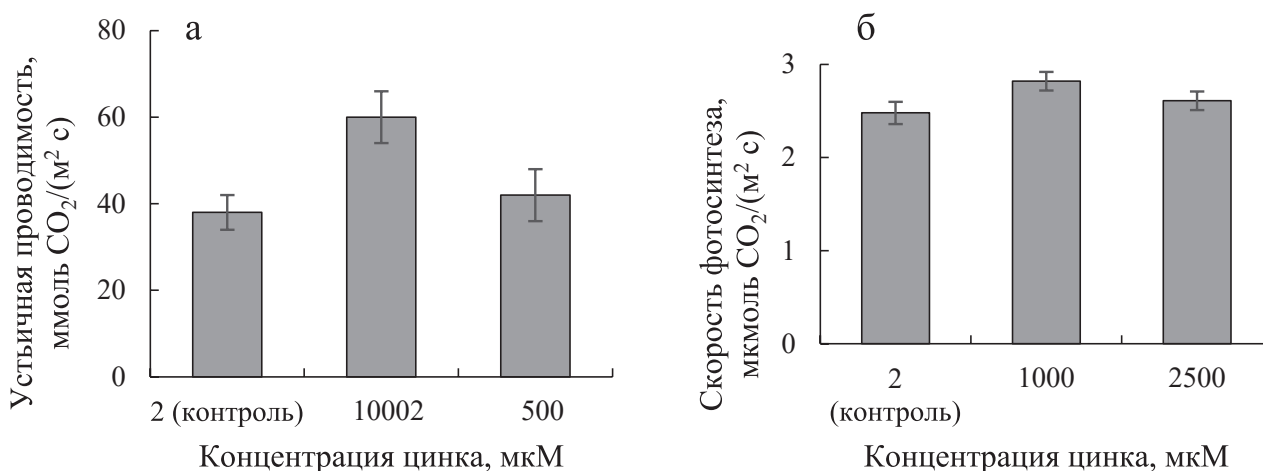


Рис. 2. Влияние повышенных концентраций цинка в субстрате на устьичную проводимость (а) и скорость фотосинтеза (б) у горчицы белой

Fig. 2. The impact of increased zinc concentrations in the substrate on stomatal conductance (a) and photosynthesis rate (b) in white mustard plants

[Веселов, Фахрисламов, 1999], что, по мнению авторов, может представлять собой защитную реакцию растений на стрессовое воздействие.

Относительно влияния цинка на интенсивность фотосинтеза в литературе имеются различные данные. Ряд авторов отмечают ярко выраженное замедление скорости этого процесса даже при относительно невысоких концентрациях металла в окружающей среде [Sagardoy et al., 2010; Vassilev et al., 2011]. Вместе с тем в некоторых работах указывается на отсутствие какого-либо эффекта цинка на этот процесс [Ouni et al., 2016]. Возможно, такие расхождения отчасти связаны с разной металлоустойчивостью изучаемых видов. У горчицы мы не обнаружили значимых изменений скорости фотосинтеза при воздействии цинка в концентрациях 1000 и 2500 мкМ (рис. 2, б). Вероятно, увеличение концентрации пигментов, повышение устьичной проводимости, а также сохранение эффективной работы ФС II, наблюдаемое нами у растений опытных вариантов, способствовало сохранению у них скорости фотосинтеза на необходимом уровне.

Заключение

Проведенное исследование показало, что горчица белая сорта Радуга способна успешно произрастать при довольно высоких (1000 и 2500 мкМ) концентрациях цинка в корнеобитаемой среде. Успешному росту растений в этих условиях способствует: увеличение площади листовой пластинки, повышение содержания хлорофиллов и каротиноидов, усиление устьичной проводимости. Кроме того, растения оказались способными поддерживать в указанных условиях эффективную работу ФС II. Все это позволило растениям обеспечить необходимую скорость фотосинтеза, а также накопление ими надземной биомассы на уровне контрольных растений. Вместе с тем дальнейшее увеличение концентрации цинка в субстрате до 5000 мкМ приводило к сильному торможению роста корня и побега и остановке развития растений в фазе семядольных листьев.

В целом на основании полученных результатов можно сделать вывод об относительно высокой устойчивости горчицы белой сорта Радуга к избытку цинка в окружающей среде, что позволяет предположить возможность ее использования для повышения плодородия почв сельскохозяйственного назначения, загрязненных цинком.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального

бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (тема № 0218-2019-0074).

Литература

Алексеева-Попова Н. В., Игошина Т. И., Косицин А. В., Ильинская М. Л. Устойчивость к тяжелым металлам (Pb, Zn, Cu) отдельных видов и популяций естественных фитоценозов из района медноколчеданных рудопроявлений // Растения в экстремальных условиях минерального питания. Л.: Наука, 1983. С. 22–42.

Белоус Н. М. Влияние плодородия на урожайность сельскохозяйственных культур и накопление ¹³⁷CS // Вестник БГСХА. 2005. Отдельный вып. С. 30–34.

Веселов Д. С., Фахрисламов Р. Г. Влияние кадмия на поглощение ионов, транспирацию и содержание цитокининов в проростках пшеницы // Агрохимия. 1999. № 10. С. 78–83.

Иванова Е. М., Холодова В. П., Кузнецов Вл. В. Биологические эффекты высоких концентраций солей меди и цинка и характер их взаимодействия в растениях рапса // Физиология растений. 2010. Т. 57, № 6. С. 864–873.

Казнина Н. М. Физиолого-биохимические и молекулярно-генетические механизмы устойчивости растений семейства *Roaseae* к тяжелым металлам: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2016. 48 с.

Казнина Н. М., Титов А. Ф., Лайдинен Г. Ф., Таланов А. В. Устойчивость щетинника зеленого к повышенным концентрациям цинка // Известия РАН. Сер. биол. 2009. № 6. С. 677–684.

Постников Д. А. Фитомелиорация и фиторемедиация почв сельскохозяйственного назначения с различной степенью окультуренности и экологической нагрузки: автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. Брянск, 2009. 42 с.

Прасад М. Н. Практическое использование растений для восстановления экосистем, загрязненных металлами // Физиология растений. 2003. Т. 50, № 5. С. 768–780.

Рубин А. Б. Биофизика фотосинтеза и методы экологического мониторинга // Технологии живых систем. 2005. Т. 2. С. 47–68.

Рубин А. Б., Кренделева Т. Е. Регуляция первичных процессов фотосинтеза // Успехи биол. химии. 2003. Т. 43. С. 225–266.

Серегин И. В., Кожевникова А. Д., Грачева В. В., Быстрова Е. И., Иванов В. Б. Распределение цинка по тканям корня проростков кукурузы и его действие на рост // Физиология растений. 2011. Т. 58, № 1. С. 85–94.

Титов А. Ф., Таланова В. В., Казнина Н. М., Лайдинен Г. Ф. Устойчивость растений к тяжелым металлам. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 170 с.

Caldelas C., Dong S., Araus J. L., Weiss D. J. Zinc isotopic fractionation in *Phragmites australis* in response to toxic levels of zinc // J. Exp. Bot. 2011. Vol. 62, no. 6. P. 2169–2178.

Durand T. C., Hausman J. F., Carpin S. Zinc and cadmium effects on growth and ion distribution in *Popu-*

Ius tremula x *Populus alba* // Biol. Plant. 2010. Vol. 54, no. 1. P. 191–194.

Gabrielli R., Pandolfini T., Vergnao O., Palandizi M. Comparison of two serpentine species with different nickel tolerance strategies // Plant and Soil. 1990. Vol. 122, no. 2. P. 271–277.

Gall J. E., Rajakaruna N. The physiology, functional genomics, and applied ecology of heavy metal-tolerant *Brassicaceae* // In: Lang M. (ed.). *Brassica*: characterization, functional genomics and health benefits. New York: Nova, 2013. P. 121–148.

Kaznina N. M., Titov A. F. Effect of zinc deficiency and excess on the growth and photosynthesis of winter wheat // J. Stress Physiol. Biochem. 2017. Vol. 13, no. 4. P. 88–94.

Khudsar T., Mahmooduzzafar N., Iqbal M. Cadmium-induced changes in leaf epidermis, photosynthetic rate and pigment concentrations in *Cajanus cajan* // Biol. Plant. 2001. Vol. 44, no. 1. P. 59–64.

Khudsar T., Mahmooduzzafar N., Iqbal M., Sairam R. K. Zinc-induced changes in morpho-physiological and biochemical parameters in *Artemisia annua* // Biol. Plant. 2004. Vol. 48, no. 2. P. 255–260.

Krupa Z. Cadmium-induced changes in the composition and structure of the light-harvesting chlorophyll a/b protein complex II in radish cotyledons // Physiol. Plant. 1988. Vol. 73. P. 518–524.

Lefèvre I., Marchal G., Corréal E., Zanuzzi A., Lutts S. Variation in response to heavy metals during vegetative growth in *Dorycnium pentaphyllum* Scop. // Plant Growth Regul. 2009. Vol. 59. P. 1–11.

Misra A., Srivastava A. K., Srivastava N. K., Khan A. Zn-acquisition and its role in growth, photosynthesis, photosynthetic pigments, and biochemical 168 changes in essential monoterpene oil (s) of *Pelargonium graveolens* // Photosynthetica. 2005. Vol. 43, no. 1. P. 153–155.

Mourato M. P., Moreira I. N., Leitão I., Pinto F. R., Sales J. R., Martins L. L. Effect of heavy metals in plants of the genus *Brassica* // Int. J. Mol. Sci. 2015. Vol. 16, no. 8. P. 17975–17998.

Nouairi I., Ammar W. B., Youssef N. B., Daoud D. B. M., Ghorbal N. H., Zarrouk M. Comparative study of cadmium effects on membrane lipid composition of *Brassica*

juncea and *Brassica napus* leaves // Plant Sci. 2006. Vol. 170, no. 3. P. 511–519.

Ouni Y., Mateos-Naranjo E., Abdelly C., Lakhdar A. Interactive effect of salinity and zinc stress on growth and photosynthetic responses of the perennial grass, *Polypogon monspeliensis* // Ecol. Engineer. 2016. Vol. 95. P. 171–179.

Panda S. K., Chaudhury I., Khan M. H. Heavy metals induce lipid peroxidation and affect antioxidants in wheat leaves // Biol. Plant. 2003. Vol. 46. P. 289–294.

Punz W. F., Sieghardt H. The response of roots of herbaceous plant species to heavy metals // Environ. Exp. Bot. 1993. Vol. 33. P. 85–98.

Sagardoy R., Vázquez S., Florez-Sarasa I. D., Albacete A., Ribas-Carbó M., Flexas J., Abadía J., Morales F. Stomatal and mesophyll conductances to CO₂ are the main limitations to photosynthesis in sugar beet (*Beta vulgaris*) plants grown with excess zinc // New Phytologist. 2010. Vol. 187. P. 145–158.

Song A., Li P., Fan F., Li Z., Liang Y. The effect of silicon on photosynthesis and expression of its relevant genes in rice (*Oryza sativa* L.) under high-zinc stress // PLOS One. 2014. doi: 10.1371/journal.pone.0113782

Tiecher T. L., Tiecher T., Ceretta C. A., Ferreira P. A. A., Nicoloso F. T., Soriani H. H., Tassinari A., Paranhos J. T., De Conti L., Brunetto G. Physiological and nutritional status of black oat (*Avena strigosa* Schreb.) grown in soil with interaction of high doses of copper and zinc // Plant Physiol. Biochem. 2016. Vol. 106. P. 253–263.

Van Ginneken L., Meers E., Guisson R., Ruttens A., Elst K., Tack M. G. F., Vangronsveld J., Diels L., Dejonghe W. Phytoremediation for heavy metal – contaminated soils combined with bioenergy production // JEELM – 2007. Vol. 9, no. 4. P. 227–236.

Vassilev A., Tsonev T., Yordanov I. Physiological response of barley plants (*Hordeum vulgare* L.) to cadmium contamination in soil during ontogenesis // Environ. Pollut. 1998. Vol. 103. P. 289–297.

Vassilev A., Nikolova A., Koleva L., Lidon F. Effects of excess Zn on growth and photosynthetic performance of young bean plants // J. Phytol. 2011. Vol. 3, no. 6. P. 58–62.

Поступила в редакцию 18.02.2021

References

Alekseeva-Popova N. V., Igoshina T. I., Kositsin A. V., Il'inskaya M. L. Ustoichivost' k tyazhelym metallam (Pb, Zn, Cu) otdel'nykh vidov i populyatsii estestvennykh fitotsenozov iz raiona mednokolchedannykh rudoproyavlenii [Resistance to heavy metals (Pb, Zn, Cu) of certain species and populations of natural phytocenoses from the region of copper pyrite ore occurrence]. *Rasteniya v ekstremal'nykh usloviyakh mineral'nogo pitaniya* [Plants under extreme conditions of mineral nutrition]. Leningrad: Nauka, 1983. P. 22–42.

Belous N. M. Vliyanie plodorodiya na urozhaynost' sel'skokhozyaistvennykh kul'tur i nakoplenie ¹³⁷CS [Influence of fertility on crop yield and ¹³⁷CS accumulation]. *Vestnik BGSKhA* [Vestnik Bryansk St. Agricult. Acad.]. 2005. Fascicle. P. 30–34.

Ivanova E. M., Kholodova V. P., Kuznetsov V. V. Biologicheskie efekty vysokikh kontsentratsii solei medi i tsinka i kharakter ikh vzaimodeistviya v rasteniyakh rapsa [Biological effects of high concentrations of copper and zinc salts and the nature of their interaction in rape plants]. *Fiziol. rastenii* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2010. Vol. 57, no. 6. P. 864–873.

Kaznina N. M. Fiziologo-biokhimicheskie i molekulyarno-geneticheskie mekhanizmy ustoichivosti rastenii semeistva *Poaceae* k tyazhelym metallam [Physiological-biochemical and molecular-genetic mechanisms of *Poaceae* plants resistance to heavy metals]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. St. Petersburg, 2016. 48 p.

Kaznina N. M., Titov A. F., Laidinen G. F., Talanov A. V. Ustoichivost' shchetinnika zelenogo k povyshennym

konsentratsiyam tsinka [*Setaria viridis* tolerance to high zinc concentrations]. *Izv. RAN. Ser. biol.* [Bull. RAS. Biol. Ser.]. 2009. No. 6. P. 677–684.

Postnikov D. A. Fitomelioratsiya i fitoremediatsiya pochv sel'skokhozyaistvennogo naznacheniya s razlichnoi stepen'yu okul'turenosti i ekologicheskoi nagruzki [Phytomelioration and phytoremediation of agricultural soils with varying degrees of cultivation and environmental load]: Summary of DSc (Dr. of Agr.) thesis. Bryansk, 2009. 42 p.

Prasad M. N. Prakticheskoe ispol'zovanie rastenii dlya vosstanovleniya ekosistem, zagryaznennykh metallami [Practical use of plants to restore metal-polluted ecosystems]. *Fiziol. rastenii* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2003. Vol. 50, no. 5. P. 768–780.

Rubin A. B. Biofizika fotosinteza i metody ekologicheskogo monitoringa [Biophysics of photosynthesis and methods of ecological monitoring]. *Tekhnol. zhivyykh system* [Technol. of Living Systems]. 2005. Vol. 2. P. 47–68.

Rubin A. B., Krendeleva T. E. Regulyatsiya pervichnykh protsessov fotosinteza [Regulation of primary photosynthesis processes]. *Uspekhi biol. khimii* [Advances in Biol. Chem.]. 2003. Vol. 43. P. 225–266.

Seregin I. V., Kozhevnikova A. D., Gracheva V. V., Bystrova E. I., Ivanov V. B. Raspredelenie tsinka po tkanyam kornya prorostkov kukuruzy i ego deistvie na rost [Zinc distribution in the root tissues of corn seedlings and its effect on growth]. *Fiziol. rastenii* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2011. Vol. 58, no. 1. P. 85–94.

Talanova V. V., Titov A. F., Boeva N. P. Vliyanie svintsya i kadmiya na proroški yachmenya [The effect of lead and cadmium on barley seedlings]. *Fiziol. i biokhim. kul't. rastenii* [Physiol. and Biochem. of Cultivated Plants]. 2001a. Vol. 33, no. 1. P. 33–37.

Titov A. F., Talanova V. V., Kaznina N. M., Laydin G. F. Ustoichivost' rastenii k tyazhelym metallam [Plant resistance to heavy metals]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2007. 170 p.

Veselov D. S., Fakhrislamov R. G. Vliyanie kadmiya na pogloshchenie ionov, transpiratsiyu i sodержanie tsitokininov v prorostkakh pshenitsy [Effect of cadmium on ion uptake, transpiration, and cytokinin content in wheat seedlings]. *Agrokhim.* [Agrochem.]. 1999. No. 10. P. 78–83.

Caldelas C., Dong S., Araus J. L., Weiss D. J. Zinc isotopic fractionation in *Phragmites australis* in response to toxic levels of zinc. *J. Exp. Bot.* 2011. Vol. 62, no. 6. P. 2169–2178.

Durand T. C., Hausman J. F., Carpin S. Zinc and cadmium effects on growth and ion distribution in *Populus tremula* x *Populus alba*. *Biol. Plant.* 2010. Vol. 54, no. 1. P. 191–194.

Gabrielli R., Pandolfini T., Vergnao O., Palandizi M. Comparison of two serpentine species with different nickel tolerance strategies. *Plant and Soil.* 1990. Vol. 122, no. 2. P. 271–277.

Gall J. E., Rajakaruna N. The physiology, functional genomics, and applied ecology of heavy metal-tolerant *Brassicaceae*. In: Lang M. (ed.). *Brassica: characterization, functional genomics and health benefits*. New York: Nova, 2013. P. 121–148.

Kaznina N. M., Titov A. F. Effect of zinc deficiency and excess on the growth and photosynthesis of winter

wheat. *J. Stress Physiol. Biochem.* 2017. Vol. 13, no. 4. P. 88–94.

Khudsar T., Mahmooduzzafar N., Iqbal M. Cadmium-induced changes in leaf epidermis, photosynthetic rate and pigment concentrations in *Cajanus cajan*. *Biol. Plant.* 2001. Vol. 44, no. 1. P. 59–64.

Khudsar T., Mahmooduzzafar N., Iqbal M., Sairam R. K. Zinc-induced changes in morpho-physiological and biochemical parameters in *Artemisia annua*. *Biol. Plant.* 2004. Vol. 48, no. 2. P. 255–260.

Krupa Z. Cadmium-induced changes in the composition and structure of the lightharvesting chlorophyll a/b protein complex II in radish cotyledons. *Physiol. Plant.* 1988. Vol. 73. P. 518–524.

Lefèvre I., Marchal G., Corréal E., Zanuzzi A., Lutts S. Variation in response to heavy metals during vegetative growth in *Dorycnium pentaphyllum* Scop. *Plant Growth Regul.* 2009. Vol. 59. P. 1–11.

Misra A., Srivastava A. K., Srivastava N. K., Khan A. Zn-acquisition and its role in growth, photosynthesis, photosynthetic pigments, and biochemical 168 changes in essential monoterpene oil (s) of *Pelargonium graveolens*. *Photosynthetica.* 2005. Vol. 43, no. 1. P. 153–155.

Mourato M. P., Moreira I. N., Leitão I., Pinto F. R., Sales J. R., Martins L. L. Effect of heavy metals in plants of the genus *Brassica*. *Int. J. Mol. Sci.* 2015. Vol. 16, no. 8. P. 17975–17998.

Nouairi I., Ammar W. B., Youssef N. B., Daoud D. B. M., Ghorbal N. H., Zarrouk M. Comparative study of cadmium effects on membrane lipid composition of *Brassica juncea* and *Brassica napus* leaves. *Plant Sci.* 2006. Vol. 170, no. 3. P. 511–519.

Ouni Y., Mateos-Naranjo E., Abdelly C., Lakhdar A. Interactive effect of salinity and zinc stress on growth and photosynthetic responses of the perennial grass, *Polypogon monspeliensis*. *Ecol. Engineer.* 2016. Vol. 95. P. 171–179.

Panda S. K., Chaudhury I., Khan M. H. Heavy metals induce lipid peroxidation and affect antioxidants in wheat leaves. *Biol. Plant.* 2003. Vol. 46. P. 289–294.

Punz W. F., Sieghardt H. The response of roots of herbaceous plant species to heavy metals. *Environ. Exp. Bot.* 1993. Vol. 33. P. 85–98.

Sagardoy R., Vázquez S., Florez-Sarasa I. D., Albacete A., Ribas-Carbó M., Flexas J., Abadia J., Morales F. Stomatal and mesophyll conductances to CO₂ are the main limitations to photosynthesis in sugar beet (*Beta vulgaris*) plants grown with excess zinc. *New Phytol.* 2010. Vol. 187. P. 145–158.

Song A., Li P., Fan F., Li Z., Liang Y. The effect of silicon on photosynthesis and expression of its relevant genes in rice (*Oryza sativa* L.) under high-zinc stress. *PLOS One.* 2014. doi: 10.1371/journal.pone.0113782

Tiecher T. L., Tiecher T., Ceretta C. A., Ferreira P. A. A., Nicoloso F. T., Soriani H. H., Tassinari A., Paranhos J. T., De Conti L., Brunetto G. Physiological and nutritional status of black oat (*Avena strigosa* Schreb.) grown in soil with interaction of high doses of copper and zinc. *Plant Physiol. Biochem.* 2016. Vol. 106. P. 253–263.

Van Ginneken L., Meers E., Guisson R., Ruttens A., Elst K., Tack M. G. F., Vangronsveld J., Diels L., Dejonghe W. Phytoremediation for heavy metal – contaminated

soils combined with bionergy production. *JEELM* – 2007. Vol. 9, no. 4. P. 227–236.

Vassilev A., Tsonev T., Yordanov I. Physiological response of barley plants (*Hordeum vulgare* L.) to cadmium contamination in soil during ontogenesis. *Environ. Pollut.* 1998. Vol. 103. P. 289–297.

Vassilev A., Nikolova A., Koleva L., Lidon F. Effects of excess Zn on growth and photosynthetic performance of young bean plants. *J. Phytol.* 2011. Vol. 3, no. 6. P. 58–62.

Received February 18, 2021

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Задворная Ангелина Константиновна

магистрант
Петрозаводский государственный университет
пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: angelinajang98@gmail.com

Казнина Наталья Мстиславовна

ведущий научный сотрудник лаб. экологической
физиологии растений, д. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: kaznina@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762712

Холопцева Екатерина Станиславовна

старший научный сотрудник лаб. экологической
физиологии растений, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: holoptseva@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762712

CONTRIBUTORS:

Zadvornaya, Angelina

Petrozavodsk State University
33 Lenin Ave., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: angelinajang98@gmail.com

Kaznina, Natalia

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: kaznina@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 762712

Kholoptseva, Ekaterina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: holoptseva@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 762712

УДК 577.125.8

СОДЕРЖАНИЕ МЕТАБОЛИТОВ ОКСИДА АЗОТА В КРОВИ ЗДОРОВЫХ ЛЮДЕЙ И ПАЦИЕНТОВ С АРТЕРИАЛЬНОЙ ГИПЕРТЕНЗИЕЙ, ИМЕЮЩИХ РАЗНЫЕ АЛЛЕЛЬНЫЕ ВАРИАНТЫ ГЕНОВ ACE (RS4340) И CYP11B2 (RS1799998)

Л. В. Топчиева¹, О. В. Балан¹, В. А. Корнева², И. Е. Малышева¹

¹ Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

² Петрозаводский государственный университет, Россия

Исследовано влияние аллельного полиморфизма генов ангиотензинпревращающего фермента (*ACE*) и альдостеронсинтазы (*CYP11B2*) на содержание суммарной фракции нитритов и нитратов в плазме крови здоровых индивидов и пациентов с артериальной гипертензией (АГ). Показано, что формирование стабильно высокого давления крови связано с повышением уровня оксида азота в кровяном русле ($F = 14,04$; $p = 0,0003$). Обнаружено статистически значимое снижение содержания метаболитов оксида азота (NOx) в плазме здоровых индивидов с DD генотипом (I/D полиморфный маркер гена *ACE*) (rs4340) по сравнению с носителями II генотипа ($p = 0,028$). У гипертоников, имеющих TT генотип по -344T>C маркеру гена *CYP11B2* (rs1799998), концентрация NOx в плазме была выше, чем у лиц с CC генотипом ($p = 0,037$). Выявлено влияние генотипа по полиморфному маркеру rs1799998 на содержание нитритов и нитратов в плазме крови ($F = 3,39$; $p = 0,037$). Результаты исследования свидетельствуют о вовлечении аллельного полиморфизма генов *ACE* и *CYP11B2* в регуляцию уровня оксида азота при формировании артериальной гипертензии.

Ключевые слова: артериальная гипертензия; оксид азота; индуцибельная синтаза оксида азота; ангиотензинпревращающий фермент; инсерционно-делеционный полиморфизм гена *ACE*; альдостеронсинтаза; ген *CYP11B2*.

L. V. Topchieva, O. V. Balan, V. A. Korneva, I. E. Malysheva. THE NITRIC OXIDE LEVEL IN THE BLOOD OF HEALTHY PEOPLE AND PATIENTS WITH ARTERIAL HYPERTENSION CARRYING DIFFERENT ALLELE VARIANTS OF THE ACE (RS4340) AND CYP11B2 (RS1799998) GENES

The effect of ACE (angiotensin-converting enzyme) and CYP11B2 (aldosterone synthase) gene polymorphism on the nitrites and nitrates total fraction content in blood plasma of healthy individuals and patients with arterial hypertension (AH) was studied. It was shown that the emergence of consistently high blood pressure is associated with a rise in the bloodstream nitric oxide level. Patients carrying the D/D genotype of the ACE gene polymorphic marker (rs4340) and without any AH clinical manifestations showed a significantly lower nitric oxide content compared to carriers of the I/I genotype ($p = 0.028$). Plasma NOx concentration was higher in hypertensive patients carrying the TT genotype in the -344T>C CYP11B2 gene polymorphic marker (rs1799998) than in individuals with the CC genotype ($p = 0.037$). We revealed the CYP11B2 gene polymorphism (rs1799998)

effects on the blood plasma nitrite and nitrate content ($F = 3.39$; $p = 0.037$). Our results indicate the involvement of ACE and CYP11B2 gene polymorphism in the nitric oxide level regulation during hypertension development.

Key words: arterial hypertension; nitric oxide; inducible nitric oxide synthase; angiotensin-converting enzyme; insertion-deletion polymorphism of ACE genes; aldosterone synthase; CYP11B2 gene.

Введение

Артериальная гипертензия сопровождается хроническим вялотекущим воспалением, которое в последнее время принято называть «стерильным», что подразумевает отсутствие инфекционного агента при развитии этого процесса. Одним из маркеров воспаления является повышение уровня оксида азота в плазме крови больных людей, в том числе у пациентов с эссенциальной артериальной гипертензией (ЭАГ) [Люсов и др., 2011; Топчиева и др., 2020]. Усиление продукции NO в этих условиях в основном связано с активацией индуцибельной синтазы оксида азота (NOS2) в макрофагах первого типа как следствие действия различных эндогенных факторов, например, изменения окислительно-восстановительного баланса тканей и клеток, генерации активных форм кислорода (АФК), повышения содержания провоспалительных цитокинов [Förstermann, Sessa, 2012]. Эти процессы сопровождаются формированием эндотелиальной дисфункции и усилением воспалительных процессов в стенках сосудов [Schulz et al., 2011].

Регуляция активности NOS2 осуществляется как на транскрипционном, так и на посттранскрипционном уровне [Förstermann, Sessa, 2012]. В промоторе гена имеются сайты связывания транскрипционных факторов NF- κ B и AP1, которые контролируют экспрессию генов, кодирующих провоспалительные белки [Pfeilschifter et al., 2001]. Указанные транскрипционные факторы опосредуют эффект запуска сигнальных путей после активации клеточных рецепторов, в том числе рецептора ангиотензина первого типа ATR1 и минералокортикоидных рецепторов, присутствующих на поверхности моноцитов [Afsar et al., 2020]. Лигандами для этих рецепторов являются ангиотензин II и альдостерон, компоненты ренин-ангиотензин-альдостероновой системы (РААС). Уровень этих гормонов зависит от активности и содержания ангиотензинпревращающего фермента (АПФ) и альдостеронсинтазы (АЛДС). В разных областях генов ACE и CYP11B2 имеются мутации, влияющие на их экспрессию и на функциональные свойства кодируемых ими белков

(соответственно АПФ и АЛДС). Так, отсутствие Alu-повтора в 16-м интроне гена ACE (полиморфный маркер rs4340) связано с существенным ростом активности АПФ [Радьков и др., 2011]. Замена цитозина на тимин в позиции -344 гена CYP11B2 (полиморфный маркер rs1799998) способствует изменению сродства стероидогенного фактора 1 (SPF1) к промотору и усилению его транскрипционной активности. Следовательно, указанные полиморфные маркеры, вероятно, могут участвовать в регуляции уровня NO в кровяном русле при артериальной гипертензии. Цель исследования – оценить содержание метаболитов оксида азота (NOx) у здоровых людей и пациентов с ЭАГ, имеющих разные аллельные варианты по rs4340 и rs1799998.

Материалы и методы

Для определения содержания нитритов и нитратов использовано 178 образцов плазмы крови. В контрольную группу вошли 89 доноров (39 мужчин и 50 женщин) в возрасте $39 \pm 1,63$ года. Группа пациентов с ЭАГ (I–II стадии) включала 89 человек (31 мужчина и 58 женщин) в возрасте $42 \pm 2,78$ года. Материал для исследования получен при содействии кафедры факультетской терапии, фтизиатрии, инфекционных болезней и эпидемиологии Медицинского института ПетрГУ и клинико-диагностической лаборатории ГБУЗ БСМП г. Петрозаводска. Диагноз ЭАГ установлен с учетом европейских рекомендаций 2018 г. [Williams et al., 2018].

Средний возраст доноров из контрольной группы составил $37,8 \pm 9,6$ года; пациентов с ЭАГ – $40,7 \pm 13,1$ года. Критерии включения, общие для доноров изучаемых групп: наличие информированного согласия, проживание в Республике Карелия. Критерии исключения, общие для доноров изучаемых групп: перенесенные в последний месяц инфекционно-воспалительные заболевания, беременность и лактация, курение, сахарный диабет, индекс массы тела ≥ 30 кг/м².

Суммарную концентрацию нитратов (NO₃⁻) и нитритов (NO₂⁻) определяли колориметриче-

ским методом по развитию окраски в реакции диазотирования нитритом сульфаниламида, входящего в состав реактива Грисса («ЛенРеактив», Россия) [Метельская, Гуманова, 2005]. Оптическую плотность раствора измеряли при λ 540 нм на микропланшетном ридере CLARIOstar (BMGLabtech, Германия). Содержание NOx рассчитывали по калибровочной кривой. Измерения проводили в 3-кратной аналитической повторности.

У лиц, включенных в выборку, для оценки содержания метаболитов оксида азота в плазме крови были определены генотипы по полиморфным маркерам гена *ACE* (rs4340) *CYP11B2* (rs1799998). ДНК выделяли из периферической крови на микроколонках с помощью набора «К-Сорб» (СИНТОЛ, Россия). Качество и количество ДНК определяли спектрофотометрически на приборе SmartSpec (Bio-Rad, США). Генотипирование по rs4340 гена *ACE* проводили согласно Rigat с соавторами [Rigat et al., 1990]. Аллели и генотипы по rs1799998 определяли с помощью ПЦР-ПДРФ анализа согласно Tamaki с соавторами [Tamaki et al., 1999]. ПЦР проводили в амплификаторе MaxyGene Therm 1000 (AxyGene, США). Реакционная смесь для ПЦР состояла из ДНК (50 нг/мл), 5 мкл смеси для ПЦР ScreenMix-HS («Евроген», Россия) и по 0,1 мкл обратного и прямого праймеров (100 пМ). Продукты амплификации локуса гена *ACE* (rs4340) разделяли электрофорезом в 2% агарозном геле. ПЦР-продукты, содержащие позицию -344Т>С гена *CYP11B2*, обрабатывали эндонуклеазой рестрикции *HaeIII* (1 е. а.) в течение 3 часов и затем анализировали электрофоретически в 6% ПААГ. Продукты амплификации визуализировали в проходящем УФ свете с помощью бромистого этидия.

На проведение исследований получено согласие Комитета по медицинской этике Мин-

здравсоцразвития РК и ПетрГУ. Статистическая обработка данных выполнена с использованием программного обеспечения StatGraphics Centurion XVI. Обнаружены отклонения значений содержания метаболитов оксида азота в плазме крови от нормального распределения (использовали критерий Шапиро – Уилка, $p < 0,05$), в связи с чем для анализа достоверности различий этого показателя между группами был использован непараметрический критерий U Вилкоксона – Манна – Уитни. Проведен дисперсионный анализ с использованием F-критерия Фишера. Данные по уровню NOx представлены в виде средних значений и ошибки среднего. Различия считались значимыми при $p < 0,05$.

Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Результаты

Выявлена связь уровня метаболитов оксида азота с ЭАГ I–II стадии ($F = 14,04$; $p = 0,0003$) (таб.).

У здоровых индивидов с DD генотипом по I/D полиморфному маркеру (rs4340) гена *ACE* содержание метаболитов оксида азота в плазме крови было на 26 % ниже, чем у носителей генотипа II (таб.). В группе пациентов с ЭАГ статистически значимых различий по этому показателю между носителями разных генотипов по rs4340 не обнаружено ($p > 0,05$). В плазме гипертоников, гомозиготных по аллелю Т (-344Т>С полиморфный маркер гена *CYP11B2*), содержание NOx было на 28 % больше, чем у больных с CC генотипом (таб.). В группе лиц без клинического проявления АГ уровень мета-

Содержание метаболитов оксида азота в плазме крови здоровых людей и пациентов с ЭАГ (I–II типа), имеющих разные аллельные варианты по полиморфным маркерам генов *ACE* и *CYP11B2*

The nitric oxide metabolites level in the blood plasma of healthy people and patients with EAH (type I–II) with different allelic variants for the *ACE* and *CYP11B2* genes

Ген, маркер Gene, marker	Генотипы Genotypes	Содержание NOx, мкМ/л NOx content, $\mu\text{M} / \text{l}$	
		Контрольная группа Control group	Пациенты с ЭАГ Patients with EAH
<i>ACE</i> rs4340	II (n=23)	53,8 \pm 3,3	63,3 \pm 8,0
	ID (n=43)	43,8 \pm 2,9	64,5 \pm 5,3
	DD (n=23)	40,3 \pm 6,7*	54,1 \pm 3,1
<i>CYP11B2</i> rs1799998	CC (n=21)	37,6 \pm 2,7	51,1 \pm 4,7
	CT (n=31)	41,9 \pm 4,5	58,0 \pm 4,9
	TT (32)	48,3 \pm 5,6	65,4 \pm 4,6**

Примечание / Note. * $p = 0,028$; ** $p = 0,037$.

болитов NO у носителей разных аллелей и генотипов по rs1799998 не различался ($p > 0,05$).

Дисперсионный анализ показал связь изменчивости локуса rs1799998 гена *CYP11B2* с вариабельностью уровня NOx в плазме крови ($F = 3,39$; $p = 0,037$).

Обсуждение

Оксид азота играет важную роль в регуляции тонуса сосудов, сократимости миокарда и скелетных мышц, запуске сигнальных путей в различных клетках [Пожилова, Новиков, 2015]. В физиологических условиях NO синтезируется в основном клетками эндотелия сосудов за счет активности эндотелиальной синтазы оксида азота (NOS3). Нарушение его выработки свидетельствует о дисфункции эндотелия, которая проявляется в дисбалансе между факторами, способствующими расслаблению стенок сосудов, и теми, которые оказывают на них повреждающее действие (например, эндотелин-1, супероксид-анион). Снижение продукции и биодоступности NO (за счет его утилизации супероксид-анион-радикалом) связывают с патогенезом артериальной гипертензии [Levy et al., 2009].

Важнейшим фактором эндотелиальной дисфункции является хроническая активация РААС. Она приводит к повышению периферического сопротивления сосудов, задержке жидкости в организме, увеличению объема циркулирующей крови, ремоделированию миокарда и сосудов, уменьшению просвета сосуда к толщине его стенки и в итоге к стабильному повышению артериального давления [Конькова и др., 2001]. РААС проявляет свои эффекты через гормон ангиотензин II, синтезируемый при участии АПФ. В настоящее время считается, что этот гормон регулирует не только тонус сосудов, но и формирование их воспалительного статуса [Montezano et al., 2014]. Он модулирует экспрессию генов провоспалительных белков, в том числе цитокинов [Jaffe, Mendelsohn, 2005], усиливает продукцию супероксид-анион-радикала посредством NADP/NADPH-зависимых оксидаз [Jaffe, Mendelsohn, 2005]. Другим участником воспалительного процесса со стороны РААС является альдостерон, который, связываясь с минералокортикоидными рецепторами на поверхности клеток эндотелия и моноцитов, активирует сигнальные пути, запускающие воспалительные реакции. Например, он индуцирует повышение содержания на поверхности клеток эндотелия молекул адгезии VCAM-1 и ICAM-1, способствуя, таким образом, усилению трансэндотелиальной миграции лейкоцитов [Caprio et al., 2008;

Van der Heijden et al., 2018]. Моноциты, попадая в интиму сосудов, превращаются в макрофаги, продуцирующие хемокины и цитокины для рекрутирования других воспалительных клеток [Wenzel et al., 2011]. Следовательно, в условиях воспаления усиленная выработка оксида азота за счет активности NOS2 в макрофагах может зависеть от циркулирующих уровней ангиотензина II и альдостерона. Недостаток продукции NO эндотелиальными клетками также связан с активностью РААС. Об этом свидетельствует тот факт, что у крыс со спонтанной гипертензией подавлен сигнальный путь PI3K-AKT-eNOS [Wang et al., 2015]. Блокирование у них ангиотензиновых рецепторов I типа с помощью валсартана восстанавливает активность данного сигнального пути [Wang et al., 2015].

Вариабельность тканевого и плазменного уровня оксида азота в физиологических условиях и при воспалении может быть детерминирована генетически. У здоровых людей уровень оксида азота связан с наличием полиморфных локусов гена *NOS3* [Sofowora et al., 2001; Veldman et al., 2002]. А у лиц с АГ на содержание метаболитов оксида азота влияет аллельный полиморфизм гена *NOS2* [Топчиева и др., 2020]. Как было отмечено во введении, содержание и активность основных компонентов РААС, ангиотензина II и альдостерона определяется наличием в генотипе определенных аллелей генов *ACE* и *CYP11B2* [Tamaki et al., 1999; Радьков и др., 2011]. Вероятно, эти генетически обусловленные различия могут влиять на функциональные особенности сигнальных путей в клетках и экспрессию генов, кодирующих NOS3 и NOS2 как у лиц с нормальным артериальным давлением, так и у пациентов с АГ. Действительно, здоровые индивиды, гомозиготные по аллелю D I/D полиморфного маркера гена *ACE*, характеризовались наименьшим содержанием метаболитов оксида азота в плазме по сравнению с носителями ID и II генотипов. Аналогичные данные получены в работе Avila-Vanzzini с соавторами [Avila-Vanzzini et al., 2015]. Оказалось, что носительство DD генотипа по указанному полиморфному маркеру связано с уровнем NOx и систолическим артериальным давлением у клинически здоровых мужчин. Вероятно, это обусловлено более низкой активностью эндотелиальной синтазы оксида азота у лиц, имеющих DD генотип. Нами также выявлены различия в содержании метаболитов оксида азота в плазме гипертоников в зависимости от носительства аллельных вариантов по -344T>C полиморфного маркера гена *CYP11B2*. Важно то, что у носителей TT генотипа, который, по данным литературы, ассо-

цирован с генетической предрасположенностью к АГ [Tamaki et al., 1999; Гуров и др., 2011], уровень NOx выше, чем у гомозигот по аллелю С. Поскольку в условиях гипертонии усиленная выработка оксида азота осуществляется за счет NOS2, вероятней всего предположить, что указанный генотип может влиять на активность этого фермента у лиц с повышенным артериальным давлением.

Таким образом, генетические варианты rs4340 и rs1799998 могут вовлекаться в контроль над уровнем важного вазодилатора – оксида азота. В физиологических условиях это осуществляется, скорее всего, за счет регуляции NOS3, а при гипертонии – за счет контроля над активностью индуцибельной формы фермента (NOS2).

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0218-2019-0077).

Литература

- Гуров Э. В., Топчиева Л. В., Коломейчук С. Н., Малышева И. Е., Корнева В. А. Роль полиморфного маркера -344Т/С гена альдостеронсинтазы в генетической предрасположенности жителей Карелии к сердечно-сосудистым заболеваниям // Медицинская генетика. 2011. Т. 10, № 5(107). С. 28–32.
- Конькова Н. Е., Бургал А., Длин В. В. Современные представления о ренин-ангиотензиновой системе и ее роли в регуляции артериального давления // Нефрология и диализ. 2001. Т. 3, № 2. С. 243–248.
- Люсов В. А., Метельская В. А., Оганов Р. Г., Евсиков Е. М., Теплова Н. В. Уровень оксида азота в сыворотке периферической крови больных с различной тяжестью артериальной гипертонии // Кардиология. 2011. № 12. С. 23–28.
- Метельская В. А., Гуманова Н. Г. Скрининг-метод определения уровня метаболитов оксида азота в сыворотке крови // Клиническая лабораторная диагностика. 2005. № 6. С. 15–18.
- Радьков О. В., Калинин М. Н., Заварин В. В. Ассоциация инсерционно-делеционного полиморфизма гена ACE с факторами циркулирующего отдела ренин-ангиотензин-альдостероновой системы и функцией эндотелия микрососудов кожи при формировании гестоза // Бюл. сибирской медицины. 2011. Т. 10, № 4. С. 32–36.
- Пожилова Е. В., Новиков В. Е. Синтаза оксида азота и эндогенный оксид азота в физиологии и патологии клетки // Вестник СГМА. 2015. Т. 14, № 4. С. 35–41.
- Топчиева Л. В., Балан О. В., Корнева В. А., Малышева И. Е., Панкрашова К. А. Содержание метаболитов оксида азота и уровень транскриптов генов NOS2 и NOS3 у пациентов с эссенциальной артериальной гипертонией // Изв. РАН. Сер. биол. 2020. № 3. С. 259–265. doi: 10.31857/S0002332920010166
- Afsar B., Afsar R. E., Ertuglu L. A., Kuwabara M., Ortiz A., Covic A., Kanbay M. Renin-angiotensin system and cancer: epidemiology, cell signaling, genetics and epigenetics // Clinical and Translational Oncology. 2020. doi: 10.1007/s12094-020-02488-3
- Avila-Vanzzini N., Posadas-Romero C., Gonzalez-Salazar Mdel C., Maass-Iturbide C., Melendez-Ramirez G., Perez-Mendez O., Del Valle-Mondragon L., Masso-Rojas F., Varela Lopez E., Herrera-Bello H., Villavicencio Fernandez R., Cruz-Robles D. The ACE I/D polymorphism is associated with nitric oxide metabolite and blood pressure levels in healthy Mexican men // Arch. Cardiol. Mex. 2015. Vol. 85, no. 2. P. 105–110. doi: 10.1016/j.acmx.2014.12.005
- Caprio M., Newfell B. G., la Sala A., Baur W., Fabbri A., Rosano G., Mendelsohn M. E., Jaffe I. Z. Functional mineralocorticoid receptors in human vascular endothelial cells regulate intercellular adhesion molecule-1 expression and promote leukocyte adhesion // Circ. Res. 2008. Vol. 102. P. 1359–1367
- Jaffe I. Z., Mendelsohn M. E. Angiotensin II and aldosterone regulate gene transcription via functional mineralocorticoid receptors in human coronary artery smooth muscle cells // Circ. Res. 2005. Vol. 96. P. 643–650.
- Levy A. S., Chung J. C. S., Kroetsch J. T., Rush J. W. Nitric oxide and coronary vascular endothelium adaptations in hypertension // Vasc. Health Risk Manag. 2009. Vol. 5. P. 1075–1087.
- Montezano A. C., Nguyen Dinh Cat A., Rios F. J., Touyz R. M. Angiotensin II and vascular injury // Curr. Hypertens. Rep. 2014. Vol. 16. P. 431. doi: 10.1007/s11906-014-0431-2
- Rigat B., Hubert C., Alhenc-Gelas F. An insertion/deletion polymorphism in the angiotensin I-converting enzyme gene accounting for half the variance of serum enzyme levels // J. Clin. Invest. 1990. Vol. 86. P. 1343–1346.
- Schulz E., Gori T., Münzel T. Oxidative stress and endothelial dysfunction in hypertension // Hypertens. Res. 2011. Vol. 34. P. 665–673. doi: 10.1038/hr.2011.39
- Sofowora G., Dishy V., Xie H.-G., Imamura H., Nishimi Y., Morales C. R., Morrow J. D., Kim R. B., Stein C. M., Wood A. J. J. In-vivo effects of Glu298Asp endothelial nitric oxide synthase polymorphism // Pharmacogenetics. 2001. Vol. 11, iss. 9. P. 809–814.
- Tamaki S., Iwai N., Tsujita Y., Kinoshita M. Genetic polymorphism of CYP11B2 gene and Hypertension in Japanese // Hypertension. 1999. Vol. 33. P. 266–270.
- Van der Heijden C. D. C. C., Deinum J., Joosten L. A. B., Netea M. G., Riksen N. P. The mineralocorticoid receptor as a modulator of innate immunity and atherosclerosis // Cardiovasc. Res. 2018. Vol. 114. P. 944–953. doi: 10.1093/cvr/cvy092
- Veldman B. A., Spiering W., Doevendans P. A., Vervoort G., Kroon A. A., de Leeuw P. W., Smits P. The Glu298Asp polymorphism of the NOS3 gene as a determinant of the baseline production of nitric oxide // J. Hypertens. 2002. Vol. 20, no. 10. P. 2023–2027.
- Wang W., Zhang F., Chen J., Chen X., Fu F., Tang M., Chen L. Telmisartan reduces atrial arrhythmia susceptibility through the regulation of RAS-ERK and PI3 K-Akt-eNOS pathways in spontaneously hyper-

tensive rats // *Can. J. Physiol.* 2015. Vol. 93. P. 657–665. doi: 10.1139/cjpp-2014-0416

Wenzel P., Knorr M., Kossmann S., Stratmann J., Hausding M., Schuhmacher S., Karbach S. H., Schwenk M., Yogev N., Schulz E., Oelze M., Grabbe S., Jonuleit H., Becker C., Daiber A., Waisman A., Münzel T. Lysozyme M-positive monocytes mediate angiotensin II-induced arterial hypertension and vascular dysfunction // *Circulation.* 2011. Vol. 124. P. 1370–1381. doi: 10.1161/CIRCULATIONAHA.111.034470

Williams B., Mancia G., Spiering W., Agabiti Rossi T., Azizi M., Burnier M., Clement D., Coca A., De

Simone G., Dominiczak A., Kahan T., Mahfoud F., Redon J., Ruilope L., Zanchetti A., Kerins M., Kjeldsen S., Kreutz R., Laurent S., Lip G. Y. H., McManus R., Narkiewicz K., Ruschitzka F., Schmieder R., Shlyakhto E., Tsioufis K., Aboyans V., Desormais I. Practice Guidelines for the management of arterial hypertension of the European Society of Cardiology and the European Society of Hypertension // *Blood Press.* 2018. Vol. 27, no. 6. P. 314–340. doi: 10.1080/08037051.2018.1527177

Поступила в редакцию 19.10.2020

References

Gurov E. V., Topchieva L. V., Kolomeichuk S. N., Malysheva I. E., Korneva V. A. Rol' polimorfnoy markera -344T/C gena al'dosteronsintazy v geneticheskoy predispozitsionnosti zhitelei Karelii k serdechno-sosudistym zabolevaniyam [Role of the polymorphic marker -344T/C of the aldosterone synthase gene in the genetic predisposition of residents of Karelia to cardiovascular diseases]. *Med. genetika* [Med. Genetics]. 2011. Vol. 10, no. 5(107). P. 28–32.

Kon'kova N. E., Bursal A., Dlin V. V. Sovremennye predstavleniya o renin-angiotenzinovoy sisteme i ee roli v regulatsii arterial'nogo davleniya [Current concepts of the renin-angiotensin system and its role in the regulation of blood pressure]. *Nefrologiya i dializ* [Nephrology and Dialysis]. 2001. Vol. 3, no. 2. P. 243–248.

Lyusov V. A., Metel'skaya V. A., Oganov R. G., Evsikov E. M., Teplova N. V. Uroven' oksida azota v syvorotke perifericheskoy krovi bol'nykh s razlichnoy tyazhest'yu arterial'noi gipertenzii [Level of nitric oxide in the peripheral blood serum in patients with arterial hypertension of various severity]. *Kardiologiya* [Cardiology]. 2011. Vol. 12. P. 23–28.

Metel'skaya V. A., Gumanova N. G. Skринing-metod opredeleniya urovnya metabolitov oksida azota v syvorotke krovi [Screening method for determining the level of nitric oxide metabolites in blood serum]. *Klinicheskaya lab. diagnostika* [Russ. Clinical Lab. Diagnostics]. 2005. No. 6. P. 15–18.

Rad'kov O. V., Kalinkin M. N., Zavarin V. V. Assotsiatsiya insertsiionno-deletsiionnogo polimorfizma gena ACE s faktorami tsirkuliruyushchego otdela renin-angiotenzin- al'dosteronovoy sistemy i funktsiei endoteliya mikrososudov kozhi pri formirovaniy gestoza [Association of ACE gene insertion-deletion polymorphism with factors of the circulating renin-angiotensin-aldosterone system and the function of the skin microvascular endothelium during the preeclampsia formation] *Byull. sibirskoi med.* [Bull. Siberian Med.]. 2011. Vol. 10, no. 4. P. 32–36.

Pozhilova E. V., Novikov V. E. Sintaza oksida azota i endogennyi oksid azota v fiziologii i patologii kletki [Physiological and pathological value of cellular synthesis of nitrogen oxide and endogenous nitrogen oxide]. *Vestnik Smolenskoi gos. med. akad.* [Vestnik Smolensk St. Med. Acad.]. 2015. Vol. 14, no. 4. P. 35–41.

Topchieva L. V., Balan O. V., Korneva V. A., Malysheva I. E., Pankrashova K. A. The nitric oxide metabolite level and NOS2 and NOS3 gene transcripts in patients with

essential arterial hypertension. *Biol. Bull.* 2020. Vol. 47, no. 3. P. 247–252. doi: 10.1134/S1062359020010161

Afsar B., Afsar R. E., Ertuglu L. A., Kuwabara M., Ortiz A., Covic A., Kanbay M. Renin-angiotensin system and cancer: epidemiology, cell signaling, genetics and epigenetics. *Clinical and Translational Oncology.* 2020. doi: 10.1007/s12094-020-02488-3

Avila-Vazzini N., Posadas-Romero C., Gonzalez-Salazar Mdel C., Maass-Iturbide C., Melendez-Ramirez G., Perez-Mendez O., Del Valle-Mondragon L., Masso-Rojas F., Varela Lopez E., Herrera-Bello H., Villavicencio Fernandez R., Cruz-Robles D. The ACE I/D polymorphism is associated with nitric oxide metabolite and blood pressure levels in healthy Mexican men. *Arch. Cardiol. Mex.* 2015. Vol. 85, no. 2. P. 105–110. doi: 10.1016/j.acmx.2014.12.005

Caprio M., Newell B. G., la Sala A., Baur W., Fabbri A., Rosano G., Mendelsohn M. E., Jaffe I. Z. Functional mineralocorticoid receptors in human vascular endothelial cells regulate intercellular adhesion molecule-1 expression and promote leukocyte adhesion. *Circ. Res.* 2008. Vol. 102. P. 1359–1367.

Jaffe I. Z., Mendelsohn M. E. Angiotensin II and aldosterone regulate gene transcription via functional mineralocorticoid receptors in human coronary artery smooth muscle cells. *Circ. Res.* 2005. Vol. 96. P. 643–650.

Levy A. S., Chung J. C. S., Kroetsch J. T., Rush J. W. Nitric oxide and coronary vascular endothelium adaptations in hypertension. *Vasc. Health Risk Manag.* 2009. Vol. 5. P. 1075–1087.

Montezano A. C., Nguyen Dinh Cat A., Rios F. J., Touyz R. M. Angiotensin II and vascular injury. *Curr. Hypertens. Rep.* 2014. Vol. 16. P. 431. doi: 10.1007/s11906-014-0431-2

Rigat B., Hubert C., Alhenc-Gelas F. An insertion/deletion polymorphism in the angiotensin I-converting enzyme gene accounting for half the variance of serum enzyme levels. *J. Clin. Invest.* 1990. Vol. 86. P. 1343–1346.

Schulz E., Gori T., Münzel T. Oxidative stress and endothelial dysfunction in hypertension. *Hypertens. Res.* 2011. Vol. 34. P. 665–673. doi: 10.1038/hr.2011.39

Sofowora G., Dishy V., Xie H.-G., Imamura H., Nishimi Y., Morales C. R., Morrow J. D., Kim R. B., Stein C. M., Wood A. J. J. In-vivo effects of Glu298Asp endothelial nitric oxide synthase polymorphism. *Pharmacogenetics.* 2001. Vol. 11, iss. 9. P. 809–814.

Tamaki S., Iwai N., Tsujita Y., Kinoshita M. Genetic polymorphism of CYP11B2 gene and Hypertension in Japanese. *Hypertension*. 1999. Vol. 33. P. 266–270.

Van der Heijden C. D. C. C., Deinum J., Joosten L. A. B., Netea M. G., Riksen N. P. The mineralocorticoid receptor as a modulator of innate immunity and atherosclerosis. *Cardiovasc. Res.* 2018. Vol. 114. P. 944–953. doi: 10.1093/cvr/cvy092

Veldman B. A., Spiering W., Doevendans P. A., Vervoort G., Kroon A. A., de Leeuw P. W., Smits P. The Glu298Asp polymorphism of the NOS3 gene as a determinant of the baseline production of nitric oxide. *J. Hypertens.* 2002. Vol. 20, no. 10. P. 2023–2027.

Wang W., Zhang F., Chen J., Chen X., Fu F., Tang M., Chen L. Telmisartan reduces atrial arrhythmia susceptibility through the regulation of RAS-ERK and PI3 K-Akt-eNOS pathways in spontaneously hypertensive rats. *Can. J. Physiol.* 2015. Vol. 93. P. 657–665. doi: 10.1139/cjpp-2014-0416

Wenzel P., Knorr M., Kossmann S., Stratmann J., Hausding M., Schuhmacher S., Karbach S. H.,

Schwenk M., Yogev N., Schulz E., Oelze M., Grabbe S., Jonuleit H., Becker C., Daiber A., Waisman A., Münzel T. Lysozyme M-positive monocytes mediate angiotensin II-induced arterial hypertension and vascular dysfunction. *Circulation*. 2011. Vol. 124. P. 1370–1381. doi: 10.1161/CIRCULATIONAHA.111.034470

Williams B., Mancia G., Spiering W., Agabiti Rossi T., Azizi M., Burnier M., Clement D., Coca A., De Simone G., Dominiczak A., Kahan T., Mahfoud F., Redon J., Ruilope L., Zanchetti A., Kerins M., Kjeldsen S., Kreutz R., Laurent S., Lip G. Y. H., McManus R., Narkiewicz K., Ruschitzka F., Schmieder R., Shlyakhto E., Tsioufis K., Aboyans V., Desormais I. Practice Guidelines for the management of arterial hypertension of the European Society of Cardiology and the European Society of Hypertension. *Blood Press*. 2018. Vol. 27, no. 6. P. 314–340. doi: 10.1080/08037051.2018.1527177

Received October 19, 2020

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Топчиева Людмила Владимировна

ведущий научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: topchieva67@mail.ru
тел.: (8142) 573107

Балан Ольга Викторовна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: ovbalan@mail.ru
тел.: (8142) 573107

Корнева Виктория Алексеевна

доцент кафедры факультетской терапии, фтизиатрии,
инфекционных болезней и эпидемиологии, к. м. н.
Петрозаводский государственный университет
пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: vikkorneva@mail.ru

Малышева Ирина Евгеньевна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: i.e.malysheva@yandex.ru
тел.: (8142) 573107

CONTRIBUTORS:

Topchieva, Ludmila

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: topchieva67@mail.ru
tel.: (8142) 573107

Balan, Olga

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: ovbalan@mail.ru
tel.: (8142) 573107

Korneva, Viktoria

Petrozavodsk State University
33 Lenin Ave., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: vikkorneva@mail.ru

Malysheva, Irina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: i.e.malysheva@yandex.ru
tel.: (8142) 573107

УДК 636. 93: 619; 616. 995. 132

ВЛИЯНИЕ «АРКУСИТА» НА ВОСПРОИЗВОДИТЕЛЬНУЮ ФУНКЦИЮ КРАСНОЙ ЛИСИЦЫ (*VULPES VULPES L.*) КЛЕТОЧНОГО РАЗВЕДЕНИЯ

И. И. Окулова, И. А. Домский, М. А. Кошурникова

*Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства
им. проф. Б. М. Житкова, Киров, Россия*

На сегодняшний день существует большое количество новых видов лекарственных препаратов и биологически активных добавок, обладающих полифункциональными свойствами коррекции окислительного стресса, иммуно- и стрессопротекции. Одной из таких добавок является «Аркусит» – препарат, созданный на основе синтетических антиоксидантов нового поколения. Ранее было показано положительное влияние «Аркусита» на физиологическое состояние, естественную резистентность и прирост живой массы телят и норок. В данной работе исследовано влияние препарата «Аркусит» на воспроизводительную способность самок и самцов красной лисицы (*Vulpes vulpes L.*), содержащихся в звероводческом хозяйстве ООО «Вятка» (Кировская обл.). По принципу групп-аналогов были сформированы четыре группы животных: две контрольных (самки, $n = 820$; самцы, $n = 164$) и две опытных (самки, $n = 776$; самцы, $n = 152$). Во время эксперимента все звери получали общехозяйственный рацион, особям опытных групп в корм добавляли препарат «Аркусит» 10-дневными курсами с 10-дневными перерывами в течение двух месяцев. Доза препарата составляла 20 мкг на одного зверя (или 3,33 мкг/кг массы тела). В конце эксперимента оценивали воспроизводительные способности лисиц обоих полов. Регистрацию щенков проводили в 2-месячном возрасте во время отсадки от матерей. Препарат «Аркусит» оказал положительное воздействие на показатели воспроизводства как самок, так и самцов красной лисицы. Установлено снижение числа пропустовавших и увеличение числа благополучно оцененных самок, повышение сохранности живых щенков и, как следствие, увеличение количества зарегистрированных щенков на благополучно оцененную самку. Зафиксировано увеличение числа рабочих самцов, их полигамии, увеличение количества покрытых и благополучно оцененных самок, а также щенков, рожденных на одного самца. Экономическая эффективность на одну племенную самку красной лисицы составила 6580 рублей, что позволило получить 23 % дополнительной прибыли по выходу щенков красной лисицы.

Ключевые слова: аркусит; полигамия; плодовитость; экономическая эффективность.

I. I. Okulova, I. A. Domskey, M. A. Koshurnikova. ARCUSITE EFFECT ON REPRODUCTION IN RED FOX (*VULPES VULPES L.*)

A variety of new types of drugs and supplements with multifunctional properties are now available for oxidative stress management, immuno- and stress protection. One such supplement is Arcusite – a formula based on new-generation synthetic antioxidants. Previous

studies have demonstrated a positive effect of Arcusite on the physiological state, natural resistance, and weight gain of calves and mink. The purpose of this study was to evaluate the effect of Arcusite on the reproductive ability of red fox (*Vulpes vulpes* L.) females and males reared at the fur farm Vyatka (Kirov Region). The analog group principle was applied to form 4 groups of animals: 2 controls (females, n = 820; males, n = 164), and 2 experimental (females, n = 776; males, n = 152). During the experiment, all the animals received a regular ration, but animals in the experimental groups were supplemented with Arcusite in 10-day treatments interrupted by 10-day breaks for 2 months. The dosage was 20 µg per animal (or 3.33 µg/kg body weight). In the end of the experiment, the reproductive abilities of foxes of both sexes were estimated. Puppies were registered at 2 months of age, during separation from mothers. Arcusite promoted reproduction rates in both females and males of the red fox. We observed a decrease in the number of idle females and an increase in the number of safely whelped females, an increase in the survival of live-born puppies and, as a consequence, an increase in the number of registered puppies per successfully whelped female. An increase in the number of active males, their polygamy, an increase in the number of mated and safely whelped females, as well as puppies born to one male, were recorded. The economic effect per pedigree red fox female was 6580 rubles, meaning 23 % extra profit in litter output from the red foxes.

Key words: arcusite; polygamy; fertility; economic efficiency.

Введение

Клеточное пушное звероводство в России 70–80-х годов прошлого столетия было перспективной и высококорентабельной отраслью животноводства, основу которой составляли государственные и кооперативные хозяйства. Период перехода отрасли в рыночную экономику был достаточно тяжелым и сопровождался резким сокращением поголовья лисиц, песцов, хоря, нутрий [Новицкий, 2003; Балакирев и др., 2009]. Среди проблем клеточного пушного звероводства лидирующие позиции занимают дефицит основных витаминов в рационах [Фатеев и др., 1998; Коновалов, 2009; Расцветаев, 2011], сохранность пищевой ценности кормов при их длительном хранении [Перминов, 2004; Колосова, 2008] и низкая экономическая эффективность продукции.

В связи с этим особую актуальность приобретает использование биологически активных добавок, которые не только препятствуют развитию процессов окисления кормов, что предотвращает разрушение питательных веществ (особенно жиров и жирорастворимых витаминов) и накопление токсических продуктов (кетонов, альдегидов, перекисей, свободных кислот), но и способствуют улучшению хозяйственно-биологических признаков пушных зверей (рост, развитие, воспроизводительные качества) [Санжиева, 2011]. Результаты многочисленных экспериментов отечественных и зарубежных исследователей свидетельствуют, что, применяя научные разработки по внедрению в технологию выращивания пушных зверей биологически активных препаратов, можно

получить продукцию лучшего качества и, соответственно, дополнительную прибыль [Sillero-Zubiri, 2004; Кокорина, Беспярых, 2011, 2018; Сечин и др., 2014; Беспярых и др., 2015].

Одним из таких препаратов является «Аркусит» (дигидрохлорид 2-метил-4-димитриламинометилбензимидазол-5ола), созданный на основе синтетических антиоксидантов нового поколения в Институте биохимической физики им. Н. М. Эмануэля РАН (производитель – ООО «Агробизнесцентр», г. Москва). Согласно заявленным характеристикам, «Аркусит» обладает антиоксидантными, стрессопротекторными, адаптогенными и криопротекторными свойствами, тем самым предотвращает накопление продуктов перекисного окисления липидов и защищает от разрушения жирорастворимых витаминов, половые гормоны и ферменты [Архипов, Кузнецов, 2007]. Ранее было показано положительное влияние «Аркусита» на физиологическое состояние, естественную резистентность и прирост живой массы телят и норок [Архипов и др., 2012; Багдонас, Балакирев, 2013].

Целью данного исследования являлось изучение влияния «Аркусита» на воспроизводительную функцию красной лисицы клеточного разведения.

Материалы и методы

В работе использована красная лисица (*Vulpes vulpes* L.), содержащаяся в племенном звероводческом хозяйстве ООО «Вятка» (Кировская обл.). По принципу групп-аналогов были сформированы четыре группы живот-

ных: две контрольных (самки, n = 820; самцы, n = 164) и две опытных (самки, n = 776; самцы, n = 152). Во время эксперимента все звери получали общехозяйственный рацион, особям опытных групп в корм добавляли препарат «Аркусит» 10-дневными курсами с 10-дневными перерывами в течение двух месяцев. Доза препарата составляла 20 мкг на одного зверя (или 3,33 мкг/кг массы тела). Животные получали биологически активные препараты через влажную кормовую смесь: навеску препарата растворяли в воде, подогретой до 50 °С. Полученный раствор добавляли в корм и тщательно перемешивали. Животные контрольной группы препарат не получали. Ранее проведенным на норках исследованием [Окулова и др., 2018] установлено, что оптимальной является доза 20 мкг на одно животное, именно эта дозировка и использована в эксперименте на лисице.

В ходе эксперимента регистрировали показатели воспроизводительной способности самцов и самок лисиц. Регистрацию щенков проводили в 2-месячном возрасте во время отсадки от матерей. Также выполнены расчеты экономической эффективности применения препарата «Аркусит» на красной лисице.

Эксперименты на животных проводили в соответствии с основами опытного дела в животноводстве [Овсянников, 1976], методическими указаниями по постановке научно-хозяйственных опытов по кормлению на пушных зверях [Балакирев, Юдин, 1994].

Результаты и обсуждение

Результаты по оценке влияния препарата «Аркусит» представлены в таблицах 1–3. Установлено, что введение в корм препарата «Аркусит» способствовало увеличению количества благополучно ощенившихся самок на 7,9 % и плодовитости на 8 % по сравнению с контрольными самками. Зафиксировано увеличение сохранности щенков на 4,82 % и снижение количества мертворожденных щенков на 8 %, что приводило к повышению числа зарегистрированных щенков: в расчете на благополучно ощенившуюся самку – на 0,7 щенка и племенную самку – на 0,9 щенка в сравнении с контрольной группой.

Применение препарата «Аркусит» способствовало увеличению числа рабочих самцов на 3,9 %, их полигамии – на 4,72 %, увеличению числа благополучно ощенившихся самок – на 2,1 %, увеличению числа щенков, рожденных на одного самца (3,7 щенка), в сравнении с контрольной группой (табл. 2).

Экономическая эффективность применения препарата «Аркусит» на одну племенную самку красной лисицы составила 6580 рублей, что позволило получить хозяйству дополнительную прибыль по выходу щенков 23 % (табл. 3).

Поиск препаратов, способствующих увеличению воспроизводительной способности пушных зверей, ведется уже довольно давно. А. П. Новицкий [2003] использовал эхинолан-Б, что позволило увеличить плодовитость са-

Таблица 1. Воспроизводительная способность племенных самок красной лисицы

Table 1. Reproductive capacity of pedigree red fox females

Показатели воспроизводства Reproduction indices	Контрольная группа Control group	Опытная группа Experimental group
Количество самок, голов Number of females, animals	820	776
Покрыто самок, % Mating females, %	97,32	99,87
Пропустовало самок, % Unfertile females, %	7,44	4,51
Благополучно ощенилось самок, % Females successfully gave birth, %	84,15	90,85
Плодовитость самок, гол., в т. ч. мертворожденных щенков, гол. Litter size, kits, including stillborn, kits	5,62 0,17	6,07 0,15
Сохранность щенков, % Safety of the kits, %	89,48	93,8
Зарегистрировано щенков, гол.: – на благополучно ощенившуюся самку – на племенную самку Registered litter size, kits: – per female successfully gave birth – per female of main herd	4,9 4,10	5,6 5,04

Таблица 2. Воспроизводительная способность племенных самцов красной лисицы (по результатам щенения покрытых ими самок)

Table 2. Reproductive capacity of red fox males (based on the results of mating females)

Показатели воспроизводства Reproductive results	Контрольная группа Control group	Опытная группа Experimental group
Племенных самцов, гол. Pedigree males, animals	164	152
Покрыто самок, гол. Mating females, animals	798	775
Рабочие самцы, % Active males, %	93,71	97,44
Полигамия, гол. Polygamy, animals	4,87	5,10
Благополучно ощенилось самок, гол. Successfully gave birth, females	690	705
Рождено щенков на благополучно ошенившуюся самку, гол. Kits per females successfully gave birth, animals	24,5	28,16

Таблица 3. Экономическая эффективность применения препарата «Аркусит» на красной лисице

Table 3. Economic efficiency of feeding red foxes with the Arcusit

Показатели Indices	Контрольная группа Control group	Опытная группа Experimental group
Зарегистрировано щенков на племенную самку красной лисицы, гол. (при стоимости щенка 7000 руб.) Registered kits per female of main herd, kits (cost of a kit is 7000 rubles)	4,10	5,04
Стоимость щенков на племенную самку красной лисицы, руб. Average total cost of a litter, rubles	28700	35280
Экономическая эффективность на племенную самку красной лисицы, руб. Economic efficiency per pedigree female, rubles	6580	

мок на 0,45 щенка, повысить выход молодняка в среднем на 0,9 щенка. В. В. Фатеев [1998] также использовал в рационах самок норок микровит Е и агидол, что позволило уменьшить количество мертворожденных щенков в 2,8 раза и повысило выход молодняка в среднем на 0,76 головы. В нашей работе применение препарата «Аркусит» увеличивало плодовитость на 50 % на племенную самку и на 35,7 % на благополучно ошенившуюся самку по сравнению с эхиноланом-Б.

Известен также способ повышения репродуктивной способности пушных зверей путем применения препарата «Овариовит» [Инструкция..., 2007]. Препарат восстанавливает функцию яичников, регулирует половую цикличность, стимулирует выработку гонадотропных гормонов и овогенез, повышает оплодотворяемость. Недостатком препарата является инъекционный путь введения, причем неоднократные инъекционные обработки многотысячного поголовья пушных зверей в хозяйствах требуют

больших трудовых и финансовых затрат. Также известен способ повышения иммунологической резистентности и улучшения репродуктивной способности самок пушных зверей с применением препарата «Лигфол» [Инструкция..., 2008]. Повышения воспроизводительной способности лисиц достигали также путем применения препарата «Эндовит» [Дашукаева и др., 2001]. Данный препарат оказывал ожидаемый эффект, но его вводили в корм зверей в достаточно большой дозе – 80 мг в сутки, что в дальнейшем могло негативно сказаться на развитии молодняка и повлечь возникновение у него морфофизиологических отклонений. Кроме этого, у указанных препаратов отсутствуют данные по влиянию на воспроизводительную способность самцов, покрывающих самок. Препарат «Аркусит» лишен вышеуказанных недостатков. У самок «Аркусит» стимулирует охоту, сокращает сервис-период, особенно у животных с нарушением полового цикла.

Заключение

Таким образом, применение в рационе лисиц «Аркусита» в дозе 20 мкг на зверя, или 3,33 мкг/кг массы тела, в течение двух месяцев перед гоним и до начала щенения способствует увеличению числа рабочих самцов, снижению количества пропустовавших самок в 1,7 раза, увеличению числа благополучно оцененных самок на 6,7 %, сохранности щенков в среднем на 4,3 % и, как следствие, ведет к повышению количества зарегистрированных щенков: в расчете на благополучно оцененную самку – на 0,7 щенка, на племенную – на 0,9 щенка. Экономическая эффективность применения препарата составила 6580 руб. на одну племенную самку красной лисицы.

Авторы выражают глубокую благодарность главному ветеринарному врачу звероводческого хозяйства ООО «Вятка» Кировской области С. Н. Тюфякову за помощь в работе.

Исследование профинансировано по Программе НИР на 2021 год «Разработка технологий содержания, кормления, разведения, профилактики и лечения заболеваний клеточных пушных зверей, содержащихся в неволе, полувольных условиях или в искусственно созданной среде обитания» (№ 07662019–0002).

Литература

Архипов А. В., Кузнецов Ю. В. Инструкция по применению Аркусита для повышения резистентности, воспроизводительных функций и профилактики стресса у с.-х. животных. М.: Россельхознадзор, 2007. 3 с.

Архипов А. В., Крапивина Е. В., Захарченко М. А., Захарченко Г. Д. Активность защитных систем организма у телят при разных режимах скормливания Аркусита – антистрессового антиоксидантного препарата комплексного действия // Сельскохозяйственная биология. 2012. № 6. С. 78–82.

Балакирев Н. А., Масалов В. Н., Михеева Е. А. Состояние и перспективы развития клеточного пушного звероводства // Вестник ОрелГАУ. 2009. № 4(19). С. 34–35.

Балакирев Н. А., Юдин В. К. Методические указания проведения научно-хозяйственных опытов по кормлению пушных зверей. М.: Полиграф, 1994. 31 с.

Багдонас И. И., Балакирев Н. А. Применение Аркусита в рационах молодняка норок // Вестник АГАУ. 2013. № 12(110). 65 с.

Беспярых О. Ю., Пронина Н. В., Сухих О. Н., Кокорина А. Е. Стимуляция репродуктивной функции самок и самцов пушных зверей // Труды КарНЦ РАН. 2015. № 11. С. 56–61. doi: 10.17076/eb219

Дашукаева К. Г., Бабанин А. В., Зибров М. А. Дипромоний и эндовит для повышения воспроизводительной способности лисиц // Ветеринария. 2001. № 11. С. 38–40.

Инструкция по применению гомеопатического препарата «Овариовит» для профилактики и лечения нарушений функции яичников у самок сельскохозяйственных животных, пушных зверей, кошек и собак (организация-разработчик ООО «АлексАнн», Московская область). Св-во о рег. № ПВР-2–7.6/02001 от 07.08.07.

Инструкция по применению Лигфола в качестве адаптогена и стресскорректора сельскохозяйственным, домашним животным, пушным зверям. Рег. № ПВР-2–5.0/00594. Дата регистрации 22.07.2008 г.

Колосова О. В. Морфофункциональные изменения при гепатозах норок и способы их коррекции: Автореф. дис. ... канд. вет. наук. Барнаул, 2008. 19 с.

Коновалов А. М. Концентрированная антиоксидантная смесь «Евротокс концентрат DRY» в рационе молодняка норок: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. М., 2009. 23 с.

Кокорина А. Е., Беспярых О. Ю. Экономическая эффективность применения в рационе красной лисицы янтарной кислоты // Международный вестник ветеринарии. 2018. № 2. С. 46–49.

Кокорина А. Е., Беспярых О. Ю. Эффективность применения янтарной кислоты на племенных самках лисиц и песцов // Зоотехния. 2011. № 8. 36 с.

Новицкий А. П. Использование антиоксиданта эхинолана-Б в рационах норок: Дис. ... канд. с.-х. наук. п. Родники Моск. обл., 2003. 115 с.

Овсянников А. И. Основы опытного дела в животноводстве. М.: Колос, 1976. 52 с.

Окулова И. И., Бельтюкова З. Н., Березина Ю. А., Кошурникова М. А., Беспярых О. Ю. Влияние препарата Аркусит на обменные процессы у норок и перспективы его применения // Аграрный вестник Верхневолжья. 2018. № 4. С. 55–59.

Перминов П. М. Эффективность применения препарата «Фервистим» в кормлении норок: Дис. ... канд. с.-х. наук. п. Родники Моск. обл., 2004. 104 с.

Расцветаев И. Е. Эффективность использования антиоксидантных препаратов в рационах молодняка норок: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2011. 24 с.

Санжиева С. Е. Физиологическая адаптация американских норок (*Mustela vison* Schr.) и серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes* L.) при клеточном содержании в условиях Забайкалья: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Благовещенск, 2011. 46 с.

Сечин В. А., Топурия Г. М., Семенов С. В. Влияние Лигногумата КД-А на продуктивность свиноматок // Достижения науки и техники АПК. 2014. № 5. С. 45–46

Фатеев В. В. Использование микровита Е и агидола в рационах норок: Дис. ... канд. с.-х. наук. М., 1998. 10 с.

Sillero-Zubiri C., Hoffmann M., McDonald D. W. Canids: foxes, wolves, jackals and dog. N. Y., 2004. 430 p.

Поступила в редакцию 04.08.2020

References

Arkhipov A. V., Kuznetsov Yu. V. Instruksiya po primeniyu Arkusita dlya povysheniya rezistentnosti, vosproizvoditel'nykh funktsii i profilaktiki stressa u s.-kh. zhivotnykh [Instructions for the use of Arkusit to increase resistance, reproductive functions and prevent stress in farm animals] Moscow: Rossel'khoznadzor, 2007. 3 p.

Arkhipov A. V., Krapivina E. V., Zakharchenko M. A., Zakharchenko G. D. Aktivnost' zashchitnykh sistem organizma u telyat pri raznykh rezhimakh skarmlivaniya Arkusita – antistressovogo antioksidantnogo preparata kompleksnogo deistviya [Activity of protective systems in calves at different modes of feeding with Arcusit, a new adaptogenic antioxidant with a complex effect]. *Sel'skokhoz. biol.* [Agric. Biol.]. 2012. No. 6. P. 78–82.

Balakirev N. A., Masalov V. N., Mikheeva E. A. So-stoyanie i perspektivy razvitiya kletchnogo pushnogo zverovodstva [Current state and prospects for the development of cage fur farming]. *Vestnik OrelGAU* [Bull. Orel St. Agrarian Univ.]. 2009. No. 4(19). P. 34–35.

Balakirev N. A., Yudin V. K. Metodicheskie ukazaniya provedeniya nauchno-khozyaistvennykh opytov po kormleniyu pushnykh zveri [Guidelines for scientific and economic experiments on feeding fur-bearing animals]. Moscow: Poligraf, 1994. 31 p.

Bagdonas I. I., Balakirev N. A. Primenenie Arkusita v ratsionakh molodnyaka norok [The use of Arkusit in the diets of young mink]. *Vestnik AGAU* [Bull. Altai St. Agric. Univ.]. 2013. No. 12(110). 65 p.

Bespyatykh O. Yu., Pronina N. V., Sukhikh O. N., Kokorina A. E. Stimulyatsiya reproduktivnoi funktsii samok i samtsov pushnykh zveri [Stimulation of reproductive function in female and male fur animals]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2015. No. 11. P. 56–61. doi: 10.17076/eb219

Dashukaeva K. G., Babanin A. V., Zibrov M. A. Dipromonii i endovit dlya povysheniya vosproizvoditel'noi sposobnosti lisits [Dipromonium and endovit to increase the reproductive capacity of foxes]. *Veterinariya* [Vet. Medicine]. 2001. No. 11. P. 38–40.

Fateev V. V. Ispol'zovanie mikroviita E i agidola v ratsionakh norok [The use of microvit E and agidol in the diets of minks]: DSc (Cand. of Agr.). Moscow, 1998. 10 p.

Instruktsiya po primeniyu gomeopaticeskogo preparata "Ovariovit" dlya profilaktiki i lecheniya naru-shenii funktsii yaichnikov u samok sel'skokhozyaistvennykh zhivotnykh, pushnykh zveri, koshek i sobak (organizatsiya-razrabotchik OOO "AleksAnn", Moskovskaya oblast'). Sv-vo o reg. № PVR-2–7.6/02001 ot 07.08.07 [Product instruction of the homeopathic drug *Ovariovit* to prevent and treat ovarian dysfunctions in females of farm animals, fur animals, cats and dogs (developed by LC AleksAnn, Moscow Region). St. reg. no. PVR-2–7.6/02001 dated 07.08.07].

Instruktsiya po primeniyu Ligfola v kachestve adaptogena i stresskorrektora sel'skokhozyaistvennym, domashnim zhivotnym, pushnym zveryam. Reg. № PVR-2–5.0/00594. Data registratsii 22.07.2008 g. [Product instructions of *Ligfol* as an adaptogen and stress corrector for agricultural, domestic animals, and fur animals. St. reg. no. PVR-2–5.0/00594 dated 22.07.2008].

Kolosova O. V. Morfofunktsional'nye izmeneniya pri gepatozakh norok i sposoby ikh korrektsii [Morphofunctional changes in mink hepatitis and methods for their correction]: Summary of PhD (Cand. of Vet.) thesis. Barnaul, 2008. 19 p.

Konovalov A. M. Kotsentrirovannaya antioksidantnaya smes' "Evrotioks konsentrat DRY" v ratsione molodnyaka norok [Concentrated antioxidant mixture *Eurotox concentrate DRY* in the diet of young mink]: Summary of PhD (Cand. of Agr.) thesis. Moscow, 2009. 23 p.

Kokorina A. E., Bespyatykh O. Yu. Ekonomicheskaya effektivnost' primeneniya v ratsione krasnoi lisitsy yantarnoi kisloty [Economic profit of succinic acid in the diet of red fox]. *Mezhdunarod. vestnik veterinarii* [Int. Veterinary Bull.]. 2018. No. 2. P. 46–49.

Kokorina A. E., Bespyatykh O. Yu. Effektivnost' primeneniya yantarnoi kisloty na plemennykh samkakh lisits i pestsov [Efficacy of succinic acid in the breeding females foxes and arctic foxes]. *Zootekhnika* [Animal Husbandry]. 2011. No. 8. 36 p.

Novitskii A. P. Ispol'zovanie antioksidanta ekhinolana-B v ratsionakh norok [Echinolan-B antioxidant in mink diets]: DSc (Cand. of Agr.) thesis. Rodniki Mosk. obl., 2003. 115 p.

Ovsyannikov A. I. Osnovy opytnogo dela v zhivotnovodstve [Bases for experimenting in livestock-breeding]. Moscow: Kolos, 1976. 52 p.

Okulova I. I., Bel'tyukova Z. N., Berezina Yu. A., Koshurnikova M. A., Bespyatykh O. Yu. Vliyaniye preparata Arkusit na obmennyye protsessy u norok i perspektivy ego primeneniya [The effect of the drug Arcusit on metabolic processes in minks and the prospects for its use]. *Agrarnyy vestnik Verkhnevolzh'ya* [Agrarian Bull. of the Upper Volga Region]. 2018. No. 4. P. 55–59.

Perminov P. M. Effektivnost' primeneniya preparata "Fervistim" v kormlenii norok [Efficacy of the drug *Fervistim* in minks feeding]: DSc (Cand. of Agr.) thesis. Rodniki Mosk. obl., 2004. 104 p.

Rastsvetaev I. E. Effektivnost' ispol'zovaniya antioksidantnykh preparatov v ratsionakh molodnyaka norok [Efficacy of antioxidant drugs in the diets of young mink]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow, 2011. 24 p.

Sanzhieva S. E. Fiziologicheskaya adaptatsiya amerikanskikh norok (*Mustela vison* Schr.) i serebristo-chernykh lisits (*Vulpes vulpes* L.) pri kletchnom soderzhanii v usloviyakh Zabaikal'ya [Physiological adaptation of American minks (*Mustela vison* Schr.) and silver foxes (*Vulpes vulpes* L.) in cage breeding in the conditions of the Trans-Baikal territory]: Summary of DSc (Dr. of Biol.) thesis. Blagoveshchensk, 2011. 46 p.

Sechin V. A., Topuriya G. M., Semenov S. V. Vliyaniye Lignogumata KD-A na produktivnost' svinomatok [Lignohumate KD-A impact on the productivity of sows]. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK* [Achievements of Sci. and Tech. of the Agro-Industrial Complex]. 2014. No. 5. P. 45–46.

Sillero-Zubiri C., Hoffmann M., McDonald D. W. Canids: foxes, wolves, jackals and dog. N. Y., 2004. 430 p.

Received August 04, 2020

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Окулова Ираида Ивановна

старший научный сотрудник, к. вет. н.
Всероссийский научно-исследовательский институт
охотничьего хозяйства и звероводства
им. проф. Б. М. Житкова
ул. Преображенская, 79, Киров, Россия, 610000
эл. почта: okulova_i@mail.ru

Домский Игорь Александрович

директор, чл.-корр. РАН, д. вет. н., проф.
Всероссийский научно-исследовательский институт
охотничьего хозяйства и звероводства
им. проф. Б. М. Житкова
ул. Преображенская, 79, Киров, Россия, 610000
эл. почта: gnu-vniioz@mail.ru

Кошурникова Мария Александровна

старший научный сотрудник, к. вет. н.
Всероссийский научно-исследовательский институт
охотничьего хозяйства и звероводства
им. проф. Б. М. Житкова
ул. Преображенская, 79, Киров, Россия, 610000
эл. почта: mperevozchikova@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Okulova, Iraida

Professor Zhitkov Federal State Budgetary Russian Research
Institute of Game Management and Fur Farming
79 Preobrazhenskaya St., 610000 Kirov, Russia
e-mail: okulova_i@mail.ru

Domsky, Igor

Professor Zhitkov Federal State Budgetary Russian Research
Institute of Game Management and Fur Farming
79 Preobrazhenskaya St., 610000 Kirov, Russia
e-mail: gnu-vniioz@mail.ru

Koshurnikova, Maria

Professor Zhitkov Federal State Budgetary Russian Research
Institute of Game Management and Fur Farming
79 Preobrazhenskaya St., 610000 Kirov, Russia
e-mail: mperevozchikova@mail.ru

УДК 599.323.43:577.125:539.16.04

ВЗАИМОСВЯЗЬ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ И БИОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ В ПЕЧЕНИ ПОЛЕВОК-ЭКОНОМОК С ПРИРОДНЫХ УЧАСТКОВ С ПОВЫШЕННЫМ УРОВНЕМ РАДИОАКТИВНОСТИ

А. Г. Кудяшева, А. В. Ермакова

Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия

Методом корреляционного анализа определена взаимосвязь морфофизиологических и биохимических показателей в печени полевок-экономок, обитающих в различных экологических условиях Республики Коми на одном контрольном и двух радиоактивных участках. Подтверждена зависимость значений массы тела от фазы популяции: как самцы, так и самки контрольного и радиоактивных участков имеют более высокую массу тела на пике численности животных, чем в фазе спада. У животных всех участков установлена зависимость морфофизиологических показателей от фазы численности. В фазах пика и спада половой диморфизм выражается в показателях массы тела и печеночного индекса. Соотношение между массой печени и массой тела животных в фазе снижения численности растет с увеличением радиоактивности среды обитания. У полевок радиового участка коэффициент линейной регрессии этой зависимости в 8 раз ниже, что свидетельствует об ослаблении участия лизоформ в процессах пролиферативной активности печени. Уровень активности перекисного окисления липидов и степень содержания ненасыщенных жирных кислот в фазах пика и спада влияли на выраженность взаимосвязи между минорными фракциями липидного обмена в печени и морфофизиологическими показателями полевок-экономок. В совокупности результаты нашего исследования способствуют пониманию клеточных механизмов адаптации полевок-экономок к радиоактивному загрязнению, а также зависимости морфофизиологических и биохимических показателей от гетерогенности популяции и фазы численности животных.

К л ю ч е в ы е с л о в а: фазы численности; повышенный фон радиации; масса тела; индекс печени; корреляции; минорные фракции; фосфолипиды.

A. G. Kudyasheva, A. V. Ermakova. RELATIONSHIP BETWEEN MORPHOPHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL INDICES IN THE LIVER OF TUNDRA VOLES FROM AREAS WITH NATURALLY ELEVATED RADIOACTIVITY LEVELS

Correlation analysis was used to identify the relationship between morphophysiological and biochemical parameters in the liver of tundra voles from areas with different natural radioactivity levels in the Komi Republic. It was revealed that the body mass of both males and females from the control and the radioactive sites was higher at a population peak compared to a population low. During a population low, the liver weight to body weight ratio increased along with growing habitat radioactivity. The linear regression co-

efficient of this relationship was 8 times lower in the high-radium sites, indicating a reduced involvement of lysoforms in the liver proliferative activity. The level of lipid peroxidation activity and the proportion of unsaturated fatty acids during the population peak and decline phases influenced the degree of correlation between minor fractions of lipid metabolism in the liver and the morphophysiological parameters of tundra voles. Taken together, the results of our study contribute to the understanding of the cellular mechanisms of tundra vole adaptation to radioactive pollution, and the dependence of morphophysiological and biochemical parameters on population heterogeneity and the phase of the population cycle.

Key words: population cycles; elevated background radiation; body weight; hepatic index; correlations; minor fractions; phospholipids.

Введение

В настоящее время в системе мониторинга состояния природных экосистем используются популяции мелких млекопитающих [Ивантер и др., 1985; Жигальский, Кшнясев, 2000; Гашев, 2013; Ивантер, 2018], которые являются модельными объектами при исследованиях воздействия факторов разной природы. Поскольку именно популяции живых организмов как единая биологическая система представляют собой непосредственный объект воздействия различных природных и антропогенных факторов, в биоиндикации придается особое значение популяционному подходу [Ивантер и др., 1985; Безель, 1987]. Важным условием для объяснения биологических эффектов при естественных и антропогенных изменениях состояния окружающей среды является анализ состояния популяций мышевидных грызунов, находящихся на разных фазах численности животных [Маслов, Маслова, 1972; Гашев, 2013]. По мнению экологов [Elton, 1942; Chitty, 1960; Шилов, 1977], анализ «циклических» популяций может послужить ключом к пониманию ведущих механизмов популяционной динамики [Жигальский, Кшнясев, 2000]. Полевка-экономка (*Microtus oeconomus* Pallas, 1778, по новой систематике *Alexandromys oeconomus* Pallas [Абрамсон, Лисовский, 2012]) является одним из наиболее оседлых видов мелких грызунов. Участки местообитаний полевки-экономки относительно стабильны, что связано со сравнительно высокой стенобионтностью вида, пониженной миграционной активностью и его привязанностью к норам (повышенный хомминг) [Попова и др., 1978]. Этот вид относится к политипическому виду, занимающему огромный ареал: от северной части Центральной Европы на восток до Аляски и Канады [Абрамсон, Лисовский, 2012], и является представителем пойменных биотопов в зоне северной тайги. Многолетние исследования полевки-экономки, обитающей

на территориях с повышенным уровнем естественной радиоактивности, подтвердили, что данный вид относится к надежным индикаторам загрязнения среды обитания [Маслов, Маслова, 1972; Тяжелые..., 1990; Kudyasheva et al., 2007]. Специфика действия радиоактивного загрязнения заключается в формировании на этих территориях популяций мелких млекопитающих с иными качественными и количественными параметрами, которые в результате воздействия токсичных поллютантов могут привести к различным изменениям, в том числе на тканевом и клеточном уровнях. Приобретение на клеточном уровне устойчивости к действию неблагоприятных факторов среды обусловлено изменением количественных соотношений в структурах клеток фосфолипидов (ФЛ), играющих адаптивную роль в их функционировании. Выбор минорных фракций ФЛ определен как высокой чувствительностью параметров системы регуляции перекисного окисления липидов (ПОЛ) к действию радиации в малых дозах [Шишкина и др., 2006], так и участием минорных фракций ФЛ в регуляции клеточного метаболизма вследствие наличия у них сигнальных функций [Leonarduzzi et al., 2000; Wang et al., 2006; Торховская и др., 2007]. Гепатоциты печени участвуют в поддержании гомеостаза организма в течение всей его жизни и являются одним из наиболее активных мест биосинтеза, деградации и взаимопревращения ФЛ [Климов, Никульчева, 1995]. Ранее было доказано использование нового подхода к оценке животных при биологических последствиях воздействия слабых повреждающих факторов разной природы по изменению масштаба и направленности тесно взаимосвязанных в норме показателей физико-химической системы регуляции ПОЛ как в экспериментах на лабораторных животных, так и у мышевидных грызунов природных популяций [Шишкина и др., 2004, 2020; Кудяшева, Загорская, 2018]. Цель работы – определение корреляционных взаимосвязей между морфофизиологически-

ми показателями, а также минорными фракциями состава фосфолипидов и отдельными морфофизиологическими параметрами печени полевков-экономок, отловленных в фазы пика и спада численности, обитавших в разных радиоэкологических условиях.

Материалы и методы

Исследования проведены на полевке-экономке (*Alexandromys oeconomus* Pallas [Абрамсон, Лисовский, 2012]), отловленной на трех стационарах (контрольном, радиевом и урано-радиевом участках) в Ухтинском районе Республики Коми на территории бывшего радиевого производства в фазы пика (2005 г.) и спада (2006 г.) численности. Опытные участки (радиевый, урано-радиевый) характеризуются повышенным содержанием тяжелых естественных радионуклидов в почве, подземных водах, растительности [Тяжелые..., 1990]. Площадки отлова грызунов располагались в сходных климатических и биотопических условиях: удаленность контрольного участка от радиевого стационара составляет 15 км, от урано-радиевого – 8 км. Все точки сбора материала в разные годы строго совпадают. Радиационная обстановка показала, что мощность экспозиционной дозы γ -излучения на контрольном участке варьировала в пределах от 0,1 до 0,15 мкЗв/ч; в 2005–2006 гг. на радиевом участке составляла в среднем 1,4 мкЗв/ч; на урано-радиевом – 4,5 мкЗв/ч, то есть в 3,2 раза выше, чем на радиевом участке. Среднепопуляционные дозовые нагрузки для половозрелых прибылых и перезимовавших полевков в результате такого γ -излучения на радиоактивных участках составляют 3–30 мГр/год (от внешнего облучения), что соответствует дозовым нагрузкам от внутреннего облучения 12–40 мГр/год и от эксхалации радона в среднем около 13 мГр/год [Кудяшева и др., 1997, 2004]. Отлов животных проводили стандартными живоловушками в один и тот же период (конец июля – начало августа) в течение 7 дней. На каждом участке устанавливали четыре линии ловушек из 100 штук через пять метров, с интервалом между линиями 25 метров. Относительную численность полевков определяли как количество отловленных зверьков в пересчете на 100 ловушко-суток. За два года исследований на трех участках всего было отловлено 215 животных трех возрастных групп, из них в год пика численности – 135 зверьков, в спад численности – 80 полевков. Возраст животных определяли по комплексу закономерно изменяющихся признаков: масса и длина тела,

степень развития генеративных органов, тимуса, структура черепа [Пястолова, 1967]. Все точки сбора материала в разные годы строго совпадают.

Известно, что у неполовозрелых полевков более высокий антиоксидантный статус, чем у взрослых животных [Кудяшева и др., 1997]. Из-за высокой изменчивости функциональных показателей в морфометрическом и биохимическом анализах использовали только летнюю генерацию половозрелых прибылых и перезимовавших полевков обоего пола – 127 животных. Отловленных зверьков декапитировали после предварительного выдерживания в течение одних-двух суток в условиях вивария Научной коллекции экспериментальных животных Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН.

Анализ морфофизиологических показателей (масса тела, индекс печени) и минорных фракций ФЛ (кардиолипин + фосфатидная кислота (КЛ+ФК), лизофосфатидилхолин (ЛФХ)) проводили с учетом пола, возраста зверьков, фазы численности и участка отлова. Выделение липидов из гомогената печени проводили по методу Блая и Дайера в модификации Кейтса [1975], разделение ФЛ на отдельные фракции осуществляли методом тонкослойной хроматографии [Хиггинс, 1990]. Количественный анализ отдельных фракций ФЛ проводили на спектрофотометре «Спекол-211» при длине волны 800 нм по образованию фосфорномolibденового комплекса в присутствии аскорбиновой кислоты. Для анализа физиологического состояния полевков-экономок использовали показатели массы тела и абсолютной и относительной массы печени. Индекс печени выражали в промилле (‰) и рассчитывали как отношение массы органа (мг) к массе тела животного (г). Полученные данные обрабатывали методами вариационной статистики [Лакин, 1990] с помощью программ Microsoft Office Excel 2007 [Брин, Травин, 1991]. Взаимосвязи между сравниваемыми показателями оценивали с помощью корреляционного и регрессионного анализов, рассчитывали коэффициент корреляции (r), коэффициент регрессии (y) и уровень значимости (p). Подробная радиоэкологическая обстановка и методы исследования представлены ранее в работах [Кудяшева и др., 2004; Кудяшева, Загорская, 2018].

Результаты и обсуждение

При сравнении численности полевков-экономок в исследуемый период (2005–2006 гг.) с данными 1970-х и 1990-х гг. [Маслов, Маслова, 1972, 1990] следует отметить, что на ура-

но-радиевом участке численность полевков находится на низком уровне во все периоды наблюдений. Так, на рис. 1 видно, что в исследуемый период численность полевков на урано-радиевом участке небольшая. Участок отличается высоким уровнем радиоактивного загрязнения и наличием соединений урана, являющегося не только радиоактивным элементом, но и химически токсичным тяжелым металлом, что заметно влияет на структуру популяции и подтверждено предыдущими исследованиями на этих территориях [Маслов, Маслова 1972; Кудяшева и др., 2004]. На этом участке пики численности полевков наблюдали значительно реже, чем на других участках, и по своей амплитуде они были ниже (рис. 1) [Кудяшева, 2009]. В результате продолжительных периодов низкой численности полевков фазы популяционного цикла на данном стационаре не всегда совпадают с соответствующими фазами у зверьков на радиевом и контрольном участках. Аналогичная динамика изменений относительной численности разных видов мышевидных грызунов отмечалась в 30-км зоне Чернобыльской АЭС в первые годы после аварии – вследствие высокой смертности животных в популяциях мелких грызунов в результате высокого радиоактивного загрязнения среды обитания [Таскаев и др., 2011].

В период наших исследований численность полевков в фазу пика (2005 г.) на радиевом участке была несколько выше, чем на контрольном участке, и составляла 14,5 экз. на 100 л/с (рис. 1), на урано-радиевом участке – не более 4 экз. на 100 л/с. Она оставалась все время низкой, что являлось характерным в дальнейшие периоды наблюдений вплоть до консервации этого участка в 2015 г. В фазу спада (2006 г.) на контрольном участке численность полевков была в среднем 4,8 экз. на 100 л/с, на радиевом участке она снижалась и составляла 12,4 экз. на 100 л/с.

Для определения основных закономерностей при анализе взаимосвязей между морфофизиологическими показателями и минорными фракциями ФЛ в печени полевков, обитающих при разном уровне радиационного загрязнения, с учетом состояния животных, обусловленного различными популяционными фазами численности, был использован метод морфофизиологических индикаторов, позволяющий оценить физиологическое состояние организма в условиях постоянного радиоэкологического фактора [Шварц и др., 1968]. Анализ изменчивости массы тела, которая является индикатором степени интенсивности обменных процессов в организме и связана синхронно с колебаниями численности грызунов [Оле-

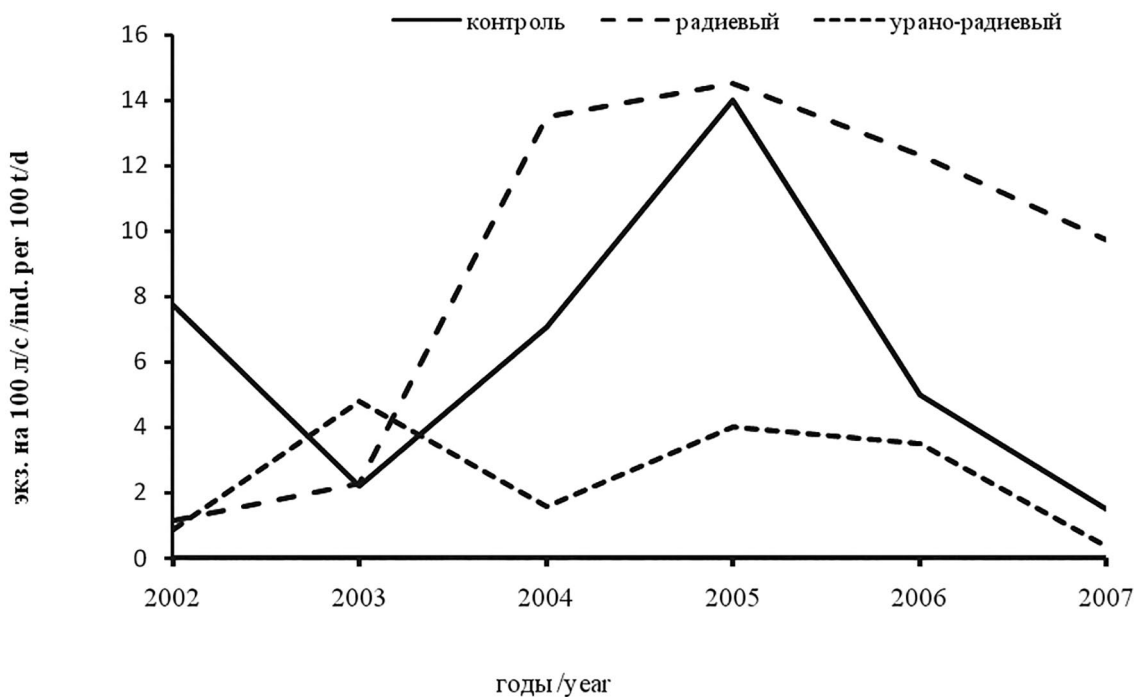


Рис. 1. Динамика численности полевков-экономок, обитающих в разных экологических условиях (период исследований 2005–2006 годы, фазы численности: пик, спад)

Fig. 1. Dynamics of the tundra voles abundance in various environmental conditions (research period 2005–2006, abundance phases: peak, decline)

нев, 1964; Ивантер и др., 1985], показал наличие полового диморфизма: масса тела половозрелых прибылых самцов полевков-экономок контрольного участка в обе фазы численности, как правило, выше массы тела самок (табл. 1). В фазу пика численности перезимовавшие полевки и половозрелые сеголетки со всех трех участков имели тенденцию повышения массы тела по сравнению с фазой спада численности, которая изменялась у самцов от 51,8 до 60,4 г, у самок – от 43,0 до 48,2 г. В фазу спада эти показатели имели более низкие значения (табл. 1), что согласуется с данными литературы [Чернявский, Ткачев, 1982]. Следует отметить, что в обе фазы численности значения массы тела у полевков с опытных участков, как правило, были выше, чем у животных контрольного участка.

Исследования, проведенные на этих же территориях в 1993–1999 годах, указывают, что колебания массы тела синхронны с изменениями численности грызунов. При высокой плотности зверьков в фазах пика численности перезимовавшие и половозрелые прибылые сеголетки контрольного участка имели максимальную массу тела: самки – 48,5 г, самцы – 60,8 г. У зверьков с радиоактивных участков подобное соотношение изменения массы тела и численности не всегда выявляется. В фазы спада и депрессии численности могут наблюдаться максимальные значения этого показателя: половозрелые прибылые самки – от 40,6 до 49,7 г, половозрелые прибылые самцы – от 53,4 до 55,0 г соответственно [Загорская и др., 2003]. При спаде численности полевков

эта закономерность сохранялась. Наши данные также согласуются с предыдущими ранними исследованиями, где доказано, что средние значения массы тела мелких млекопитающих на участках с повышенной естественной или искусственной радиоактивностью выше, чем у животных с нерадиоактивных территорий [Маслова, Маслов, 1990; Ильенко, Крапивко, 1993].

Индекс печени, характеризующий функциональное состояние органа у животных природных популяций [Пястолова и др., 1966], демонстрирует обратную зависимость от уровня численности популяции: у перезимовавших и половозрелых прибылых зверьков обоего пола максимальные значения индекса обнаружены в год, отличающийся слабыми темпами размножения зверьков и низкой их численностью (табл. 1). Индекс печени у полевков всех трех участков в пик численности был ниже по своим значениям, что не противоречит данным других авторов [Ивантер и др., 1985; Загорская и др., 2003].

Изменения массы органов в качестве критерия активности органа возможно использовать при различных экспериментальных условиях. Анализ взаимосвязи между массой тела и печени у полевков всех участков показал прямую линейную корреляцию (на которую указывают положительные значения коэффициента корреляции) (табл. 2), что является характерным для лабораторных мышей [Козлов и др., 2007].

Самый низкий коэффициент данного показателя обнаружен у полевков-экономок контрольного участка в фазе спада ($r = 0,414 \pm 0,37$).

Таблица 1. Изменчивость средних значений массы тела и индекса печени у половозрелых прибылых и перезимовавших полевков-экономок, обитающих в неодинаковых радиоэкологических условиях в фазы спада и пика численности

Table 1. Variability of the medium values of body weight and liver index in mature and overwintered tundra voles in various environmental conditions at different phases of abundance

Фаза численности Abundance phase	Контрольный участок Control site	Радиевый участок Radium site	Урано-радиевый участок Uranium-radium site
Масса тела (г) Body mass (g)			
Спад Decline	46,7 ± 4,5 (6) 36,4 ± 2,1 (4)	50,0 ± 3,6 (5) 42,3 ± 2,3 (7)	40,0 ± 8,0 (4) 37,6 ± 3,4 (5)
Пик Peak	51,8 ± 5,7 (10) 43,0 ± 2,3 (12)	59,7 ± 2,3 (7) 46,2 ± 2,5 (13)	60,4 ± 6,5 (3) 48,2 ± 3,5 (4)
Индекс печени (‰) Liver index (‰)			
Спад Decline	44,9 ± 2,4 (6) 60,9 ± 5,1 (4)	37,5 ± 2,3 (5) 46,7 ± 2,6 (7)	53,8 ± 4,6 (4) 53,6 ± 4,4 (5)
Пик Peak	42,4 ± 2,2 (10) 45,0 ± 1,8 (12)	41,8 ± 2,8 (7) 47,2 ± 4,2 (13)	47,7 ± 4,6 (3) 47,8 ± 4,5 (4)

Примечание. Верхняя строчка в столбцах – самцы, нижняя – самки, в скобках – количество животных.

Note. The top row in the columns are males, the bottom row – females, and in parentheses – the number of animals.

Таблица 2. Взаимосвязи между морфофизиологическими показателями (масса тела – масса печени) у половозрелых прибылых и перезимовавших полевков-экономок в разные фазы популяционного цикла

Table 2. Relationships between morphophysiological parameters (body weight – liver weight) in mature and overwintered voles at different phases of the population cycle

Фазы численности Population phases	Коэффициенты корреляции, регрессии Coefficients of correlation, regression		
	Контрольный участок Control site	Радиевый участок Radium site	Урано-радиевый участок Uranium-radium site
Пик Peak	$r = 0,812^* \pm 0,16$ $y = 30,53 \pm 591,0$	$r = 0,653^{**} \pm 0,22$ $y = 17,18 \pm 811,6$	$r = 0,815^* \pm 0,33$ $y = 33,87 \pm 600,8$
Спад Decline	$r = 0,414 \pm 0,37$ $y = 15,78 \pm 1485$	$r = 0,752^{**} \pm 0,21$ $y = 30,4 \pm 748,3$	$r = 0,871^* \pm 0,17$ $y = 45,64 \pm 262$

Примечание. r – коэффициент корреляции, y – уравнение регрессии; коэффициенты достоверны: * – при $p \leq 0,05$, ** – при $p \leq 0,01$ между участками в один и тот же год исследования. Количество животных в каждой группе в зависимости от фазы численности – от 7 до 15 особей обоего пола.

Note. r is the correlation coefficient, y – regression equation; coefficients are reliable: * – at $p \leq 0.05$, ** – at $p \leq 0.01$ among the sites in the same year of study. The number of animals in each group, depending on the abundance phase, is from 7 to 15 individuals of both sexes.

В фазу пика численности у полевков контрольного участка эта взаимосвязь была в 1,9 раза выше, чем в год спада (при $p \leq 0,05$) (табл. 2). У полевков опытных участков тесная взаимосвязь между показателями прослеживалась в обе фазы численности. При этом более низкий коэффициент корреляции отмечен у полевков радиевого участка в фазу пика численности. У полевков урано-радиевого участка в обе фазы численности обнаружены высокие коэффициенты корреляции (табл. 2). Достоверное увеличение коэффициента корреляции сопровождалось ростом коэффициента регрессии, что указывает на выраженную пролиферативную активность печени в фазе спада численности у полевков опытных участков при снижении их массы тела по сравнению с данными у полевков контрольного участка (табл. 2). Так, в год спада численности в печени полевков опытных участков по сравнению с данными животных контрольного участка коэффициент регрессии был выше в 1,9 и 2,9 раза (табл. 2). Это могло быть связано с тем, что в год спада численности липиды печени у полевков с радиоактивных участков имели высокую степень ненасыщенности и низкий антиоксидантный статус [Кудяшева, Загорская, 2018]. Наличие взаимосвязи между этими параметрами объясняется с физиологической точки зрения. Известно, что масса тела является одним из индикаторов степени интенсивности обменных процессов, происходящих в организме животных [Оленев, 1964], при этом печень, масса которой связана с обменом веществ, служит энергетическим депо. От характера протекания и надежности осуществляемых в печени процессов в значительной мере зависят полноценное функционирование других органов и систем, а также приспособительная деятельность всего организма [Гичев,

1993]. Полученные данные согласуются с более ранними исследованиями, в которых показано, что в печени полевков-экономок, обитающих на радиоактивных участках (Республика Коми, зона отчуждения ЧАЭС), происходит дисбаланс процессов энергетического обмена и отдельных показателей ПОЛ, которые выражены сильнее в фазы депрессии и подъема численности, исключая экологические стрессы [Кудяшева и др., 1997, 2004].

Проведенный анализ взаимосвязей между индексом печени и минорной фракцией ЛФХ показал, что в год пика численности у полевков со всех участков отмечена низкая корреляционная зависимость (рис. 2). У полевков контрольного участка $r = 0,325 \pm 0,26$. Отсутствие данной зависимости между показателями в печени зверьков, отловленных на контрольном участке в год пика численности, может быть обусловлено гетерогенностью физико-химических характеристик липидов их печени, вносящих существенный вклад в выявление данных взаимосвязей. Так, вариабельность сравниваемых параметров в фазу пика численности у самцов всех трех участков имела значения от 28,5 до 37,7 %, а у самок размах колебаний возрастал от 37,2 до 93,6 %. Гетерогенность биохимических показателей рассматривается как один из типичных ответов биологической системы на действие физических и химических факторов в сверхмалых дозах [Burlakova, 2007]. У полевков радиевого стационара на пике численности взаимосвязь между сравниваемыми показателями индекс печени – ЛФХ показала недостоверную низкую обратную корреляционную зависимость ($r = -0,299 \pm 0,32$). Наличие обратной корреляции позволяет предположить, что образование ЛФХ происходит преимущественно за счет распада фос-

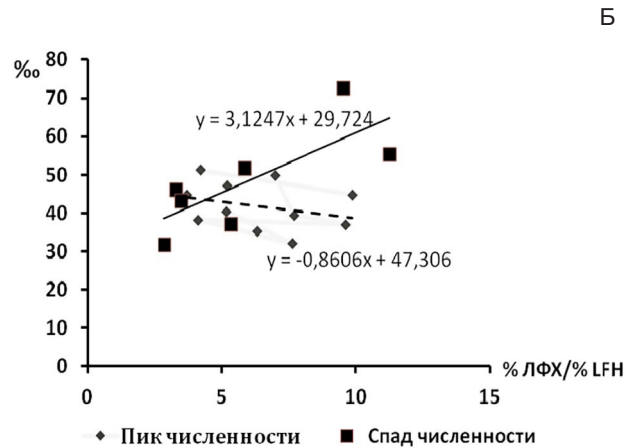
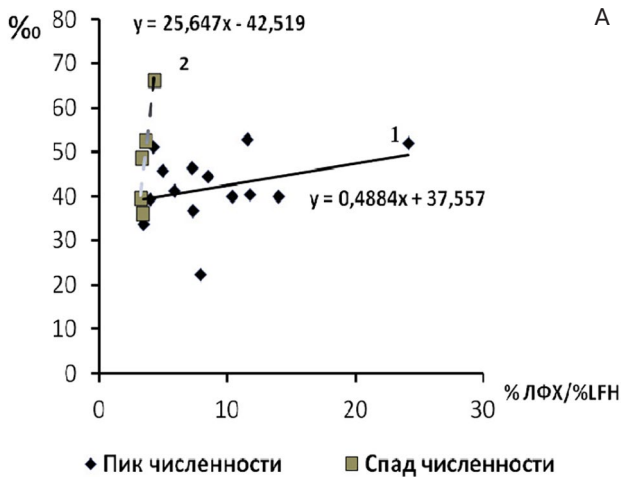


Рис. 2. Взаимосвязь между лизоформами фосфолипидов и индексом печени полевок-экономок контрольного (А) и радиового (Б) участков в разные фазы численности

Fig. 2. Relationship between the phospholipid lysoforms and the liver index of tundra voles of the control site (A) and radium site (B) at different phases of abundance

фатидилхолина, то есть при достаточно высокой ненасыщенности липидов. Эти результаты подтверждаются данными литературы, где показано, что пероксиды являются активаторами фосфолипазы А2 [Натарова и др., 1996]. Однако на спаде численности в печени полевок всех участков, напротив, обнаружены достоверные высокие значения корреляции: у зверьков контрольного участка она составляла $0,920 \pm 0,23$, а у полевок радиового участка была несколько ниже ($0,759 \pm 0,29$), что свидетельствует о присутствии в липидах печени у полевок обоих участков одновременно пероксидов и антипероксидной активности (рис. 2). При этом более высокий коэффициент корреляции (выше в 8 раз) отмечали в печени полевок контрольного участка (рис. 2, А).

При анализе взаимосвязи между массой тела и содержанием КЛ+ФК корреляция между этими показателями, отмеченная в пик чис-

ленности у полевок контрольного и радиового стационаров, была неодинакова, при этом меняется ее знак (рис. 3), что свидетельствует о высокой ненасыщенности липидов печени у полевок радиового участка. На спаде численности у зверьков контрольного участка обнаружена достаточно высокая обратная корреляция: $r = -0,883 \pm 0,24$; $p \leq 0,05$ (рис. 3, А).

У полевок радиового участка, напротив, отмечали снижение коэффициента корреляции в два раза: $r = -0,427 \pm 0,40$ (рис. 3, Б). Изменение знака зависимости корреляции, отмеченное у полевок контрольного и радиового участков в год спада численности, может быть связано с физико-химическими характеристиками липидов, так как известно [Хрустова и др., 2011], что характер взаимосвязи может изменяться от того, содержат ли липиды печени пероксиды (ROOH) или обладают антипероксидной активностью (АПА). Оказалось, что

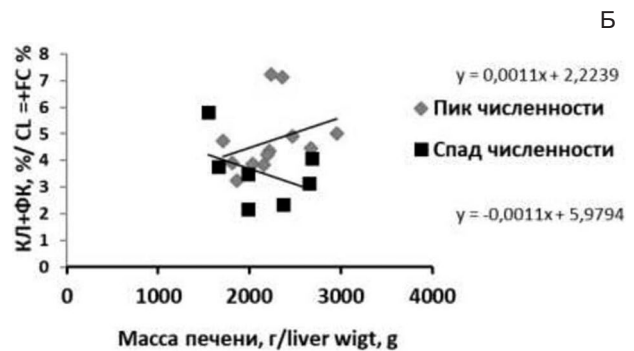
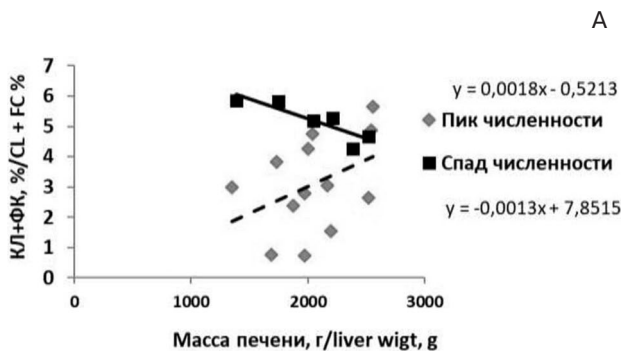


Рис. 3. Взаимосвязь между долей КЛ+ФК и массой печени полевок-экономок контрольного (А) и радиового (Б) участков в разные фазы численности

Fig. 3. Relationship between CL+FA and liver weight of the tundra voles of the control site (A) and radium site (B) at different phases of abundance

при снижении численности животных (в фазе спада) липиды печени полевок содержат как ROOH, так и АПА, в то время как на пике численности в липидах обнаружены только пероксиды [Кудяшева, Загорская, 2018]. Падение относительного содержания КЛ+ФК происходит при увеличении массы печени. Коэффициент корреляции между сравниваемыми параметрами на радиовом участке в фазу спада численности снижается в два раза (контрольный участок: $r = -0,883 \pm 0,24$, радиовый участок: $r = -0,427 \pm 0,40$). Следовательно, состояние животных, находящихся в разных фазах численности и одновременно в неодинаковых радиоэкологических условиях, оказывает влияние на уровень взаимосвязей между отдельными морфофизиологическими показателями и минорными фракциями ФЛ в печени полевок.

Заключение

В результате наших исследований установлена зависимость характера и масштаба взаимосвязей между сравниваемыми морфофизиологическими показателями (масса тела, масса печени, индекс печени) полевок-экономок, обитающих на участках с повышенным и нормальным уровнем гамма-фона. Подтверждена зависимость значений массы тела от фазы численности: как у самцов, так и у самок контрольного и радиоактивных участков масса тела на пике численности животных выше, чем в фазу депрессии, что согласуется с результатами предыдущих исследований на этих территориях в 1970-е и 1990-е годы. Взаимосвязь между массой печени и массой тела зверьков в фазу спада численности возрастает по мере повышения радиоактивности участка обитания. Уровень активности перекисного окисления липидов и степень содержания ненасыщенных жирных кислот в фазах пика и спада влияли на выраженность взаимосвязи между минорными фракциями липидного обмена в печени и морфофизиологическими показателями полевок-экономок. Повышенный уровень естественной радиоактивности в среде обитания способствует модификации свойств липидного бислоя клеточных мембран печени у полевок-экономок, изменяет их физико-химические свойства, нарушает в некоторых случаях взаимосвязи между скоординированными в норме показателями и обеспечивает на клеточном уровне процессы адаптации. Исследования взаимосвязей между минорными фракциями ФЛ при одновременном использовании метода морфофизиологических индикаторов позволяют получить новые данные о пу-

тях адаптации животных природных популяций к повышенному уровню естественной радиоактивности и более полно проанализировать степень неоднородности популяций полевки-экономки, обитающей в условиях техногенного радиоактивного загрязнения среды в разные фазы численности животных. Найденные взаимосвязи между морфофизиологическими показателями и отдельными минорными фракциями фосфолипидов в печени полевок-экономок природных популяций могут свидетельствовать о функционировании регуляции ПОЛ мембранной системы органа как единого целого.

Авторы выражают благодарность Н. Г. Загорской за проведение биохимических анализов.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (НИОКТР АААА-А18-118011190102-7).

Литература

- Абрамсон Н. И., Лисовский А. А. Отряд Rodentia // Млекопитающие России: систематико-географический справочник (Сб. трудов Зоологического музея МГУ. Т. 52) / Ред. И. Я. Павлинов, А. А. Лисовский. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2012. С. 142–312.
- Безель В. С. Популяционная экотоксикология млекопитающих. М.: Наука, 1987. 127 с.
- Брин Э. Ф., Травин С. О. Моделирование механизмов химических реакций // Хим. физика. 1991. Т. 10. С. 830–837.
- Гашев С. Н. Динамика численности мелких млекопитающих и особенности ее прогнозирования в экологическом мониторинге // Вестник ТюмГУ. 2013. № 12. С. 140–150.
- Гичев Ю. П. Печень: адаптация, экология. Новороссийск: Наука, 1993. 150 с.
- Жигальский О. А., Кшнясев И. А. Популяционные циклы европейской рыжей полевки в оптимуме ареала // Экология. 2000. № 5. С. 376–383.
- Загорская Н. Г., Кудяшева А. Г., Башлыкова Л. А. Динамика численности и некоторых морфофизиологических показателей полевок-экономок, обитающих в разных радиоэкологических условиях // Радиоэкологические и биологические последствия низкоинтенсивных воздействий. Труды Коми НЦ УрО РАН. Сыктывкар, 2003. № 172. С. 19–34.
- Ивантер Э. В. Очерки популяционной экологии мелких млекопитающих на северной периферии ареала. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2018. 770 с.
- Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., Туманов И. Л. Адаптивные особенности мелких млекопитающих. Л.: Наука, 1985. 320 с.
- Ильенко А. И., Крапивко Т. П. Экологические последствия радиоактивного загрязнения для популяций мелких млекопитающих – стронциефоров // Эко-

логические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. М.: Наука, 1993. С. 171–180.

Кейтс М. Техника липидологии. М.: Мир, 1975. 322 с.

Климов А. Н., Никульчева Н. Г. Липиды, липопротеиды и атеросклероз / Под ред. В. С. Усманова. СПб.: Питер Пресс, 1995. 304 с.

Козлов М. В., Кушнирева Е. В., Урнышева В. В., Таран Ю. П., Шишкина Л. Н. Влияние характеристик липидов на регуляцию биохимических процессов в печени животных // Биофизика. 2007. Т. 52, № 4. С. 693–698.

Кудяшева А. Г. Динамика численности популяций полевки-экономки и накопление животными естественных радионуклидов на территориях с повышенным уровнем радиоактивного загрязнения // Радиационная биология. Радиоэкология. 2009. Т. 49, № 2. С. 172–178.

Кудяшева А. Г., Загорская Н. Г. Взаимосвязи между отдельными показателями состава фосфолипидов в печени полевки-экономки, обитающей в условиях повышенного уровня радиоактивности // Принципы экологии. 2018. № 2(27). С. 75–86. doi: 10.15393/j1.art.2018.6742

Кудяшева А. Г., Шишкина Л. Н., Загорская Н. Г., Таскаев А. И. Биохимические механизмы радиационного поражения природных популяций мышевидных грызунов. СПб.: Наука, 1997. 156 с.

Кудяшева А. Г., Шишкина Л. Н., Шевченко О. Г., Башлыкова Л. А., Загорская Н. Г. Биологические эффекты радиоактивного загрязнения в популяциях мышевидных грызунов. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 214 с.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.

Маслов В. И., Маслова К. И. Радиоэкологические группы млекопитающих и птиц биогеоценозов районов повышенной естественной радиоактивности // Радиоэкологические исследования в природных биогеоценозах. М.: Наука, 1972. С. 161–172.

Маслова К. И., Маслов В. И. Действие ТЕРН на животных (на примере популяции полевки-экономки *Microtus oeconomus* Pall.) // Тяжелые естественные радионуклиды в биосфере: Миграция и биологическое действие на популяции и биогеоценозы / Под ред. Р. М. Алексахина. М.: Наука, 1990. С. 234–282.

Натарова Ю. А., Красильникова О. А., Бабенко Н. А. Влияние тироксина на синтез церамида, сфингомиелина и фосфатидилхолина в гепатоцитах крыс // Укр. биохим. журн. 1996. Т. 68, № 5. С. 116–118.

Оленев В. Г. Сезонные изменения некоторых морфо-физиологических признаков грызунов в связи с динамикой возрастной структуры популяций: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1964. 26 с.

Попова М. Ф., Щербова Е. Н., Груздев Г. П. Сравнительная цитогенетическая чувствительность к рентгеновскому лучам диких и лабораторных грызунов // Радиоэкология позвоночных животных. М.: Наука, 1978. С. 195–199.

Пястолова О. А. Эколого-морфологические особенности субарктических популяций полевки-эко-

номки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1967. 20 с.

Пястолова О. А., Добринский Л. Н., Овчинникова Н. А. К вопросу о специфике накопления и расходования энергетических резервов самками и самцами животных в природных популяциях и в условиях эксперимента // Тр. Института биологии УФАИ СССР. 1966. Вып. 1. С. 87–95.

Таскаев А. И., Кудяшева А. Г., Ермакова О. В., Гащак С. П., Вишневецкий Д. А., Чижевский И. В., Максименко А. М., Башлыкова Л. А., Гурьев Д. В., Загорская Н. Г., Шевченко О. Г. Биологические последствия радиоактивного загрязнения в зоне отчуждения ЧАЭС для популяций мышевидных грызунов // Радиобіологічні та радіоекологічні аспекти Чорнобильської катастрофи. Тези доповідей. Славутич, 2011. С. 97.

Торховская Т. И., Ипатова О. М., Захарова Т. С., Кочетова М. М., Халилов Э. М. Клеточные рецепторы к лизофосфолипидам как промоторы сигнальных эффектов // Биохимия. 2007. Т. 72, № 2. С. 149–157.

Тяжелые естественные радионуклиды в биосфере: миграция и биологическое действие на популяции и биогеоценозы / Под ред. Р. М. Алексахина. М.: Наука, 1990. 368 с.

Хиггинс Дж. А. Биологические мембраны. Методы. М.: Мир, 1990. 339 с.

Хрустова Н. В., Козлов М. В., Шишкина Л. Н. Влияние физико-химических свойств липидов печени мышей на взаимосвязь между показателями их состава // Биофизика. 2011. Т. 56, № 4. С. 668–672.

Чернявский Ф. Б., Ткачев А. В. Популяционные циклы леммингов в Арктике. Экологические и эндокринные аспекты. М.: Наука, 1982. 162 с.

Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. И. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных // Труды Института экологии растений и животных. Вып. 58. Свердловск, 1968. С. 132–173.

Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977. 262 с.

Шишкина Л. Н., Кудяшева А. Г., Загорская Н. Г., Таскаев А. И. Регуляция окислительных процессов в тканях мышевидных грызунов, отловленных в зоне аварии на ЧАЭС // Радиационная биология. Радиоэкология. 2006. Т. 46, № 2. С. 216–232.

Шишкина Л. Н., Кушнирева Е. В., Смотряева М. А. Новые подходы к оценке биологических последствий воздействия радиации в малых дозах // Радиационная биология. Радиоэкология. 2004. Т. 44, № 1. С. 280–295.

Шишкина Л. Н., Козлов М. В., Мазалецкая Л. И., Повх А. Ю., Швыдкий В. О., Шелудченко Н. И. Система регуляции перекисного окисления липидов как основа экологического тестирования // Химическая физика. 2020. Т. 39, № 6. С. 52–58. doi: 10.31857/S0207401X20060102

Burlakova E. B. 20 years after the Chernobyl accident: past, present and future. New York, 2007. 358 p.

Chitty D. Population processes in voles and their relevance to general theory // Can. J. Zool. 1960. Vol. 38, no. 1. P. 99–113.

Elton C. S. Voles, mice and lemmings. Oxford: Clarendon Press, 1942. 496 p.

Kudyasheva A. G., Shishkina L. N., Shevchenko O. G., Zagorskaya N. G., Bashlykova L. A. Biological consequences of increased natural radiation background for *Microtus oeconomus* Pall. populations // J. Environ. Radioact. 2007. Vol. 97. P. 30–41.

Leonarduzzi G., Arkan M. C., Bacaka H., Chirpotto E., Sevenain A., Poli G. Lipid oxidation products in cell

signaling // Free Radic. Biol. & Med. 2000. Vol. 28, no. 9. P. 1370–1378.

Wang X., Devaiah S. P., Zhang W., Welti R. Signaling functions of phosphatidic acid // Prog. Lipid Res. 2006. Vol. 45. P. 250–278.

Поступила в редакцию 19.01.2021

References

Abramson N. I., Lissovsky A. A. Otryad Rodentia [Order Rodentia]. *Mlekopitayushchie Rossii: sistematiko-geograficheskii spravochnik (Sb. trudov Zool. muzeya MGU. T. 52)* [Mammals of Russia: A taxonomic and Geographic Reference (Archive of the Zoological Museum of MSU. Vol. 52)]. Eds. I. Ya. Pavlinov, A. A. Lissovsky. Moscow: KMK, 2012. P. 142–312.

Bezel' V. S. Populyatsionnaya ekotoksikologiya mlekopitayushchikh [Population ecotoxicology of mammals]. Moscow: Nauka, 1987. 127 p.

Brin E. F., Travin S. O. Modelirovanie mekhanizmov khimicheskikh reaktsii [Modeling of chemical reactions mechanisms]. *Khim. fizika* [Chem. physics]. 1991. Vol. 10. P. 830–837.

Chernyavskii F. B., Tkachev A. V. Populyatsionnye tsikly lemmingov v Arktike. Ekologicheskie i endokrinnye aspekty [Population cycles of lemmings in the Arctic. Environmental and endocrine aspects]. Moscow: Nauka, 1982. 162 p.

Il'enko A. I., Krapivko T. P. Ekologicheskie posledstviya radioaktivnogo zagryazneniya dlya populyatsii melkikh mlekopitayushchikh – strontsiferov [Ecological consequences of radioactive contamination for populations of small mammals – strontiumferous]. *Ekol. posledstviya radioaktivnogo zagryazneniya na Yuzhnom Urale* [Ecol. consequences of radioactive contamination in the Southern Urals]. Moscow: Nauka, 1993. P. 171–180.

Ivanter E. V., Ivanter T. V., Tumanov I. L. Adaptivnye osobennosti melkikh mlekopitayushchikh [Adaptive characteristics of small mammals]. Leningrad: Nauka, 1985. 320 p.

Ivanter E. V. Ocherki populyatsionnoi ekologii melkikh mlekopitayushchikh na severnoi periferii areala [Essays on the population ecology of small mammals on the northern periphery of the range]. Moscow: KMK, 2018. 770 p.

Gashev S. N. Dinamika chislennosti melkikh mlekopitayushchikh i osobennosti ee prognozirovaniya v ekologicheskom monitoringe [Dynamics of small mammals number and features of its forecasting in environmental monitoring]. *Vestnik TyumGU* [Tyumen St. Univ. Herald]. 2013. No. 12. P. 140–150.

Gichev Yu. P. Pechen': adaptatsiya, ekologiya [Liver: adaptation, ecology]. Novosibirsk: Nauka, 1993. 150 p.

Keits M. Tekhnika lipidologii [Lipidology technique]. Moscow: Mir, 1975. 322 p.

Khiggins Dzh. A. Biologicheskie membrany. Metody [Biological membranes. Methods]. Moscow: Mir, 1990. 339 p.

Khrustova N. V., Kozlov M. V., Shishkina L. N. Vliyaniye fiziko-khimicheskikh svoystv lipidov pecheni myshei

na vzaimosvyaz' mezhdru pokazatelyami ikh sostava [Impact of physicochemical properties of liver lipids in mice on the relationship between indicators of their composition]. *Biofizika* [Biophysics]. 2011. Vol. 56, no. 4. P. 668–672.

Klimov A. N., Nikul'cheva N. G. Lipidy, lipoproteidy i ateroskleroz [Lipids, lipoproteins and atherosclerosis]. St. Petersburg: Piter Press, 1995. 304 p.

Kozlov M. V., Kushnireva E. V., Urnysheva V. V., Taran Yu. P., Shishkina L. N. Vliyanie kharakteristik lipidov na regulyatsiyu biokhimicheskikh protsessov v pecheni zhivotnykh [Impact of lipid characteristics on the biochemical processes regulation in the liver of animals]. *Biofizika* [Biophysics]. 2007. Vol. 52, no. 4. P. 693–698.

Kudyasheva A. G., Shishkina L. N., Zagorskaya N. G., Taskaev A. I. Biokhimicheskie mekhanizmy radiatsionnogo porazheniya prirodnykh populyatsii myshevidnykh gryzunov [Biochemical mechanisms of radiation damage to natural populations of murine rodents]. St. Petersburg: Nauka, 1997. 156 p.

Kudyasheva A. G., Shishkina L. N., Shevchenko O. G., Bashlykova L. A., Zagorskaya N. G. Biologicheskie efekty radioaktivnogo zagryazneniya v populyatsiyakh myshevidnykh gryzunov [Biological effects of radioactive contamination in populations of murine rodents]. Ekaterinburg: UrO RAN, 2004. 214 p.

Kudyasheva A. G. Dinamika chislennosti populyatsii polevki-ekonomki i nakopleniye zhivotnyimi estestvennykh radionuklidov na territoriyakh s povyshennym urovnem radioaktivnogo zagryazneniya [Population dynamics of the root vole and the accumulation of natural radionuclides by animals in areas with an increased level of radioactive contamination]. *Radiatsionnaya biol. Radioekol.* [Radiation Biol. Radioecol.]. 2009. Vol. 49, no. 2. P. 172–178.

Kudyasheva A. G., Zagorskaya N. G. Vzaimosvyazi mezhdru ot del'nymi pokazatelyami sostava fosfolipidov v pecheni polevki-ekonomki, obitayushchei v usloviyakh povyshennogo urovnya radioaktivnosti [The relationship between individual indicators of the composition of phospholipids in the liver of the root vole living in conditions of an increased level of radioactivity]. *Printsipy ekol.* [Principles of Ecol.]. 2018. No. 2(27). P. 75–86. doi: 10.15393/j1.art.2018.6742

Lakin G. F. Biometriya [Biometrics]. Moscow: Vyssh. shk., 1990. 352 p.

Maslov V. I., Maslova K. I. Radioekologicheskie gruppy mlekopitayushchikh i ptits biogeotsenozov raionov povyshennoi estestvennoi radioaktivnosti [Radioecological groups of mammals and birds in biogeocenoses of areas with increased natural radioactivity]. *Radio-*

ekol. issled. v prirod. biogeotsenzakh [Radioecol. studies in natural biogeocenoses]. Moscow: Nauka, 1972. P. 161–172.

Maslova K. I., Maslov V. I. Deistvie TERN na zhivotnykh (na primere populyatsii polevki-ekonomki *Microtus oeconomus* Pall.) [Impact of heavy natural radionuclides on animals (on the example of the population of the root vole *Microtus oeconomus* Pall.)]. *Tyazhelye estestvennye radionuklidy v biosfere: Migratsiya i biol. deistvie na populyatsii i biogeotsenozy* [Heavy natural radionuclides in the biosphere: Migration and biol. effect on populations and biogeocenoses]. Ed. R. M. Aleksakhin. Moscow: Nauka, 1990. C. 234–282.

Natarova Yu. A., Krasil'nikova O. A., Babenko N. A. Vliyanie tiroksina na sintez tseramida, sfingomyelina i fosfatidilcholina v gepatotsitakh krysa [Impact of thyroxine on the synthesis of ceramide, sphingomyelin, and phosphatidylcholine in rat hepatocytes]. *Ukr. biokhim. zhurn.* [Ukrainian Biochem. J.]. 1996. Vol. 68, no. 5. P. 116–118.

Olenev V. G. Sezonnnye izmeneniya nekotorykh morfo-fiziologicheskikh priznakov gryzunov v svyazi s dinamikoi vozrastnoi struktury populyatsii [Seasonal changes in some morpho-physiological characteristics of rodents in connection with the dynamics of the age structure of populations]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Sverdlovsk, 1964. 26 p.

Popova M. F., Shcherbova E. N., Gruzdev G. P. Sravnitel'naya tsitogeneticheskaya chuvstvitel'nost' k rentgenovskim lucham dikikh i laboratornykh gryzunov [Comparative cytogenetic sensitivity to X-rays of wild and laboratory rodents]. *Radioekol. pozvonochnykh zhivotnykh* [Radioecol. of vertebrate animals]. Moscow: Nauka, 1978. P. 195–199.

Pyastolova O. A., Dobrinskii L. N., Ovchinnikova N. A. K voprosu o spetsifike nakopleniya i raskhodovaniya energeticheskikh rezervov samkami i samtsami zhivotnykh v prirodnykh populyatsiyakh i v usloviyakh eksperimenta [On the specificity of the accumulation and consumption of energy reserves by females and males of animals in natural populations and under experimental conditions]. *Tr. Inst. biol. UFAN SSSR* [Proceed. Inst. of Biol., Ural Br. AS USSR]. 1966. No. 1. P. 87–95.

Pyastolova O. A. Ekologo-morfologicheskie osobennosti subarkticheskikh populyatsii polevki-ekonomki [Ecological and morphological features of the subarctic populations of the root vole]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Sverdlovsk, 1967. 20 p.

Taskaev A. I., Kudyasheva A. G., Ermakova O. V., Gashchak S. P., Vishnevskii D. A., Chizhevskii I. V., Maksimenko A. M., Bashlykova L. A., Gur'ev D. V., Zagorskaya N. G., Shevchenko O. G. Biologicheskie posledstviya radioaktivnogo zagryazneniya v zone otchuzhdeniya ChAES dlya populyatsii myshevidnykh gryzunov [Biological consequences of radioactive contamination in the exclusion zone of the Chernobyl nuclear power plant for populations of mouse-like rodents]. *Radiobiol. ta radioekologichni aspekti Chornobil'skoi katastrofi: Tezi dopovidei* [Radiobiol. and radioecological aspects of the Chernobyl disaster. Proceed.]. Slavutich, 2011. P. 97.

Torkhovskaya T. I., Ipatova O. M., Zakharova T. S., Kochetova M. M., Khalilov E. M. Kletochnye retseptory

k lizofosfolipidam kak promotory signal'nykh effektov [Lysophospholipid receptors in cell signaling]. *Biokhim.* [Biochem.]. 2007. Vol. 72, no. 2. P. 149–157.

Tyazhelye estestvennye radionuklidy v biosfere: migratsiya i biologicheskoe deistvie na populyatsii i biogeotsenozy [Heavy natural radionuclides in the biosphere: migration and biological impact on populations and biogeocenoses]. Ed. R. M. Aleksakhin. Moscow: Nauka, 1990. 368 p.

Shilov I. A. Ekologo-fiziologicheskie osnovy populyatsionnykh otnoshenii u zhivotnykh [Ecological and physiological foundations of population relations in animals]. Moscow: MGU, 1977. 262 p.

Shishkina L. N., Kushnireva E. V., Smotryaeva M. A. Novye podkhody k otsenke biologicheskikh posledstviy vozdeistviya radiatsii v malykh dozakh [New approaches to assessing biological consequences of exposure to low dose radiation]. *Radiatsionnaya biol. Radioekol.* [Radiation Biol. Radioecol.]. 2004. Vol. 44, no. 1. P. 280–295.

Shishkina L. N., Kudyasheva A. G., Zagorskaya N. G., Taskaev A. I. Regulyatsiya okislitel'nykh protsessov v tkanyakh myshevidnykh gryzunov, otlovlennykh v zone avarii na ChAES [Regulation of oxidative processes in the tissues of murine rodents caught in the Chernobyl accident zone]. *Radiatsionnaya biol. Radioekol.* [Radiation Biol. Radioecol.]. 2006. Vol. 46, no. 2. P. 216–232.

Shishkina L. N., Kozlov M. V., Mazaletskaia L. I., Povkh A. Yu., Shvydkii V. O., Sheludchenko N. I. Sistema regulyatsii perekisnogo okisleniya lipidov kak osnova ekologicheskogo testirovaniya [Lipid peroxidation regulation system as a basis for environmental testing]. *Khimicheskaya fizika* [Chemical Physics]. 2020. Vol. 39, no. 6. P. 52–58. doi: 10.31857/S0207401X20060102

Shvarts S. S., Smirnov V. S., Dobrinskii L. I. Metod morfofiziologicheskikh indikatorov v ekologii nazemnykh pozvonochnykh [Method of morphophysiological indicators in the ecology of terrestrial vertebrates]. *Trudy Inst. ekol. rastenii i zhivotnykh* [Proceed. Inst. Plant and Animal Ecol.]. Sverdlovsk, 1968. No. 58. P. 132–173.

Zagorskaya N. G., Kudyasheva A. G., Bashlykova L. A. Dinamika chislennosti i nekotorykh morfofiziologicheskikh pokazatelei polevok-ekonomok, obitayushchikh v raznykh radioekologicheskikh usloviyakh [Number dynamics and some morphophysiological parameters of root voles living in different radioecological conditions]. *Radioekol. i biol. posledstviya nizkointensivnykh vozdeistviy. Trudy Komi nauch. tsentra UrO RAN* [Radioecol. and biol. consequences of low-intensity impacts. Proceed. Komi Sci. Center, Ural Br. RAS]. Syktyvkar, 2003. No. 172. P. 19–34.

Zhigal'skii O. A., Kshnyasev I. A. Populyatsionnye tsikli evropeiskoi ryzhei polevki v optimume areala [Population cycles of the European bank vole in the optimum of the range]. *Ekol.* [Ecol.]. 2000. No. 5. P. 376–383.

Chitty D. Population processes in voles and their relevance to general theory. *Canad. J. Zool.* 1960. Vol. 38, no. 1. P. 99–113.

Elton C. S. Voles, mice and lemmings. Oxford: Clarendon Press, 1942. 496 p.

Higgins J. A. Biological membranes. Methods. Moscow: Mir, 1990. 339 p.

Kudyasheva A. G., Shishkina L. N., Shevchenko O. G., Zagorsky N. G., Bashlykova L. A. Biological consequences of increased natural radiation background for *Microtus oeconomus* Pall. populations. *J. Environ. Radioactivity*. 2007. Vol. 97. P. 30–41.

Leonarduzzi G., Arkan M. C., Bacaka H., Chirpotto E., Sevenain A., Poli G. Lipid Oxidation Products in Cell Signaling. *Free Radic. Biol. Med.* 2000. Vol. 28, no. 9. P. 1370–1378.

Shilov I. A. Ecological and physiological foundations of population relations in animals, Moscow: MGU, 1977. 262 p.

Wang X., Devaiah S. P., Zhang W., Welti R. Signaling functions of phosphatidic acid. *Prog. Lipid Res.* 2006. Vol. 45. P. 250–278.

Received January 19, 2021

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Кудяшева Алевтина Григорьевна

ведущий научный сотрудник, д. б. н.
Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН
ул. Коммунистическая, 28, ГСП-2, Сыктывкар,
Республика Коми, Россия, 167982
эл. почта: kud@ib.komisc.ru

Ермакова Анастасия Владимировна

лаборант-исследователь
Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН
ул. Коммунистическая, 28, ГСП-2, Сыктывкар,
Республика Коми, Россия, 167982
эл. почта: ermakova_a.v@ib.komisc.ru

CONTRIBUTORS:

Kudyasheva, Alevtina

Institute of Biology, Komi Science Centre,
Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
28 Kommunisticheskaya St., GSP-2, 167982 Syktyvkar,
Komi Republic, Russia
e-mail: kud@ib.komisc.ru

Ermakova, Anastasia

Institute of Biology, Komi Science Centre,
Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
28 Kommunisticheskaya St., GSP-2, 167982 Syktyvkar,
Komi Republic, Russia
e-mail: ermakova_a.v@ib.komisc.ru

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 59.087

ЛИНИЯ ЛОВУШЕК ДЛЯ ОТЛОВА МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ С РЕГИСТРАЦИЕЙ ВРЕМЕНИ СРАБАТЫВАНИЯ

С. В. Бугмырин¹, В. В. Яковлев², Л. А. Беспятова¹

¹ Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

² ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

При изучении мелких млекопитающих широко используют метод отлова животных с помощью ловушек, расставленных в линию с интервалом 3–5 метров на определенный период времени. Этот метод универсален и применим для решения широкого круга задач, в том числе и для изучения видового состава и численности паразитов мелких млекопитающих. Вместе с тем одним из недостатков метода является невозможность отслеживания времени поимки животного. Эктопаразиты после гибели хозяина его покидают, а отсутствие данных о длительности пребывания животных в ловушке затрудняет интерпретацию результатов по их зараженности, в том числе видами, имеющими важное эпидемиологическое значение. Для решения этой проблемы нами создана линия ловушек с автоматической регистрацией времени поимки животного. Устройство разработано для широко распространенных, универсальных и недорогих ловушек (плашек) типа Геро. Фиксация и запоминание времени поимки животных на всех ловушках линии осуществляется с использованием стандартного микроконтроллера. В исходном заряженном состоянии ловушки Геро цепь замкнута. Это замкнутое состояние цепи каждой ловушки отслеживает программа микроконтроллера. При срабатывании ловушки происходит размыкание цепи, что фиксируется микроконтроллером и сохраняется на карту памяти (microSD) с указанием номера ловушки и времени ее срабатывания. Код написан на языке C++ в среде Atmel Studio. Полученные результаты позволяют описать суточную активность мелких млекопитающих, а также оценить потери (недоучеты) эктопаразитов в связи с продолжительностью пребывания погибшего животного в ловушке.

К л ю ч е в ы е с л о в а: грызуны; насекомоядные; эктопаразиты; клещи; блохи; методы исследований; устройство; ловушка Геро.

S. V. Bugmyrin, V. V. Yakovlev, L. A. Bespyatova. SMALL MAMMAL TRAP LINE WITH CAPTURE TIME LOGGING

Studies of small mammal biology often employ the method of capturing animals by a line of traps deployed with 3–5 meter spacing for a given time interval. This is a universal method applicable for a wide range of tasks, including investigation of the composition and numbers of parasites in small mammals. One of the shortfalls of this method, howev-

er, is that the time of capture is not known. Ectoparasites tend to escape from the dead host, and having no information on how long the animal remained trapped makes it difficult to accurately interpret the results regarding infection rates, and species with epidemiological implications are no exception. To handle this issue, we created a trap line with automatic recording of the time of capture. The device was designed for the widely used, all-purpose, and inexpensive snap traps (bar-type). Capture time in all traps in the line is recorded and memorized using a standard microcontroller. When the snap trap is initially set, the circuit is closed. This closed circuit status of each trap is monitored by microcontroller program. When the trap snaps the animal, the circuit is interrupted, and this event is registered by the microcontroller, and the trap number and capture time are recorded on a microSD memory card. The code was written in C++ language in Atmel Studio environment. The results permit describing the circadian activity of small mammals, as well as quantifying the actual losses (undercounting) of ectoparasites depending on how long the dead animal remained in the trap.

Key words: rodents; insectivores; ectoparasites; ticks; mites; fleas; field methods; device; snap trap.

Введение

Для изучения биологии мелких млекопитающих широко используется метод отловов животных линией ловушек, которая представляет собой заданное количество ловушек, расставленных с интервалом 3–5 метров на некоторый период времени [Карасева, Телицына, 1996; Шефтель, 2018]. Основная решаемая задача этого метода состоит в получении объективной информации о видовом составе и относительной численности мелких млекопитающих на определенной территории. Этот метод универсален и применим для решения широкого круга задач, в том числе и для изучения таксономического состава и численности паразитов мелких млекопитающих. Вместе с тем одним из недостатков метода является невозможность отслеживания времени поимки животного. Эктопаразиты после гибели животного покидают хозяина, а отсутствие сведений о длительности пребывания животных в ловушке затрудняет интерпретацию результатов по их зараженности, в том числе и видами, имеющими важное эпидемиологическое значение (например, иксодовыми клещами).

Одним из путей решения этой проблемы может стать применение животолова и частая (дневная и ночная) проверка ловушек. Однако подобная организация работы трудоемка и требует больших временных затрат. В практике полевых зоологических исследований иногда используют так называемую «живоловку с таймером», которая представляет собой ловушку Шермана с закрепленным датчиком, регистрирующим время закрытия дверцы ловушки [Fox, 1978; Withers, Achleitner, 1980; Jenness, Ward, 1985; Barry et al., 1989; Ferreira, Vieira, 2014]. Основные решаемые задачи этих уста-

новок были связаны с прижизненным изучением экологии животных.

В качестве альтернативного подхода нами создана линия ловушек с автоматической регистрацией времени поимки животного [Яковлев и др., 2020]. Техническим результатом устройства является появление нового свойства у известной линии ловушек, а именно возможности фиксации времени срабатывания каждой ловушки.

Описание устройства и последовательность работы

Наше устройство разработано для широко распространенных, универсальных и недорогих ловушек (давилок) Геро (с трапом или крючком для приманки). В основе ловушки данного типа заложен пружинный механизм, оборудованный металлической дугой – рамкой, которая необходима для мгновенного умерщвления зверька. Механизм закрепляется на деревянной, фанерной, древесно-стружечной или пластмассовой основе. Фиксация и запоминание времени поимки животных на всех ловушках линии осуществляется с использованием стандартного микроконтроллера (ATMEGA 2560), который соединяется двумя проводами с каждой ловушкой Геро (рис. 1).

Принцип работы линии ловушек

В исходном заряженном состоянии ловушки цепь замкнута (рис. 1, В). Это замкнутое состояние цепи каждой ловушки фиксирует программа микроконтроллера. После включения питания происходит опрос состояния каждой ловушки с целью выявления плохих контактов между зажимами «крокодил» и деталями ловушек. Результат записывается на карту памяти (microSD).

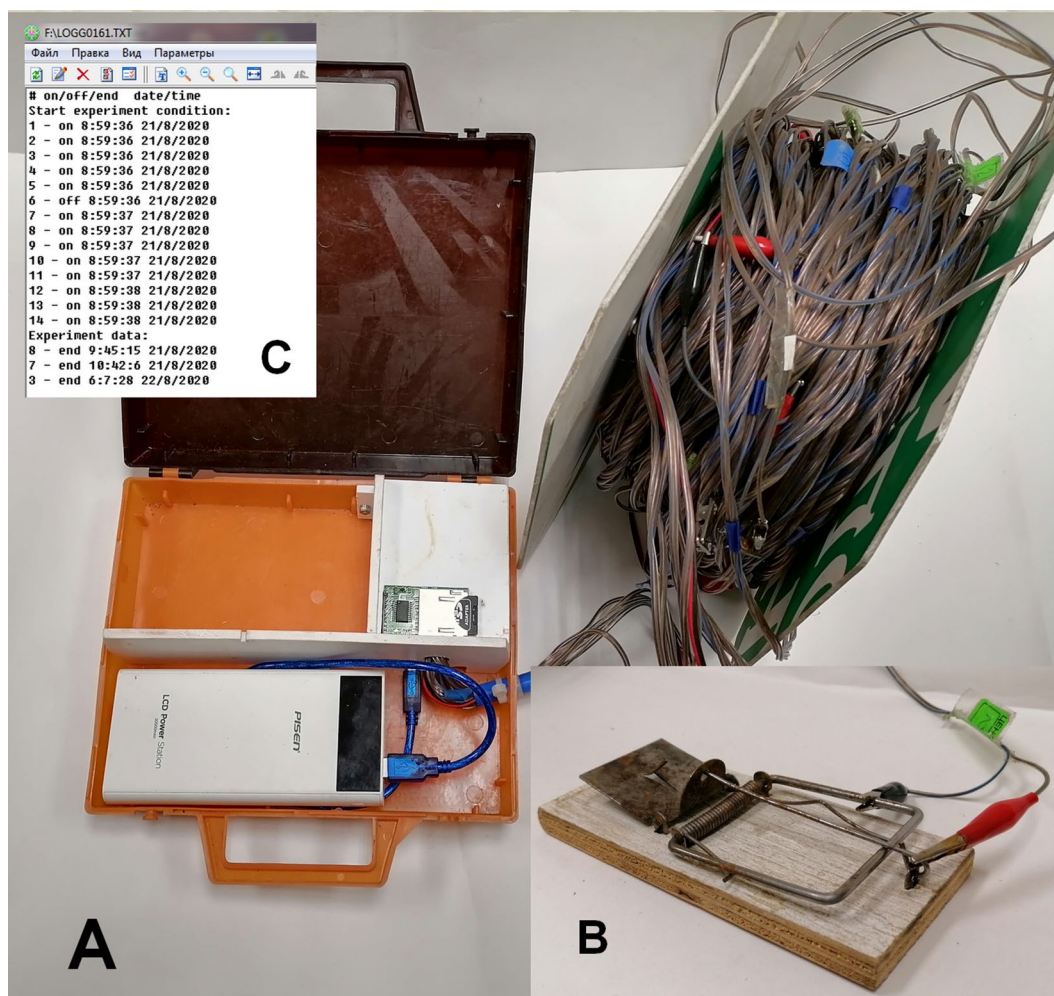


Рис. 1. Устройство для отлова мелких млекопитающих с регистрацией времени срабатывания ловушки:

А – общий вид: основной блок (с микроконтроллером и аккумулятором) и катушка проводов; В – настроенная ловушка (цепь замкнута); С – файл с информацией: **Start** experiment condition (состояние каждой ловушки на время начала работ): **on** – ловушка исправна, есть контакт и **off** – нет контакта (например, повреждение провода); **Experiment data: end** – время срабатывания конкретной ловушки

Fig. 1. Small mammal trap line with capture time logging:

A – general view: main unit (microcontroller and battery) and wire coil; B – wary trap (circuit closed); C – information file: status of each trap at time of **Start** ('on' – trap is OK, and 'off' – no contact), **Experiment data** – time of trap actuation (**end**)

Далее программа отслеживает состояние каждой ловушки. При срабатывании ловушки происходит размыкание цепи, что фиксируется микроконтроллером и сохраняется на карту памяти с указанием номера ловушки и временем ее срабатывания (рис. 1, С). Код написан на языке C++ в среде Atmel Studio. Программа позволяет фиксировать только время срабатывания ловушки; не предусмотрены никакие приемы анализа и ликвидации аварийных ситуаций.

Использование в полевых условиях

Работы проводили в районе Гомсельского научного стационара ИБ КарНЦ РАН (среднета-

ежная подзона Карелии) в течение нескольких полевых сезонов. При установке линии в выбранном биотопе каждая пара соединительных проводов нумеровалась в соответствии с номером ловушки (линия состояла из 14 ловушек). Ловушки Геро устанавливали последовательно в линию на расстоянии 3–5 м друг от друга. К каждой ловушке с помощью зажимов «крокодил» подключали два провода (к рамке и сторожку), связывающие ее с микроконтроллером. Закрепляли приманку и настораживали ловушку. Далее включали питание контроллера.

Проверка линии осуществлялась 1 раз в день (обычно в период с 8.00 до 9.00). В начале проверки отключается питание контроллера, затем

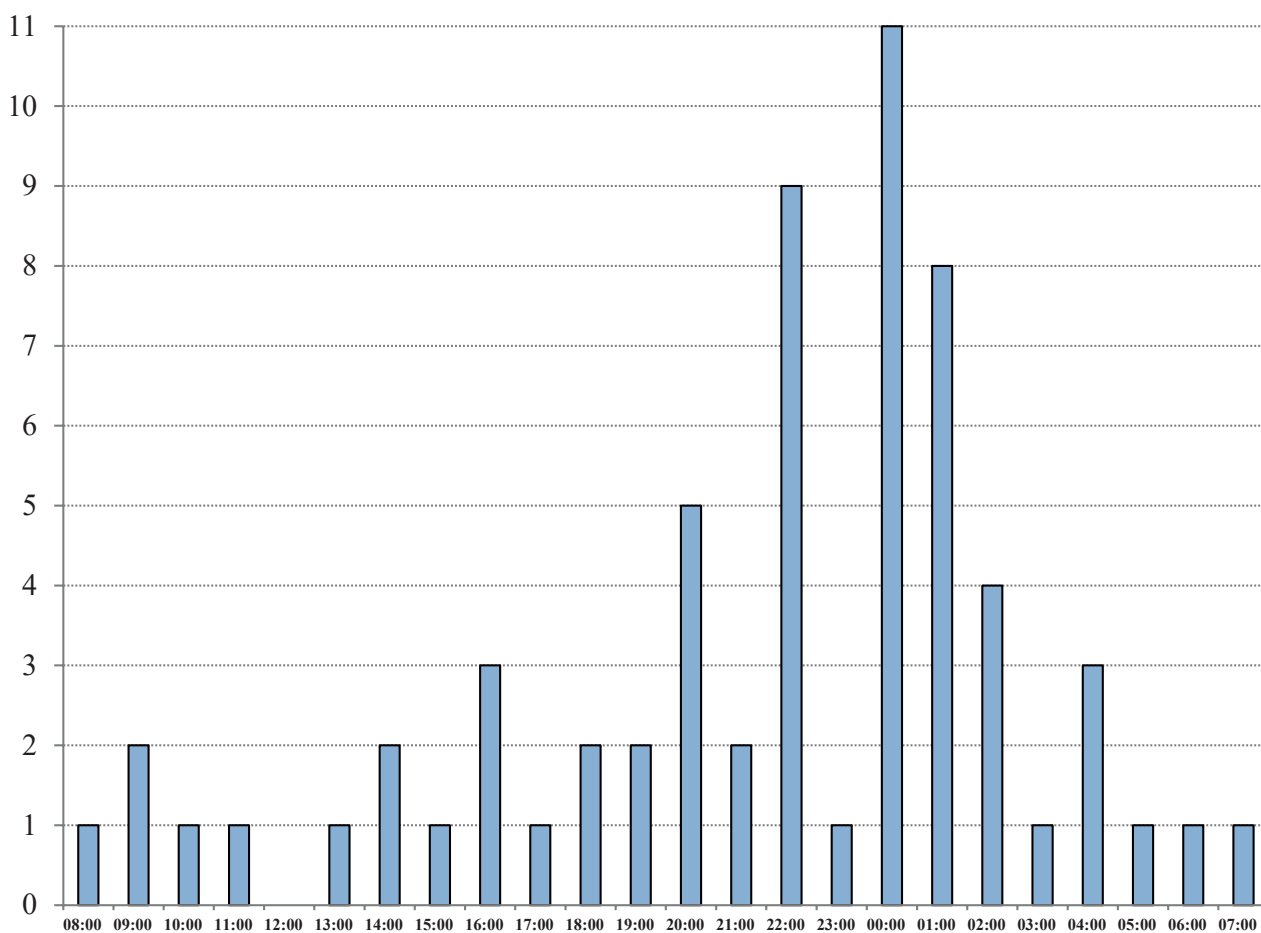


Рис. 2. Частота отлова мелких млекопитающих в течение суток (данные нескольких учетов)

Fig. 2. Frequencies of small mammal captures at different times of the day (data from several studies)

проверяется линия ловушек, снимаются добытые животные (при этом необходимо отмечать номер ловушки), заряжаются сработанные ловушки и снова включается питание контроллера. При использовании аккумуляторной батареи емкостью 20 тыс. mAh продолжительность автономной работы линии составляла 4 суток. По окончании работы данные с SD карты микроконтроллера переносили на компьютер.

Полученные результаты позволяют описать суточную активность мелких млекопитающих (рис. 2) и оценить потери (недоучеты) эктопаразитов в связи с продолжительностью пребывания погибшего животного в ловушке.

Основные проблемы при использовании

Как правило, для отлова мелких млекопитающих используют линии из 25 или 50 ловушек. Собранное устройство состояло только из 14 ловушек (сделано для облегчения конструкции), поэтому снижается вероятность поимки животного и, соответственно, удлиняется время накопления данных для репрезентативного анализа.

Технические проблемы были связаны только с периодическим «обрывом» цепи. При изготовлении устройства использован медный многожильный «звуковой» провод, а места крепления провода к «крокодилу» и сам «крокодил» были закрыты пластиковым футляром (рис. 1, В). При длительном нахождении во внешних условиях под пластиком скапливается влага, которая после работы плохо испаряется даже в помещении. В результате происходит окисление тонких медных жил и нарушение контакта. Для минимизации этого эффекта следует перейти на провод другой марки и не использовать какие-либо футляры в местах крепления проводов.

Возможное усовершенствование конструкции

Главные достоинства данной модели заключаются в простоте схемы и малой стоимости изготовления. Вместе с тем имеется необходимость увеличения количества ловушек до 25, что в свою очередь приведет к увеличению суммарной длины проводов (и, как следст-

вие, веса конструкции) и к неудобствам работы в лесу. Есть два пути решения этой задачи. Первый – использование последовательной передачи данных по одному кабелю между ловушками, однако в этом случае обрыв провода в одном месте приведет к отключению всей линии после обрыва. Второй основан на применении беспроводных технологий, когда каждая ловушка с подключенным к ней отдельным модулем связана с общей точкой доступа (сервером), где происходит запись номера ловушки, даты и времени срабатывания. Появляется возможность передавать на сервер и данные об окружающей среде (температуре, относительной влажности, освещенности). Можно установить удаленное управление, организовав выход в Интернет (каждый модуль имеет IP-адрес). Данная оптимизация существенно повысит стоимость устройства, но сделает его более мобильным и универсальным для решения большего круга задач.

Авторы выражают благодарность Е. П. Иешко (ИБ КарНЦ, Петрозаводск) за творческое участие и содействие в проведении исследований.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0218-2019-0075).

References

Karaseva E. V., Telitsyna A. Yu. Metody izucheniya gryzunov v polevykh usloviyakh: Uchety chislennosti i mecheniya [The methods for studying rodents in the wild nature: Counting and tagging]. Moscow: Nauka, 1996. 227 p.

Sheftel' B. I. Metody ucheta chislennosti melkikh mlekopitayushchikh [Methods for estimating the abundance of small mammals]. *Russ. J. Ecosystem Ecol.* 2018. Vol. 3, no. 3. doi: 10.21685/2500-0578-2018-3-4

Yakovlev V. V., Bugmyrin S. V., Bespyatova L. A. Ustroistvo dlya otlova melkikh mlekopitayushchikh [A device for capturing small mammals]. Patent No. RU 195297 U1, 22.01.2020. URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=42449207> (accessed: 12.01.2021)

Barry R. E., Fressola A. A., Bruseo J. A. Determining the time of capture for small mammals. *J. Mammal.* 1989. Vol. 70, no. 3. P. 660–662. doi: 10.2307/1383110

Литература

Карасева Е. В., Телицына А. В. Методы изучения грызунов в полевых условиях: Учеты численности и мечения. М.: Наука, 1996. 227 с.

Шефтель Б. И. Методы учета численности мелких млекопитающих // *Russian Journal of Ecosystem Ecology.* 2018. Т. 3, № 3. doi: 10.21685/2500-0578-2018-3-4

Яковлев В. В., Бугмырин С. В., Беспятова Л. А. Устройство для отлова мелких млекопитающих // Патент на полезную модель RU 195297 U1, 22.01.2020. Заявка № 2019116444 от 28.05.2019. URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=42449207> (дата обращения: 12.01.2021).

Barry R. E., Fressola A. A., Bruseo J. A. Determining the time of capture for small mammals // *J. Mammal.* 1989. Vol. 70, no. 3. P. 660–662. doi: 10.2307/1383110

Ferreira M., Vieira M. An efficient timing device to record activity patterns of small mammals in the field // *Mammalia.* 2014. Vol. 80, no. 1. P. 117–119. doi: 10.1515/mammalia-2014-0131

Fox B. J. A method for determining capture time of small mammals // *J. Wildl. Manag.* 1978. Vol. 42, no. 3. P. 672–676. doi: 10.2307/3800842

Jenness C. A., Ward G. D. A versatile timer for field studies in animal ecology // *J. Wildl. Manag.* 1985. Vol. 49, no. 4. P. 1025–1028. doi: 10.2307/3801389

Withers P. C., Achleitner K. A simple, low-cost timing device for mammal traps // *J. Mammal.* 1980. Vol. 61, no. 1. P. 153–155. doi: 10.2307/1379978

Поступила в редакцию 27.01.2021

Ferreira M., Vieira M. An efficient timing device to record activity patterns of small mammals in the field. *Mammalia.* 2014. Vol. 80, no. 1. P. 117–119. doi: 10.1515/mammalia-2014-0131

Fox B. J. A method for determining capture time of small mammals. *J. Wildl. Manag.* 1978. Vol. 42, no. 3. P. 672–676. doi: 10.2307/3800842

Jenness C. A., Ward G. D. A versatile timer for field studies in animal ecology. *J. Wildl. Manag.* 1985. Vol. 49, no. 4. P. 1025–1028. doi: 10.2307/3801389

Withers P. C., Achleitner K. A simple, low-cost timing device for mammal traps. *J. Mammal.* 1980. Vol. 61, no. 1. P. 153–155. doi: 10.2307/1379978

Received January 27, 2021

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Бугмырин Сергей Владимирович

заведующий лаб. паразитологии животных и растений,
к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: sbugmyr@mail.ru

Яковлев Владимир Викторович

главный инженер-программист
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: velvol@mail.ru

Беспятова Любовь Алексеевна

старший научный сотрудник лаб. паразитологии животных
и растений, к. б. н., доц.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: gamasina@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Bugmyrin, Sergey

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: sbugmyr@mail.ru

Yakovlev, Vladimir

Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: velvol@mail.ru

Bespyatova, Lyubov

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: gamasina@mail.ru

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 574.5:591.524.11 (282.247.118)

ЗООБЕНТОС ЗАПОЛЯРНОЙ РЕКИ СУЛЫ (СЕВЕРНЫЙ ТИМАН, МАЛОЗЕМЕЛЬСКАЯ ТУНДРА)

О. А. Лоскутова

Институт биологии Коми научного центра УрО РАН, Сыктывкар, Россия

Впервые исследован зообентос верхней р. Сула, расположенной за Северным полярным кругом. Вода в период исследований (июль 2016 г.) прогревалась в русле до 18–23 °С, в ручьях составляла лишь 3–5 °С. Зообентос верхней реки богат количественно, но биомасса его невелика: средняя численность составила 30,3 тыс. экз./м², биомасса – 2,7 г/м². На перекатах зарегистрирована наибольшая численность и биомасса зообентоса (до 66,1 тыс. экз./м² и 6 г/м²) при доминировании хирономид и мошек. На плесах количественное развитие зообентоса было гораздо ниже – 5 тыс. экз./м² и 0,3 г/м², здесь в составе донных сообществ помимо двукрылых отмечена большая доля пиявок и малощетинковых червей. В прибрежье обитает 25 групп гидробионтов при доминировании по численности личинок хирономид (40,3 %) и остракод (20,7 %), по биомассе – личинок поденок (44,9 %). На более глубоких участках русла бентос был беднее, многочисленными были те же группы, что и в прибрежье, в биомассе доминировали олигохеты (57,9 %). Зообентос ручьев отличался от русла реки большей численностью амфипод, количественное развитие его было близко к речному. В верховьях р. Сула и ее притоках в составе донной фауны обнаружено 28 крупных таксонов гидробионтов. Зообентос курий дополнил фауну реки тремя группами: вислокрылками (Megaloptera), клопами (Heteroptera) и губками (Porifera). В фауне преобладали древние отряды насекомых: поденки, веснянки, ручейники, жуки. Кроме двукрылых (10 семейств) здесь зарегистрировано 52 вида насекомых: 11 видов поденок, 10 – веснянок, 19 – ручейников, 12 видов жуков. Приведен список их видового состава. Исследования дополнили фауну амфибиотических и водных насекомых рек Северного Тимана. Подчеркнута необходимость охраны водосбора этого девственного участка Малоземельской тундры.

Ключевые слова: Арктика; тундра; водотоки; донные сообщества; амфибиотические насекомые.

O. A. Loskutova. ZOOBENTHOS OF THE ARCTIC RIVER SULA (NORTHERN TIMAN, MALOZEMELSKAYA TUNDRA)

Zoobenthos in the upper course of the Sula River, north of the Arctic Circle, was studied for the first time. During the study period (July 2016), the water was warmed up

to 18–23 °C in the main river channel and only to 3–5 °C in creeks. Zoobenthos in the upper reaches of the river has high numbers but low biomass. Its average abundance was 30.3 thousand individuals per m², and biomass was 2.7 g/m². The highest zoobenthos abundance and biomass (up to 66.1 thousand individuals per m², and biomass – 6 g/m², respectively) were found in riffles, where chironomids and black flies dominated. Zoobenthos quantities in pools were much lower – 5 thousand individuals per m² and 0.3 g/m². In addition to dipterans, pool communities contained large proportions of leeches and oligochaetes. Zones along river banks were inhabited by 25 groups of organisms, with chironomids (40.3 %) and ostracods (20.7 %) dominating in abundance, and Ephemeroptera larvae (44.9 %) in biomass. In deeper parts of the river channel, benthos was poorer; the same groups were numerous as near the banks, and oligochaetes dominated in biomass (57.9 %). Zoobenthos in brooks differed from the main channel in having a greater abundance of amphipods, but its quantities were close to those in the river. We found 28 large taxa of zoobenthos in the upper reaches of the Sula River and its tributaries. In the oxbow, we found three more groups: Megaloptera, Heteroptera and Porifera. In general, zoobenthos was dominated by ancient insect orders: mayflies, stoneflies, caddis flies, and beetles. In addition to dipterans (10 families), 52 species of insects were recorded: 11 species of mayflies, 10 stoneflies, 19 caddis flies, and 12 beetles. This species list is provided in the article. Our research supplemented the fauna of amphibiotic and aquatic insects of Northern Timan rivers, and emphasized the need to protect the catchment area of this pristine Malozemel'skaya tundra region.

Key words: the Arctic; tundra; watercourses; benthic communities; amphibiotic insects.

Введение

Поверхностные воды и их биота занимают важнейшее место среди природных ресурсов Арктики. Однако водосборы арктических водных экосистем подвергаются все более возрастающему воздействию изменения климата и хозяйственной деятельности. Особенно это актуально для водосбора нижнего течения р. Печора – крупнейшей реки Европейского Севера. Несмотря на довольно длительное изучение уральских и тиманских притоков Печоры, арктические водные экосистемы реки исследованы слабо. Изучение и сохранение биоразнообразия этих рек необходимо для прогноза и оценки последствий глобальных природных и техногенных изменений в Арктике.

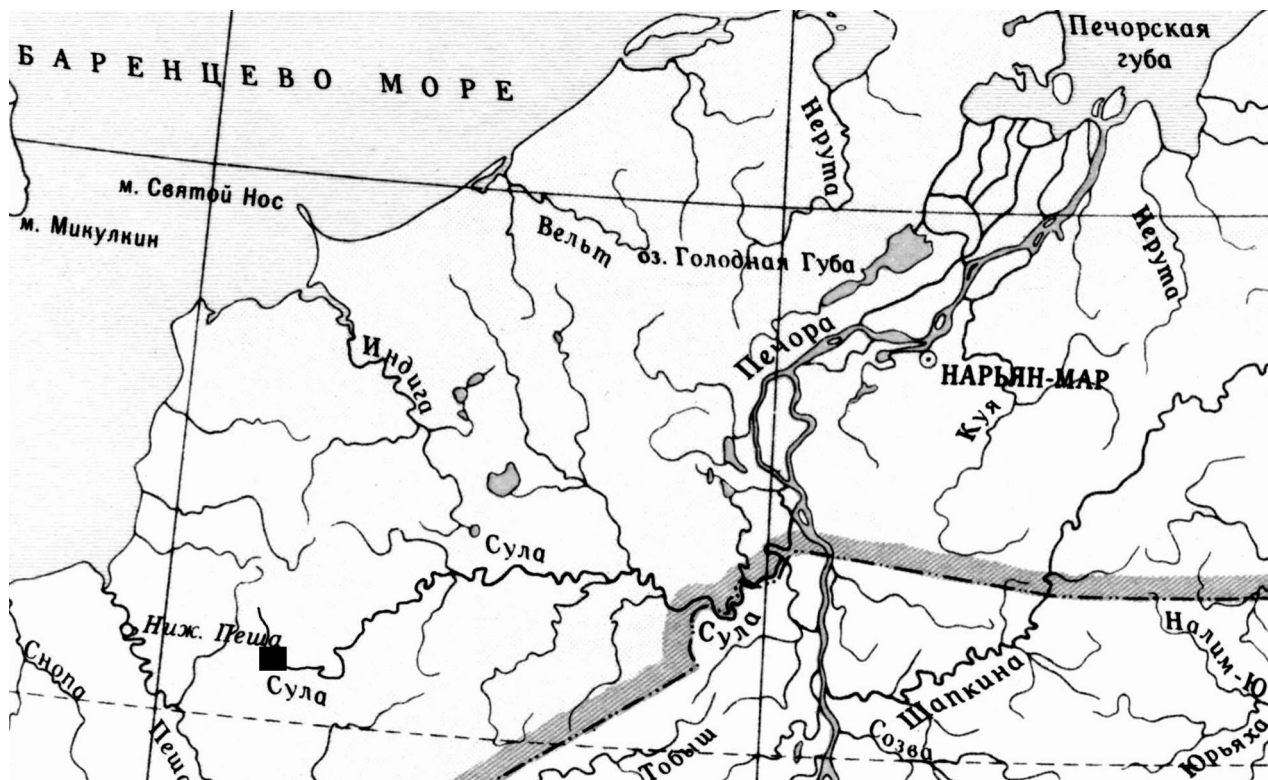
Одним из тиманских притоков нижнего течения р. Печора является р. Сула. Тиманский кряж представляет собой сглаженный хребет длиной 950 км с отдельными невысокими грядами, расположенный на северо-востоке Восточно-Европейской равнины. Кряж тянется от Чешской губы Ледовитого океана до истоков р. Вычегды в предгорьях Урала. Северный Тиман представляет собой пологую возвышенность, состоящую из четырех гряд, высота которых достигает 303 м. С восточных склонов северной части Тиманского хребта стекает река Сула, берущая начало из Сульского озера. Сула прорезает Тиманский кряж и течет с запада на восток до р. Печора, впадая на 41 км от ее устья в протоку Борщевый Шар (рис.).

Длина реки составляет 353 км, площадь водосбора 10 400 км². В р. Сула впадает 181 приток длиной менее 10 км, общая их длина 501 км [Ресурсы..., 1972]. Северная часть Тимана находится в зоне тундры и лесотундры. По древней долине Сулы тайга проникает далеко на север, образуя уникальный таежный оазис в тундре. Берега реки поросли невысокими березами и елями, вдоль берегов часто наблюдаются непроходимые заросли низкорослых кустарников. В верховьях реки водная поверхность покрыта сплошным «ковром» нарциссов. Ширина реки колеблется от 5 до 10 метров, глубина – до двух метров. Более широкие плесы чередуются с узкими стремительными струями. Грунты на быстрых перекатах валунно-галечные, на плесах – песчаные с наносами детрита. Донные отложения часто покрыты нитчатыми или сине-зелеными водорослями. Верховья р. Сула – малонаселенный труднодоступный район, ранее гидробиологами и энтомологами не исследованный. Этим обстоятельством был обусловлен выбор данного района Малоземельской тундры.

Цель наших исследований – изучить таксономический состав и структуру зообентоса арктической реки, определить его количественное развитие, охарактеризовать фауну амфибиотических насекомых.

Материалы и методы

Исследования зообентоса проведены в верховьях реки 7–23 июля 2016 г. (66°42'29" с. ш.



Географическое положение района исследований. Черный квадрат – место проведения работ
 Geographical location of the research area. Black square – work area

49°02'52" в. д.) при необычайно жаркой погоде. Температура воздуха в период работ составляла 22–30 °С, вода прогревалась от 18 до 23 °С. Лишь в небольших ручейках, сочившихся с береговых склонов, температура воды была около 3–5 градусов. Отбор и камеральную обработку проб зообентоса проводили по стандартным методикам, принятым в Институте биологии Коми НЦ УрО РАН [Шубина, 2006]. При отборе проб с поверхности грунта использовали гидробиологический скребок с мешком из мельничного газа с ячейей 0,16 мм, площадь отбора составляла 30×30 см². Одновременно со сбором бентоса осуществляли замер глубин, температуры воды, скорости течения, отмечали характер грунта, наличие обрастаний и водной растительности. Для уточнения видовой принадлежности насекомых производили лов имаго ловушкой Малеза. Для определения фауны беспозвоночных использовали определители [Жильцова, 1964; Жильцова, Тесленко, 1997; Ключе, 1997; Определитель..., 2001; Чертопруд, Чертопруд, 2011].

Всего отобрано и обработано 34 пробы зообентоса, из них на перекатах – 11 проб (7 в прибрежье, 4 на стрежне); на плесах – 13 (10 в прибрежье, 3 на стрежне); в ручьях – 6 проб, в курыях – 4 пробы. Помимо этого проводились

качественные сборы фауны в зарослях водных растений и ежедневно в период исследований проверялась ловушка Малеза.

Количественный химический анализ проб воды выполнен в экоаналитической лаборатории ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (аттестат аккредитации № РОСС RU.0001.511257) по аттестованным методикам измерений.

Результаты

Гидрохимия. Воды верховьев р. Сула низкоминерализованные, слабощелочные, с незначительным содержанием органического вещества (табл. 1). По химическому составу воды относятся к гидрокарбонатному классу и кальциевой группе.

Таксономический состав и количественное развитие зообентоса. В верховьях р. Сула и ее притоках в составе донной фауны обнаружено 28 крупных таксонов гидробионтов. Зообентос богат количественно, но биомасса его невелика (табл. 2). На перекатах численность варьировала от 17,9 до 66,1 тыс./м², биомасса – 3,9–6,0 г/м². Наряду с личинками хирономид значительную долю в численности на перекатах составляли личинки и куколки мошек, а по биомассе мошки всюду входили

Таблица 1. Некоторые химические показатели воды р. Сула

Table 1. Some chemical indices of the Sula River water

Показатель Index	Единицы измерения Unit of measurement	Значение Value	Показатель Index	Единицы измерения Unit of measurement	Значение Value
pH		7,61	SO ₄ ²⁻	мг/дм ³ mg/dm ³	2,9
Электропроводность Electrical conductivity	мкСм/см μS/cm	112	Cl ⁻	«	2,0
Цветность Colour	градусы degree	41	PO ₄ ³⁻	«	<0,050
ХПК	мг/дм ³ mg/dm ³	12	Si	«	0,58
ПО	«	4,1	Ca	«	15,9
N-NH ₄ ⁺	«	<0,020	Mg	«	4,8
N-NO ₃ ⁻	«	<0,010	K	«	0,22

Примечание. ХПК – химическое потребление кислорода, ПО – перманганатная окисляемость.

Note. ХПК – chemical oxygen demand, ПО – permanganate oxidizability.

в состав доминантов, составляя более 70 % от общей биомассы. На узких участках русла в струях воды с быстрой скоростью течения численность бентоса была 24,6 тыс. экз./м², биомасса – 1,3 г/м². Наиболее многочисленны здесь личинки хирономид, поденок и веснянок. Эти же группы, а также личинки ручейников составляли более 20 % общей биомассы бентоса каждая.

На плесах количественные показатели зообентоса были гораздо ниже, чем на перекатах, – 5 тыс. экз./м² и 0,3 г/м². Здесь выявлена значительно более высокая доля олигохет, в биомассе доминировали зарослевые крупные формы поденок, составляя 71 %, менее значительна доля хирономид (13,1 %) и пиявок (8,4 %).

В прибрежье реки (глубина 0,3–0,7 м) донное население было количественно богаче и разнообразнее более глубоких (около 2 м) участков русла. В прибрежье обитает 25 групп гидробионтов при доминировании по численности личинок хирономид (40,3 %) и остракод (20,7 %), по биомассе – личинок поденок (44,9 %). Численность и биомасса зообентоса составляли здесь 36,2 тыс. экз./м² и 4,0 г/м², на глубине – 19,8 тыс. экз./м² и 2 г/м². На глубоких участках русла многочисленными были те же группы, что и в прибрежье, в биомассе доминировали олигохеты (57,9 %).

Зообентос устьевых участков ручьев отличался от зообентоса реки наличием вислоккрылок и большей численностью амфипод, количественное развитие было близко к речному – 28,1 тыс. экз./м² и 2,0 г/м². Массовое развитие в ручьях получили хирономиды, по биомассе

ведущая роль принадлежит, помимо хирономид, личинкам ручейников.

Зообентос двух курий, расположенных на расстоянии 500 м друг от друга, дополнил фауну русла вислоккрылками (Megaloptera), клопами (Heteroptera) и губками (Porifera). Высокую численность зообентоса (44,0 тыс. экз./м²) обеспечивали низшие ракообразные (ветвистоусые, веслоногие и ракушковые раки) и хирономиды. В биомассе (3,8 г/м²) велика роль пиявок, малощетинковых червей, ветвистоусых раков и хирономид.

Фауна амфибиотических насекомых.

В фауне преобладают древние отряды насекомых: поденки, веснянки, ручейники, жуки. Кроме двукрылых, представленных 10 семействами, здесь зарегистрировано 52 вида насекомых: 11 видов поденок, 10 – веснянок, 19 – ручейников, 12 видов жуков (табл. 3).

Среди поденок количественно преобладали зарослевые формы – *Siphonurus alternatus* и *S. lacustris*, *Metretopus borealis*, а также реофил *Ecdyonurus joernensis*. Наблюдался вылет этих видов насекомых, а также *Parameletus chelifera*, *Leptophlebia* sp., масса самцов и самок *Baetis* sp. Доля поденок в общей численности бентоса была невелика, но они составляли значительную долю в биомассе, особенно в русле реки (табл. 4).

Веснянки представлены в бентосе русла реки преимущественно молодыми личинками из родов *Taeniopteryx*, *Capnia* и *Leuctra*. Сборы имаго выявили наличие еще семи видов, из которых наиболее многочисленными были *Nemoura arctica*, *Diura nanseni*, *Nemurella pictetii* и *Leuctra hippopus*. Менее разнообразной была

Таблица 2. Зообентос русла р. Сула (7–19.07.2016 г.)

Table 2. Zoobenthos of the Sula River (7–19.07.2016)

Таксон Taxon	Средняя численность Average abundance		Средняя биомасса Average biomass	
	экз./м ² ind./m ²	%	мг/м ² mg/m ²	%
Hydrozoa	158,3	0,5	1,3	<0,1
Nematoda	586,1	1,9	0,6	<0,1
Oligochaeta	1064,6	3,5	123,7	4,6
Hirudinea	6,0	<0,1	88,5	3,3
Mollusca	101,1	0,3	59,7	2,2
Cladocera	2734,9	9,0	12,8	0,5
Ostracoda	3320,9	11,0	24,8	0,9
Harpacticoida	1015,7	3,4	7,1	0,3
Др. Copepoda	1087,4	3,6	7,4	0,3
Amphipoda	10,0	<0,1	34,7	1,3
Hydracarina	358,9	1,2	7,6	0,3
Tardigrada	186,1	0,6	0,2	<0,1
Collembola	33,3	0,1	0,3	<0,1
Ephemeroptera, lv.	1517,1	5,0	840,9	31,5
Plecoptera, lv.	1483,9	4,9	88,6	3,3
Megaloptera, lv.	0,5	<0,1	44,1	1,6
Coleoptera, lv.	580,8	1,9	36,1	1,4
Coleoptera, im.	14,6	<0,1	38,4	1,4
Trichoptera, lv.	299,9	1,0	398,7	14,9
Trichoptera, pp.	0,5	<0,1	5,8	0,2
Simuliidae, lv.	811,3	2,7	278,8	10,4
Simuliidae, pp.	2,7	<0,1	0,3	<0,1
Chironomidae, lv.	14630,1	48,3	400,9	15,0
Chironomidae, pp.	113,3	0,4	4,1	0,2
Ceratopogonidae, lv.	42,4	0,1	2,0	0,1
Empididae, lv.	94,0	0,3	6,4	0,2
Limoniidae, lv.	11,2	<0,1	102,3	3,8
Stratiomyidae, lv.	3,2	<0,1	0,2	<0,1
Tipulidae, lv.	1,1	<0,1	54,9	2,1
Psychodidae, lv.	0,5	<0,1	<0,1	<0,1
Diptera n/det., lv.	4,6	<0,1	0,3	<0,1
	30275,0 ± 6330,8	100,0	2671,4 ± 0,7	100,0

Примечание. (±) – стандартная ошибка.

Note. (±) – standard error.

фауна веснянок в ручьях, в курьях обнаружены лишь очень мелкие личинки *Netoura* (табл. 3).

В бассейне р. Сула выявлено 19 видов и форм (надвидовых таксонов) ручейников (табл. 3). Наиболее представлены в русле реки и ручьях семейства *Limnephilidae* и *Leptoceridae*. Личинки и куколки ручейников составляли незначительную долю в общей численности зообентоса русла реки и ее притоков, однако играли заметную роль в биомассе (табл. 4). Для тиманских рек бассейна Цильмы В. Н. Шубина [2012] указывает значительно более высокую численность (1,7–7,6 тыс. экз./м²) и биомассу

(0,2–5,5 г/м²) ручейников. По нашим данным, особенно велика доля ручейников в биомассе бентоса ручьев бассейна р. Сула. Количественное развитие ручейников на перекатах было значительно выше такового на плесах. На перекатах численность и биомасса личинок составили $0,9 \pm 0,3$ тыс. экз./м² и $1,5 \pm 0,6$ г/м², на плесах – $0,04 \pm 0,01$ тыс. экз./м² и $0,009 \pm 0,003$ г/м². Наиболее многочисленными на перекатах были *Arctopsyche ladogensis* (45 % всех ручейников), *Ceraclea annulicornis* (15 %), *Hydroptila* sp. (10 %); на плесах – *Apatania crymophila*, *C. annulicornis*. Наибольшие численность и био-

Таблица 3. Фауна насекомых верхнего течения р. Сула

Table 3. Insect fauna of the upper reaches of the Sula River

Семейство, вид Family, species	Русло реки River bed	Ручьи Streams	Курьи Oxbows
Ephemeroptera			
Сем. Siphonuridae			
<i>Siphonurus alternatus</i> Say, 1824	♂♂, lv.	–	–
<i>S. lacustris</i> Eaton, 1870	♂♂	lv.	lv.
<i>Parameletus chelifera</i> Bengtsson, 1908	♂	–	–
Сем. Baetidae			
<i>Baetis</i> sp.	♂♀, lv.	lv.	–
Сем. Ametropodidae			
<i>Metretopus borealis</i> (Eaton, 1871)	lv.	–	–
Сем. Heptageniidae			
<i>Ecdyonurus (Afghanurus) joernensis</i> (Bengtsson, 1909)	♂, lv.	–	–
<i>Heptagenia sulphurea</i> Müller, 1912	lv.	–	–
Сем. Leptophlebiidae			
<i>Habrophlebia lauta</i> Eaton, 1884	lv.	lv.	–
<i>Leptophlebia</i> sp.	♀♀, lv.	–	–
Сем. Caenidae			
<i>Caenis horaria</i> (Linnaeus, 1758)	lv.	–	lv.
Сем. Ephemerellidae			
<i>Ephemerella (Serratella) ignita</i> (Poda, 1761)	lv.	–	–
<i>Ephemerella</i> juv.	–	lv.	–
Plecoptera			
Сем. Perlodidae			
<i>Arcynopteryx compacta</i> (McLachlan, 1872)	lv.	lv.	–
<i>Diura nanseni</i> (Kempny, 1900)	♀♀	–	–
<i>Diura</i> juv.	–	lv.	–
Сем. Taeniopterygidae			
<i>Taeniopteryx nebulosa</i> (Linnaeus, 1758)	lv.	lv.	–
Сем. Nemouridae			
<i>Amphinemura</i> sp.	–	lv.	–
<i>Nemoura avicularis</i> Morton, 1894	♀♀	–	–
<i>N. arctica</i> Esben-Petersen, 1910	♀♀♂♂	–	–
<i>N. sahlbergi</i> Morton, 1896	♀♀	–	–
<i>Nemoura</i> juv.	–	lv.	lv.
<i>Nemurella pictetii</i> Klapalek, 1900	♂	–	–
Сем. Capniidae			
<i>Capnia pygmaea</i> (Zetterstedt, 1840)	♀	–	–
<i>Capnia</i> juv.	–	lv.	–
Сем. Leuctridae			
<i>Leuctra hippopus</i> Kempny, 1899	♂♂	–	–
<i>Leuctra</i> sp.	–	lv.	–
Trichoptera			
Сем. Limnephilidae			
<i>Anabolia laevis</i> (Zetterstedt, 1840)	lv.	–	–
<i>Annitella obscurata</i> (McLachlan, 1876)	lv.	lv.	–
<i>Chaetopterygopsis maclachlani</i> Stein, 1874	lv.	lv.	–
<i>Limnephilus flavicornis</i> (Fabricius, 1787)	lv.	–	lv.
<i>L. nigriceps</i> (Zetterstedt, 1810)	–	–	lv.
<i>Halesus tessellatus</i> (Rambur, 1842)	lv.	–	–
Limnephilidae, juv.	–	–	lv.

Окончание табл. 3

Table 3 (continued)

Семейство, вид Family, species	Русло реки River bed	Ручьи Streams	Курьи Oxbows
Сем. Polycentropodidae			
<i>Polycentropus flavomaculatus</i> (Pictet, 1834)	lv.	lv.	–
Сем. Apataniidae			
<i>Apatania crymophila</i> McLachlan, 1880	lv.	–	–
Сем. Rhyacophilidae			
<i>Rhyacophila nubila</i> Zetterstedt, 1840	lv.	–	–
Сем. Hydroptiliidae			
<i>Oxyethira</i> juv.	lv.	–	–
<i>Hydroptila</i> juv.	lv.	lv.	lv.
Сем. Arctopsychidae			
<i>Arctopsyche ladogensis</i> (Kolenati, 1859)	lv.	–	–
Сем. Phryganeidae			
<i>Agrypnia</i> sp.	–	–	lv.
Сем. Brachycentridae			
<i>Micrasema</i> juv.	lv.	–	–
Сем. Lepidostomatidae			
<i>Lepidostoma hirtum</i> (Fabricius, 1775)	lv.	–	–
Сем. Leptoceridae			
<i>Athripsodes</i> sp.	lv.	–	–
<i>Ceraclea annulicornis</i> (Stephens, 1836)	lv.	lv.	–
<i>C. nigronervosa</i> (Retzius, 1783)	–	–	lv.
Coleoptera			
Сем. Elmidae			
<i>Elmis aenea</i> (Müller, 1806)	♂♀, lv.	–	–
<i>Limnius volckmari</i> (Panzer, 1793)	lv.	–	lv.
<i>Oulimnius tuberculatus</i> (Müller, 1776)	♂♂♀♀, lv.	♂♂♀♀, lv.	♂♀, lv.
Сем. Dytiscidae			
<i>Agabus uliginosus</i> (Linnaeus, 1761)	–	–	lv.
<i>Agabus</i> sp.	–	–	lv.
<i>Hydaticus</i> sp.	–	–	lv.
<i>Hydroporus</i> sp.	♂	–	–
<i>Ilybius aenescens</i> Thomson, 1870	♂	–	–
<i>I. angustior</i> (Gyllenhal, 1808)	♂	–	–
<i>I. fuliginosus</i> (Fabricius, 1792)	♂♀	–	–
<i>Oreodytes septentrionalis</i> (Gyllenhal, 1826)	lv.	–	lv.
<i>Oreodytes</i> sp.	lv.	–	–
<i>Platambus maculatus</i> (Linnaeus, 1758)	♂♂♀	–	–
Сем. Haliplidae			
<i>Haliphus</i> sp.	–	–	lv.

Примечание. ♂♀ – самцы и самки имаго, lv. – личинки.

Note. ♂♀ – adult male and female, lv. – larvae.

масса ручейников зарегистрированы в русле реки на валунах с водорослевыми обрастаниями – 2,6 тыс. экз./м² и 3,3 г/м², а наименьшие – 0,01 тыс. экз./м² и 0,002 г/м² – на галечном грунте без обрастаний. В ручьях доминировали *P. flavomaculatus* и *A. obscurata*. В курьях встречены единично личинки сем. Limnephilidae: *L. flavicornis* и *L. nigriceps*. В губке из ку-

рьи обнаружен ручейник *Ceraclea nigronervosa*. Этот ручейник является фито- и детритофагом, обитает в пресноводных губках, предпочитает чистые реки, домик его в значительной части секреторный.

Из жуков в русле р. Сула массовыми были личинки и имаго *Oulimnius tuberculatus*, в ручьях и курьях его численность была гораздо мень-

ше. Несколько реже встречались *Oreodytes septentrionalis* и *Elmis aenea*. Видовой состав жуков в курьях отличался от видового состава в водотоках, здесь преобладали представители рода *Agabus* (табл. 3).

Обсуждение результатов

В период исследований средняя численность бентоса р. Сула была сопоставима с его численностью в ранее изученных тиманских реках [Шубина, 2006] – Печорской Пижме и верхнем течении р. Ижма (около 30 тыс. экз./м²). Более высокая численность бентоса выявлена лишь в р. Цильма (чуть ниже 45 тыс. экз./м²). Средняя биомасса зообентоса р. Сула (2,7 г/м²) была гораздо ниже, чем в ранее исследованных реках (7–14 г/м²). Доминантами по численности в р. Сула, как и в другой реке Северного Тимана – Цильме, являлись двукрылые (хирономиды и мошки), однако состав субдоминантов отличался. В р. Цильма помимо двукрылых преобладали клещи, поденки и веснянки. В р. Сула кроме поденок и веснянок многочисленны малощетинковые черви и жуки.

Видовой состав хирономид в настоящее время не определен. Ранее [Кузьмина и др., 2003] в тиманских реках, в основном для бассейна Северной Двины, было указано нахождение 180 видов хирономид из 76 родов, 5 подсемейств. Наиболее разнообразными были подсем. Orthocladiinae – 94 вида и Chironominae – 65 видов. Остальные подсемейства обладали гораздо более бедным видовым составом: Tanypodinae – 15, Diamesinae и Prodiamesinae – по 3 вида.

Списки ряда групп насекомых рек Тимана приведены в монографии В. Н. Шубиной [2006]. Для Тиманских рек ею указано 43 вида

поденок. Сборы на р. Сула дополнили список поденок Тимана следующими видами: *Parameletus chelififer*, *Ecdyonurus joernensis*, *Habrophlebia lauta*, *Caenis horaria* (табл. 3). Список веснянок тиманских рек ранее включал 23 вида [Лоскутова, 2006], на р. Сула выявлено нахождение еще трех видов из семейства Nemouridae: *N. arctica*, *N. sahlbergi*, *Nemurella pictetii*. К списку жуков Тимана добавлены виды *Oreodytes septentrionalis*, *Agabus uliginosus*, три вида из рода *Ilibius*, личинки р. *Hydaticus*.

Ранее для фауны зообентоса бассейна р. Цильма, расположенной южнее р. Сула, указывалось 15 видов и форм ручейников, 20 таксонов было определено из питания рыб [Шубина, 2006]. В настоящее время фауна ручейников Северного Тимана включает 35 видов и форм, к имеющемуся ранее списку В. Н. Шубиной [2012] добавлено пять видов [Лоскутова, Рафикова, 2018]. Всего в реках Тимана на сегодняшний день установлены 63 вида и формы ручейников. Выявленные на Северном Тимане виды ручейников имеют различное географическое распространение. Наибольшее значение имеют транспалеарктические (12) и европейские (6) виды. В сибирско-североевропейский комплекс видов входят *A. ladogensis*, *H. nevae*, *A. crymophila* и *Chaetopterygopsis maclachlani*. Не обнаружены ранее указанные для тиманских рек [Шубина, 2006] представители сем. Hydraenidae и Helophoridae.

Интересной особенностью реки и ее притоков является присутствие в бентосе гаммарусов *Gammarus lacustris* Sars – группы гидробионтов, крайне редко встречающихся в реках европейского Северо-Востока и ранее обнаруженных лишь на Среднем Тимане в р. Вымень (бассейн Северной Двины) [Шубина, 2006].

Таблица 4. Доля основных групп беспозвоночных в водных объектах р. Сула (%)

Table 4. Main groups of invertebrates in the water bodies of the Sula River (%)

Группы Taxon	По численности By abundance			По биомассе By biomass		
	Русло River bed	Ручьи Streams	Курьи Oxbow	Русло River bed	Ручьи Streams	Курьи Oxbow
Oligochaeta	3,5	6,3	2,5	4,6	2,6	18,5
Hirudinea	<0,1	–	<0,1	3,3	–	19,1
Amphipoda	<0,1	<0,1	–	1,3	0,1	–
Ephemeroptera	5,0	0,6	0,1	31,5	7,6	7,7
Coleoptera, lv.	1,9	0,2	0,1	1,4	0,1	2,2
Trichoptera, lv.	1,0	0,4	0,1	14,9	24,8	1,1
Chironomidae, lv.	48,3	59,5	18,4	15,0	51,2	13,7
Simuliidae, lv.	2,7	1,6	–	10,4	0,8	–
Limoniidae, lv.	<0,1	0,5	–	3,8	1,5	–

Наличие их в составе зообентоса, вероятно, связано с обильными зарослями макрофитов и водорослей в русле реки, которые служат биоплавам убежищами и пищей.

Заключение

Верхнее течение р. Сула характеризуется высокой численностью, но низкой биомассой зообентоса, что характерно для тундровых рек Севера. Таксономическая структура донных сообществ реки и придаточных водоемов богата и включает 30 групп беспозвоночных, из которых наиболее обильны и разнообразны двукрылые. Проведенные исследования дополнили наши знания о фауне амфибиотических и водных насекомых рек Северного Тимана. В настоящее время водосбор р. Сула является чистым, не затронутым антропогенным влиянием участком лесотундры. Однако в низовьях реки в поморском с. Коткино расположена база геологов, разведывающих Тиманское месторождение нефти и газа. По необорудованным переправам через реку в зимнее время автомобильным транспортом доставляются на буровые грузы и химреагенты, что чревато экологическими проблемами. Необходима охрана водосбора этого девственного участка Малоземельской тундры.

Автор благодарит Ю. С. Рафикову за помощь в определении ручейников и жуков.

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме «Распространение, систематика и пространственная организация фауны и населения животных таежных и тундровых ландшафтов и экосистем Европейского Северо-Востока России», № гр. 0414-2018-0005 (АААА-А17-117112850235-2).

References

Chertoprud M. V., Chertoprud E. S. Kratkii opredelitel' bespozvonochnykh presnykh vod tsentra Evropeiskoi Rossii [A short key to freshwater invertebrates in the centre of European Russia]. 4th ed. Moscow: KMK, 2011. 219 p.

Klyuge N. Yu. Podenki (Ephemeroptera). Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territorii [Mayflies (Ephemeroptera). A key to freshwater invertebrates in Russia and adjacent territories]. St. Petersburg: ZIN RAN, 1997. Vol. 3. P. 176–220.

Kuz'mina Ya. S., Shilova A. I., Zelentsov N. I. Fauna khironomid (Diptera, Chironomidae) rek Timanskogo kryazha [Chironomid fauna (Diptera, Chironomidae) rivers of the Timan ridge]. *Entomol. obozrenie* [Entomol. Review]. 2003. Vol. LXXXII, no. 3. P. 590–597.

Литература

Жильцова Л. А. Отряд Plesoptera – веснянки // Определитель насекомых Европейской части СССР. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 1. С. 177–201.

Жильцова Л. А., Тесленко В. А. Веснянки (Plesoptera) // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб.: ЗИН РАН, 1997. Т. 3. С. 248–264.

Клюге Н. Ю. Поденки (Ephemeroptera). Определитель пресноводных беспозвоночных России сопредельных территорий. СПб.: ЗИН РАН, 1997. Т. 3. С. 176–220.

Кузьмина Я. С., Шилова А. И., Зеленцов Н. И. Фауна хиромид (Diptera, Chironomidae) рек Тиманского кряжа // Энтомологическое обозрение. 2003. Т. LXXXII, № 3. С. 590–597.

Лоскутова О. А. Веснянки // Фауна европейского Северо-Востока России. СПб.: Наука, 2006. Т. IX. 224 с.

Лоскутова О. А., Рафикова Ю. С. Ручейники (Insecta: Trichoptera) рек северной части Тиманского кряжа // Ручейники (Trichoptera) России и сопредельных территорий: Матер. Всерос. науч. семинара (с междунар. участием), посв. 85-летию известного российского трихоптеролога И. И. Корноуховой (Владикавказ, 23–25 апреля 2018). Владикавказ: СОГУ, 2018. С. 52–59.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий / Под ред. С. Я. Цалолихина. СПб.: Наука, 2001. 836 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Северный край. Л.: Гидрометеиздат, 1972. Т. 3. 663 с.

Чертопруд М. В., Чертопруд Е. С. Краткий определитель беспозвоночных пресных вод центра Европейской России. 4-е изд. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2011. 219 с.

Шубина В. Н. Бентос лососевых рек Урала и Тимана. СПб.: Наука, 2006. 401 с.

Шубина В. Н. Ручейники (Trichoptera) водоемов Печорского бассейна. СПб.: Наука, 2012. 183 с.

Поступила в редакцию 25.12.2020

Loskutova O. A. Vesnyanki. Fauna evropeiskogo Severo-Vostoka Rossii [Stoneflies. Fauna of the European North-East of Russia]. St. Petersburg: Nauka, 2006. Vol. IX. 224 p.

Loskutova O. A., Rafikova Yu. S. Rucheiniki (Insecta: Trichoptera) rek severnoi chasti Timanskogo kryazha [Caddisflies (Insecta: Trichoptera) of rivers in the Northern part of the Timan ridge]. *Rucheiniki (Trichoptera) Rossii i sopredel'nykh territorii*: Mat. Vseros. nauch. seminar (s mezhdunarod. uch.), posvyashch. 85-letiyu izvestnogo ross. trikhopterologa I. I. Kornoukhovoi (Vladikavkaz, 23–25 apr. 2018 g.) [Caddisflies (Trichoptera) in Russia and adjacent territories: Proceed. All-Russ. sci. seminar (with int. part.) dedicated to the 85th anniv. of the famous Russian trichopterologist I. I. Kornoukhova (Vladikavkaz, April 23–25, 2018)]. Vladikavkaz: COGU, 2018. P. 52–59.

Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territorii [A key to freshwater invertebrates of Russia and adjacent lands]. Ed. S. J. Tsalolikhin. St. Petersburg: Nauka, 2001. Vol. V. 224 p.

Resursy poverkhnostnykh vod SSSR. Severnyi krai [Surface water resources of the USSR. Northern region]. Leningrad: Hydrometeoizdat, 1972. Vol. 3. 663 p.

Shubina V. N. Bentos lososevykh rek Urala i Timana [Benthos of salmon rivers of the Urals and Timan]. St. Petersburg: Nauka, 2006. 401 p.

Shubina V. N. Rucheiniki (Trichoptera) vodoemov Pechorskogo basseina [Caddisflies (Trichoptera) water bodies of the Pechora Basin]. St. Petersburg: Nauka, 2012. 183 p.

Zhil'tsova L. A. Otryad Plecoptera – vesnyanki. Opre-
delitel' nasekomykh Evropeiskoi chasti SSSR [Order
Plecoptera – stoneflies. A key to insects of the European
part of the USSR]. Moscow; Leningrad: Nauka, 1964.
Vol. 1. P. 177–201.

Zhil'tsova L. A., Teslenko V. A. Vesnyanki (Pleco-
ptera). Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh
Rossii i sopredel'nykh territorii [Stoneflies (Plecoptera).
A key to freshwater invertebrates in Russia and adja-
cent territories]. St. Petersburg: ZIN RAN, 1997. Vol. 3.
P. 248–264.

Received December 25, 2020

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Лоскутова Ольга Александровна

старший научный сотрудник отдела экологии животных,
лаб. ихтиологии и гидробиологии
Институт биологии Коми научного центра УрО РАН
ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, Россия, 167982
эл. почта: loskutova@ib.komisc.ru

CONTRIBUTOR:

Loskutova, Olga

Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Branch,
Russian Academy of Sciences
28 Kommunisticheskaya St., 167982 Syktyvkar, Russia
e-mail: loskutova@ib.komisc.ru

ИСТОРИЯ КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РАН: ЛЮДИ И СОБЫТИЯ

ВЛАДИМИР ИВАНОВИЧ ЕРМАКОВ (1919–1999)



Один из ведущих ученых Советского Союза и Российской Федерации в области селекции лесных древесных растений Владимир Иванович Ермаков родился 15 октября 1919 года в селе Горелое Лысогорского района Тамбовской области. В 1924 г. семья переехала в Тамбов. После окончания школы в 1937 г. он поступил в Воронежский лесохозяйственный институт (ныне Воронежский государственный лесотехнический университет им. Г. Ф. Морозова). Великая Отечественная война прервала обучение, и Владимир Иванович, будучи студентом 5 курса, в октябре 1941 г. был призван в армию, в войска Северо-Западного фронта. В марте 1942 г. его направили на курсы младших лейтенантов, а затем он сам преподавал на курсах усовершенствования офицерского состава Прибалтийского военного округа. В декабре 1945 г. был демобилизован для окончания учебы в Воронежском лесохозяйственном институте, а через год получил диплом с отличием инженера лесного хозяйства и рекомендацию для поступления в аспирантуру.

Научную деятельность В. И. Ермаков начал в 1947 г., когда поступил в аспирантуру при Всесоюзном научно-исследовательском институте лесного хозяйства – ВНИИЛХ (ныне Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного

хозяйства, ВНИИЛМ) в Пушкино Московской обл. Трехлетние результаты исследований явились основой для подготовки кандидатской диссертации на тему «Методы акклиматизации секвойи в лесах Южного берега Крыма». После ее успешной защиты в 1950 г. Владимир Иванович до 1954 г. работал старшим научным сотрудником лаборатории селекции ВНИИЛХ. В этот период на базе Ивантеевского лесного селекционного питомника (Московская область) В. И. Ермаков организовал и провел межвидовое скрещивание пихты сибирской (отличается высокой морозоустойчивостью) и пихты Вича (имеет декоративную форму кроны и окраску хвои). Два наиболее удачных гибрида пихты после государственных сортоиспытаний получили статус сорта с названиями Пушкинская оригинальная и Ермаковская и рекомендованы для целей озеленения и создания лесных культур.

С 1954 по 1958 г. Владимир Иванович Ермаков был командирован в Китайскую Народную Республику в качестве советника по селекции и семеноводству лесных технических культур (г. Гуанчжоу (Кантон), остров Хайнань). В результате совместной деятельности с китайскими учеными в КНР были созданы высокопродуктивные плантации гевеи бразильской – источника натурального каучука, являющегося стратегическим сырьем для производства различных резинотехнических изделий. Память о работе В. И. Ермакова на острове Хайнань сохранилась в виде подаренной ему китайскими коллегами коллекции гербарных листов, пополнившей в 2001 г. гербарий Петрозаводского государственного университета (PZV)¹. Коллекция включает 30 гербарных листов гевеи бразильской и эвкалиптов (последний высаживали в качестве сопутствующей породы для защиты плантаций гевеи от иссушающего действия ветра), а также каучуковые пластины, полученные при разных способах переработки млечного сока гевеи.

После возвращения из КНР в 1958 г. В. И. Ермаков работал в ВНИИЛМе, а затем по конкурсу перешел в Институт леса АН СССР (с. Успенское Кунцевского района Московской обл.). Здесь он участвовал в разработке методики индивидуального отбора наилучших (плюсовых) деревьев сосны обыкновенной и способов выполнения прививок с их участием. В ноябре 1959 г. В. И. Ермаков Президиумом АН СССР был утвержден в должности заместителя пред-



В. И. Ермаков в период экспедиции в Латвии. 1974 г.

седателя Президиума Карельского филиала (КФ) АН СССР по научной работе.

Научная деятельность. Приехав в 1959 г. в Карелию, В. И. Ермаков продолжил работы по отбору плюсовых деревьев сосны и созданию на их основе опытных лесосеменных плантаций. В 1960 г. на базе лаборатории селекции Владимир Иванович инициировал создание лаборатории цитологии, генетики и селекции древесных растений и содействовал развитию исследований в области цитозембриологии голосеменных растений.

С 1961 по 1991 г. основным объектом его селекционно-генетических исследований стали разные виды березы (включая карельскую березу), произрастающие в Карело-Мурманском регионе. Экспедиции по Карелии, на Кольский полуостров и в Прибалтику, организованные В. И. Ермаковым, позволили ему выявить и описать эколого-морфологические особенности березы повислой и березы пушистой в различных природно-климатических условиях. Позднее результаты этих исследований явились основой для подготовки монографии (1986 г.). В этот период Владимир Иванович разработал метод долгосрочного прогнозирования обилия цветения и плодоношения разных видов березы с учетом количества заложившихся мужских сережек (соцветий), которые визуально заметны в кроне дерева более чем за год до сбора семян. В 80-е годы эта методика использовалась в лесном хозяйстве при формировании плана заготовки семян карельской березы.

Поворотным моментом в изучении карельской березы в Карелии стали опыты по контролируемому опылению ее между собой и с уча-

¹ Антипина Г. С. «Китайская» коллекция В. И. Ермакова в Гербарии ПетрГУ // Ученые записки ПетрГУ. 2017. № 2(163). С. 7–15.



Сотрудники группы В. И. Ермакова (в центре), участвующие в изучении карельской березы. Слева направо: З. Д. Бумагина, Л. В. Кони́на (Ветчинникова), С. Н. Зими́на и Л. А. Барильская

ствием березы повислой и березы пушистой, организованные Владимиром Ивановичем в 1964 и 1969 гг. Для проведения этой работы была выбрана природная популяция карельской березы, расположенная вблизи дер. Каккорово (с 1984 г. – ботанический заказник «Каккоровский»). Полученное семенное потомство стало основой для создания питомника и опытных участков на Агробиологической станции (АБС) Института биологии КФ АН СССР. Изучение характера проявления признаков в гибридном потомстве показало, что узорчатая текстура в древесине карельской березы наследуется, а береза повислая и береза пушистая, несмотря на их разную плоидность, легко скрещиваются между собой и формируют зрелые семена. Большое внимание В. И. Ермаков уделял разработке способов вегетативного размножения карельской березы, для этого лучшие ее деревья отбирались в разных районах Карелии. Участок испытания клонов, полученных путем прививки, в настоящее время является уникальным «генетическим донором», сохранившим на АБС генотипы, большинство из которых в силу разных причин уже утрачены в природе.

Наряду с решением практических задач Владимир Иванович уделял большое внимание вопросам происхождения карельской березы и механизмам формирования узорчатой древесины. По его мнению, первопричиной появления узорчатой текстуры могла стать рекомбинация (или перераспределение) ге-



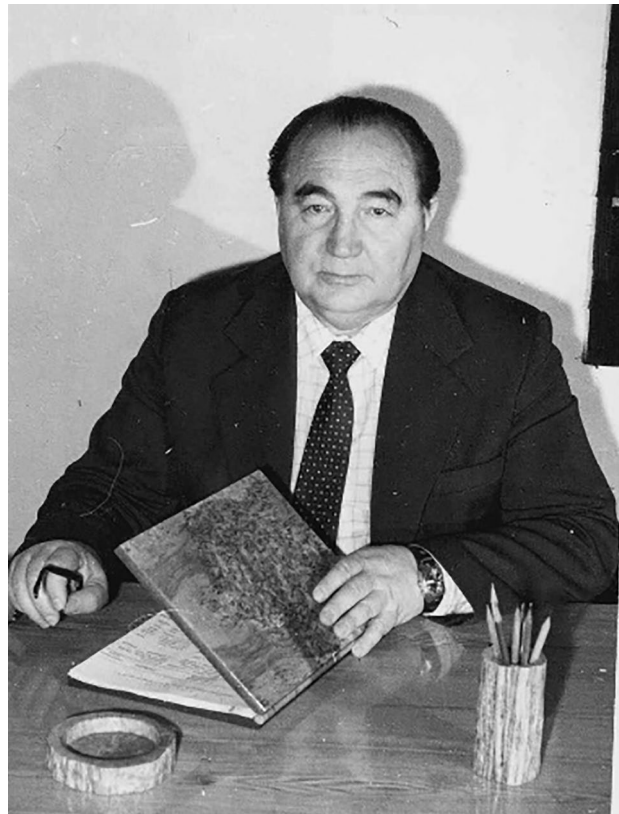
В. И. Ермаков и Э. Вацлав (Чехословакия) в ботаническом заказнике у дер. Царевичи, середина 1970-х годов

нетического материала в верхушечных почках отдельных растений березы, например, под действием неблагоприятных факторов среды. Однако дальнейшее формирование узорчатого рисунка происходило только у тех растений, у которых этот признак закрепился генетически и наследовался. Карельскую березу В. И. Ермаков считал более древней в эволюционном плане по сравнению с березой повислой и березой пушистой. Важную роль в подтверждении генетической природы карельской березы сыграли проведенные Владимиром Ивановичем опыты по пересадке тканей коры от деревьев, обладающих узорчатой текстурой в древесине, на стволы деревьев с прямоволокнистой структурой древесины. Кроме того, по результатам этих опытов он сформулировал принцип «эффекта ранения», согласно которому ускоренное развитие в древесине узорчатой текстуры можно инициировать путем внешнего воздействия (например, лезвием садового (прививочного) ножа). В случае обычной березы подобные изменения в текстуре древесины в ответ на повреждение отсутствуют или являются кратковременными (за счет формирования каллусной ткани) и по структуре отличаются от древесины карельской березы. Важным результатом данного периода в изучении карельской березы явилась монография В. И. Ермакова с соавторами (1991 г.).

В. И. Ермаков являлся соруководителем подготовки двух кандидатских диссертаций (Л. В. Кониной (Ветчинниковой) и Л. Л. Новицкой). Им лично и в соавторстве опубликовано около 80 работ, среди которых 2 монографии и 9 авторских свидетельств на изобретение. Он активно печатался в газетах, выступал по радио и телевидению. Результаты научно-исследовательских работ неоднократно докладывались им на Всесоюзных совещаниях и конференциях, экспонировались на ВДНХ СССР. Владимир Иванович был редактором ряда сборников научных работ сотрудников института и материалов конференций, проводимых в институте в разные годы.

Владимир Иванович Ермаков часто проводил опыты с древесными растениями, которые сам выращивал на территории, прилегающей к его участку на краю дачного кооператива «Порожки». В 2001 г. этот опытный участок под одноименным названием получил статус государственного ботанического заказника регионального значения.

Научно-организационная деятельность. С 1959 г. В. И. Ермаков работал в должности заместителя председателя Президиума Карельского филиала АН СССР по научной рабо-



В. И. Ермаков – директор Института леса КФ АН СССР, середина 1980-х годов

те, с 1962 по 1963 г. временно исполнял обязанности председателя Президиума КФ АН СССР. В связи с реорганизацией КФ АН СССР в 1964–1966 гг. В. И. Ермаков руководил объединенным Карельским научно-исследовательским институтом лесной промышленности и лесного хозяйства (КарНИИЛПХ). Этот институт был создан на базе Карельского института леса и Карельского научно-исследовательского института лесной промышленности. В начале 1967 г. в связи с восстановлением КФ АН СССР Владимир Иванович временно исполнял обязанности заместителя, а затем и председателя Президиума филиала. С 1968 г. в течение 18 лет В. И. Ермаков возглавлял Институт леса Карельского филиала АН СССР. После ухода с этого поста в июне 1986 г. и по апрель 1991 г. Владимир Иванович работал в должности старшего научного сотрудника в лаборатории цитологии, генетики и селекции древесных растений Института леса Карельского филиала, а затем Карельского научного центра АН СССР.

Будучи директором Института леса КФ АН СССР, В. И. Ермаков много сделал для укрепления материально-технической базы института, а также для выполнения планов НИР. Его заслугой явилось развитие в институте комплексных

исследований лесных экосистем, фундаментальных исследований в области цитозембриологии и экофизиологии хвойных растений, работ, связанных с конструированием орудий и механизмов для лесного хозяйства республики, с созданием малоотходных технологий переработки древесного сырья, а также развитие направлений, связанных с охраной природы. На основе результатов научно-исследовательских работ институтом был сформирован и передан производству ряд рекомендаций, а также подготовлены материалы, например, об увеличении использования древесных отходов, дровяной древесины и древесины лиственных пород в Карелии и по строительству цехов по производству технологической щепы.

Во многом благодаря усилиям Владимира Ивановича Ермакова в Институте леса в разные годы были организованы лаборатория охраны природы, лаборатория химии древесины и лаборатория технических проблем лесного хозяйства. Он явился инициатором многих Всесоюзных совещаний, посвященных, в частности, вопросам генетики и селекции древесных растений, развитию методов электронной микроскопии и т. д. Способствовал развитию международных связей. Под его руководством Институт леса стал ведущим научно-исследовательским учреждением по лесобиологической тематике на территории таежной зоны европейской части России.

В. И. Ермаков был одним из инициаторов создания первого в стране научного общества школьников – Малой лесной академии (МЛА)



Ректор Малой лесной академии В. И. Ермаков вручает диплом об окончании МЛА А. М. Крышеню (в настоящее время – директор Института леса КарНЦ РАН). 1976 г.

при Институте леса КФ АН СССР (1971 г.) и долгое время являлся ее ректором.

Общественная работа. Наряду с научной и научно-организационной работой В. И. Ермаков вел большую общественную работу. Он был председателем правления Карельского отделения Советского общества дружбы с ГДР, членом Президиума Карельского комитета защиты мира, входил в состав различных комиссий при Карельском обкоме КПСС и Петрозаводском горкоме КПСС. В. И. Ермаков был председателем координационного совета по проблеме «Воспроизводство лесных ресурсов и их рациональное использование», членом Проблемного совета по лесной генетике, селекции, семеноводству и интродукции Госкомитета лесного хозяйства СССР, членом Технического совета Министерства лесного хозяйства КАССР, членом Президиума республиканского отделения общества «Знание», членом Президиума Карельского республиканского совета Всесоюзного общества охраны природы и др.

В. И. Ермаков – участник Великой Отечественной войны. Награжден орденами Красной Звезды (1943 г.), Великой Отечественной войны II степени (юбилейный выпуск, 1985 г.), Знак Почета (1976 г.), медалями «За победу над Германией в Великой Отечественной войне 1941–1945 гг.» (1945 г.), «За доблестный труд в ознаменование 100-летия со дня рождения В. И. Ленина» (1970 г.) и другими медалями, в том числе ГДР и КНР, а также Почетными грамотами Президиума Верховного Совета КАССР (1969 г.) и РСФСР (1979 г.), Почетной грамотой Совета Министров КАССР (1969 г.), Президиума АН СССР и Президиума ЦК профсоюза работников просвещения, высшей школы и научных учреждений (1982 г.). Награжден дипломом, золотой и серебряной медалями Выставки достижений народного хозяйства (ВДНХ). В 1974 г. ему присвоено звание заслуженного деятеля науки КАССР.

Л. В. Ветчинникова

ОСНОВНЫЕ НАУЧНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ В. И. ЕРМАКОВА

1949. Гигантская секвойя на Южном берегу Крыма // Лесное хозяйство. № 5. С. 93–98.

1950. Методы акклиматизации секвойи в лесах Южного берега Крыма: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. М., 20 с.

1960. Секвойя гигантская на Южном берегу Крыма // Проблемы повышения продук-

тивности лесов. Т. 3. М.-Л.: Гослесбумиздат. С. 99–107.

1970. Посевные качества семян березы карельской от свободного и контролируемого опыления // Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР. С. 503–512.

Размножение березы карельской методом прививки // Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР. С. 282–293.

1975. Итоги исследований по внутривидовой и межвидовой гибридизации березы карельской // Вопросы лесоведения и лесоводства в Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР. С. 178–194.

1975. Морфо-физиологические адаптации основных видов березы на Севере // Вопросы адаптации растений к экстремальным условиям Севера. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР. С. 64–88.

1979. Закономерности наследования узорчатой текстуры древесины в гибридном потомстве березы карельской // Селекция и лесное семеноводство в Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР. С. 4–20.

О распространении и некоторых биологических особенностях берез извилистой формы роста // Там же. С. 20–28.

1984. Адаптивные черты вторичного проводящего цилиндра древесных растений // Адаптация древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР. С. 66–78. (Совместно с Л. А. Барильской, Л. В. Ветчинниковой.)

1985. Методические указания по лесному семеноводству на Европейском Севере. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР. 56 с. (Совместно с М. А. Щербаковой, Е. М. Марьиным, В. Я. Поповым, В. М. Жариковым.)

Технические указания по селекции и разведению березы карельской в лесах Нечерно-

земной зоны РСФСР. М.: Гослесхоз СССР. 46 с. (Совместно с С. Н. Багаевым, А. Я. Любавской, А. П. Евдокимовым, С. С. Багаевым.)

1986. Механизмы адаптации березы к условиям Севера. Л.: Наука. 144 с.

1987. Метод изучения регенерационных процессов в очагах поранения // Селекционно-генетические исследования древесных растений в Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР. С. 5–10. (Совместно с Л. Л. Новицкой.)

Проявление примитивного признака строения плодущих чешуй у древовидной березы Севера // Там же. С. 5–10.

1990. Биотехнология обогащения древесины березы // Фундаментальные науки – народному хозяйству: Сб. АН СССР. М.: Наука. С. 682–684. (Совместно с Л. В. Ветчинниковой, З. Д. Бумагиной.)

Механизмы формирования узорчатой текстуры древесины и происхождение березы карельской: Препринт доклада / Ин-т леса КарНЦ РАН. Петрозаводск: КарНЦ АН СССР. 35 с.

Результаты исследований природы березы карельской / Институт леса КФ АН СССР. Петрозаводск. Рукопись деп. в ВИНТИ 21.02.1990. № 1068-890-11. 43 с. (Совместно с Л. В. Ветчинниковой, З. Д. Бумагиной.)

1991. Внутри- и межвидовая трансплантация коры березы и ее регенерация при повреждении. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 184 с. (Совместно с Л. Л. Новицкой, Л. В. Ветчинниковой.)

1995. Роль коры в формировании узорчатой текстуры древесины березы карельской // Лесоведение. № 3. С. 50–56. (Совместно с Л. В. Ветчинниковой, З. Д. Бумагиной.)

1996. Сезонные ритмы роста, формирование годичного кольца ксилемы листопадных деревьев в условиях Севера // Научные основы селекции древесных растений Севера. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 148–160.

СТАНИСЛАВ НИКОЛАЕВИЧ ДРОЗДОВ (1930–2014)

В 2020 году исполнилось 90 лет со дня рождения одного из ведущих ученых Российской Федерации в области физиологии растений Станислава Николаевича Дроздова.

Он родился 2 июня 1930 года в г. Ставрополе-Кавказском в семье Николая Адриановича и Екатерины Станиславовны Дроздовых. Его отец был крупным ученым в области растениеводства и одним из первых пропагандистов кукурузы в России. Великая Отечественная война началась, когда Станиславу Николаевичу было 11 лет. В то время они жили в г. Пушкине Ленинградской области. Однако весной 1941 г. семья переехала в Ленинград, а осенью этого же года город оказался в блокадном кольце. Только весной 1942 г. по «Дороге жизни» через Ладожское озеро семья Дроздовых была эвакуирована в г. Павловск Алтайского края вместе с эвакуированным из Ленинграда сельскохозяйственным институтом. В 1944 г. семья по вызову отца, ранее направленного министерством для восстановления института в г. Пушкине, вернулась в Пушкин, где Станислав Николаевич окончил мужскую среднюю школу. После ее окончания в 1949 г. он поступил в Ленинградский сельскохозяйственный институт (ЛСХИ), который окончил в 1954 г. с красным дипломом, и был оставлен для дальнейшей учебы в аспирантуре. Уже со второго курса института С. Н. Дроздов заинтересовался научной работой, избрав темой исследований роль микроэлементов в жизни растений, в то время слабо изученный раздел физиологии растений. Неслучайно уже первые его результаты в 1952 году были опубликованы в престижном отечественном журнале «Доклады АН СССР». В 1957 г. Станислав Николаевич успешно защитил кандидатскую диссертацию на тему «Потребность яровой пшеницы в микроэлементах в различные стадии ее развития», основным положением которой было экспериментальное доказательство необходимости ряда микроэлементов (бора, меди и марганца) для



нормальной жизнедеятельности растений яровой пшеницы, с определением в ее развитии критических по потребности в каждом из этих элементов периодов. После аспирантуры С. Н. Дроздов какое-то время работал на кафедре агрохимии ЛСХИ, где вел курс «Радиобиология и система удобрений в севообороте».

Научная деятельность. В 1958 году С. Н. Дроздов приехал в г. Петрозаводск для работы в Институте биологии Карельского филиала АН СССР в должности младшего научного сотрудника лаборатории экологической физиологии растений. А. И. Коровин, возглавлявший в те годы лабораторию, сразу включил молодого ученого в активную работу, выделив самостоятельный научный раздел и назначив



А. И. Коровин, акад. Е. Н. Павловский, Е. В. Потаевич, С. Н. Дроздов и В. П. Дадыкин

ответственным за строительство экспериментальной базы для его выполнения, а также ответственным за строительство вегетационного домика на Агробиологической станции (АБС) и начальником экспедиции по внедрению научных разработок института в Олонецком районе.

Совместно с сотрудниками института (Е. Ф. Винниченко, В. И. Волковой, Ю. Е. Новицкой, Н. П. Будыкиной и др.) Станиславом Николаевичем были проведены многолетние производственные опыты по внедрению научно обоснованной системы удобрений, в том числе и так называемой «северной дозы», предложенной А. И. Коровиным. Они оказались пионерами применения в полеводстве Карелии минеральных удобрений. Основные опыты проводились в колхозе «Пламя» Олонецкого района и в Мегрегском отделении совхоза «Олонецкий». Наиболее всесторонне, как в производственных условиях, так и в вегетационных мелкоделяночных опытах, исследованы вопросы минерального питания картофеля с изучением выноса основных элементов с урожаем и оценкой эффективности удобрений в зависимости от их дозы. По инициативе руководства республики предложенная система внесения удобрений под культуру картофеля была испытана в совхозе «Водлозерский» и показала прекрасные результаты. За эти работы Станислав Николаевич награжден

медалью ВДНХ. Больших успехов сотрудники лаборатории достигли и в повышении продуктивности растений защищенного грунта. Эта



Ю. Е. Новицкая и С. Н. Дроздов



Р. И. Волкова, С. Н. Дроздов и Н. П. Будыкина

работа проводилась на созданном опорном пункте в совхозе «Тепличный» и на АБС. На основании ее результатов получено 9 авторских свидетельств (Н. П. Будыкина, Р. И. Волкова, С. Н. Дроздов).

В своих исследованиях С. Н. Дроздов особое внимание уделял методической части, что предполагало необходимость развития и улучшения экспериментальной базы. Совместно с д. б. н. В. К. Курцом и инженером Н. И. Хилковым он создал серию вегетационных камер с возможностью регулирования основных параметров внешней среды в широком диапазоне и контроля газообмена растений. Наряду с этим была разработана методика создания искусственных заморозков, а несколько позже – методика количественной оценки так называемой экологической характеристики растений.

Изучение роли микроэлементов в жизни растений показало большое значение для физиологических процессов дозы действующего фактора. В дальнейшем, при изучении влияния заморозков, а позднее и свето-температурных

условий внешней среды на жизнедеятельность растений, эти положения трансформировались в гипотезу зонального влияния факторов среды на биологические процессы. Зарождению гипотезы способствовало осмысление многочисленных экспериментальных данных по влиянию факторов внешней среды на формирование заморозкоустойчивости растений, которые обобщены в докторской диссертации С. Н. Дроздова «Эколого-физиологическое исследование устойчивости полевых культур к заморозкам», успешно защищенной в 1971 г.

В 1974 году Станиславом Николаевичем совместно с д. б. н. В. К. Курцом и д. б. н. А. Ф. Титовым выдвинута «зональная» гипотеза влияния температуры на устойчивость активно вегетирующих растений, в соответствии с которой весь диапазон температур, действующих на растения, было предложено разделить на пять зон – фоновую, две закаливающие и две повреждающие (в области низких и высоких температур соответственно), в которых температуры качественно по-разному влияют на устойчивость. «Зональная» гипотеза легла в основу методики постановки планируемого многофакторного эксперимента на основе системного подхода, которая была разработана д. б. н. В. К. Курцом с участием к. б. н. Э. Г. Попова и к. б. н. А. В. Таланова, что, в свою очередь, позволило перейти к количественному определению эколого-физиологической характеристики фоновой зоны и определению условий внешней среды, обеспечивающих достижение оптимума видимого фотосинтеза, необходимого для формирования высокой продуктивности растений. В 1994 г. по результатам этих исследований коллектив лаборато-



С. Н. Дроздов на защите докторской диссертации

рии, возглавляемой С. Н. Дроздовым, официально признан ведущей научной школой страны в области физиологии растений, а в 1995 г. работы по изучению эффективности CO_2 -обмена интактных растений в зависимости от условий среды отмечены Всесоюзным обществом физиологов растений премией им. Гунара. Кроме того, трижды (1994–1997, 1997–2000 и 2000–2003 гг.) работы С. Н. Дроздова были удостоены Государственной научной стипендии для выдающихся ученых России.

Проводимые в лаборатории исследования привлекли значительный интерес научной общественности, о чем свидетельствуют приглашения Станислава Николаевича в качестве пленарного докладчика на заседание, открывающее Всесоюзное совещание по устойчивости растений к экстремальным условиям среды (г. Ленинград, 1981), на Съезд физиологов растений Украины (г. Киев, 1990), на доклады в Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева РАН (г. Москва) и на Докучаевских чтениях в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН (г. Ленинград), а также многочисленные запросы на публикации в различных научных журналах.

За период научной деятельности С. Н. Дроздовым лично и в соавторстве опубликовано 575 работ, среди которых 3 монографии, 284 статьи, в том числе в ведущих российских и международных журналах, таких как «Доклады АН СССР», «Доклады РАН», «Доклады РАСХН», «Физиология растений», «Агрохимия», «Ботанический журнал», «Сельскохозяйственная биология», «Вестник ВАСХН», «Journal of Experimental Botany» и др. Получено 9 авторских свидетельств.

Научно-организационная деятельность.

В 1961 г. по инициативе д. б. н. В. П. Дадыкина – в то время Председателя Президиума КФ АН СССР – С. Н. Дроздов, несмотря на свою молодость (31 год), назначен директором Института биологии, которым затем с успехом руководил в течение 35 лет.

На протяжении своего пребывания в этой должности Станислав Николаевич основное внимание уделял усилению фундаментальной направленности в исследованиях лабораторий института, повышению методического уровня проводимых исследований, подготовке кадров высшей квалификации и укреплению приборно-аналитической и материально-технической базы. Особое внимание уделялось повышению квалификации сотрудников института, для чего использовались различные формы: проведение приемки опытов членами Ученого совета, ежегодные отчеты сотрудников по итогам года



С. Н. Дроздов выступает с докладом

с публикацией тезисов, организация молодежных школ и семинаров с привлечением ведущих ученых страны, прикомандирование молодых сотрудников в центральные институты. Институт биологии одним из первых в Карельском филиале АН обеспечил каждую лабораторию, а позднее практически каждого научного сотрудника персональными компьютерами. Для освоения сотрудниками разговорного английского языка по инициативе руководства института в филиале были организованы бесплатные курсы.

Помимо этого Станислав Николаевич активно поддерживал развитие международного научного сотрудничества, прежде всего с Финляндией. Он входил в состав Советско-Финляндской комиссии АН СССР по биологии, способствовал установлению прямых контактов с соответствующим отделом Президиума



С. Н. Дроздов – директор Института биологии



С. Н. Дроздов с сотрудниками лаборатории экологической физиологии растений на АБС

Академии. Все это положительно сказалось на расширении международных связей института с Финляндией, Польшей, ГДР, Чехословакией и другими странами и в целом на научном уровне работ института.

Значительное место в работе администрации института в то время занимали вопросы укрепления экспериментальной базы и улучшения условий труда сотрудников, в том числе во время проведения полевых исследований. С этой целью была реконструирована АБС, в частности, построены летние лаборатории, вегетационный домик, теплицы, теплый гараж, склады. Построены и оборудованы ряд стационаров: Корзинский – мелиоративный, Лижменский – речной ихтиологический, Березовский – физиологический, Пряжинский – зоологический, Гомсельгский – паразитологический, Ладожский – орнитологический, Костомукшский – мелиоративный, Сямозерский – ихтиологический. По инициативе С. Н. Дроздова построены здание на пр. Урицкого (ныне пр. А. Невского) и лабораторные помещения на ул. Красноармейской.

Все это способствовало повышению уровня проводимых исследований, а также росту квалификации сотрудников, о чем свидетельствуют успешные защиты кандидатских и докторских диссертаций (число докторов наук после полного отсутствия в 1963 г. выросло до 16 к 1995 г., а в дальнейшем до 25), избрание двух сотрудников института (А. Ф. Титов, Н. Н. Немова) членами-корреспондентами РАН

и официальное признание в институте двух российских научных школ: по экологической физиологии растений и экологической биохимии. Сам Станислав Николаевич участвовал в подготовке более 20 кандидатов и 4 докторов наук по специальности «физиология растений», из числа которых А. Ф. Титов стал чл.-корр. РАН и председателем Президиума КарНЦ РАН, а Е. Ф. Марковская – заведующей кафедрой ПГУ. Кроме того, три доктора наук (А. Ф. Титов, Е. Ф. Марковская и В. К. Курец) стали профессорами, носят звание заслуженного деятеля науки и уже сами имеют учеников и последователей, в т. ч. докторов наук.

С 1961 по 1996 гг. Станислав Николаевич входил в состав Президиума КарНЦ РАН, а с 1991 по 1996 гг. – в состав бюро Отделения биологических наук (ООб) РАН. Многие годы являлся членом координационных советов по биологии и экологии при ООб АН СССР. Был инициатором создания при институте специализированного совета по защите кандидатских диссертаций по физиологии растений и возглавлял его работу в течение ряда лет, входил в состав специализированных советов Всероссийского института растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВАСХНИЛ, г. Ленинград), ЛСХИ, ПГУ.

В целом можно сказать, что за 35 лет Институт биологии под руководством С. Н. Дроздова проделал большой путь в своем развитии и превратился в одно из наиболее сильных научных учреждений биологического профиля на Севере России. В институте появился це-



С. Н. Дроздов с коллегами на IX Съезде Всероссийского общества охраны природы (Москва, 1991 г.)

лый ряд новых научных направлений, научных подразделений, значительно возросла штатная численность и существенно улучшилась квалификационная структура кадров.

Общественная работа. Наряду с научной и научно-организационной работой С. Н. Дроздов всегда принимал активное участие в общественной жизни научного центра, города и республики. Он избирался председателем общества «Знание» Карельского филиала АН СССР (1969–1972 гг.), председателем общества «Знание» г. Петрозаводска (1970–1982 гг.), членом горкома КПСС (1977–1982 гг.), дважды избирался депутатом Ленинского района г. Петрозаводска (1975–1977 гг.) и городского Совета депутатов трудящихся (1977–1982 гг.). В 1985–1990 гг. Станислав Николаевич был избран в Верховный Совет Карельской АССР, где возглавлял Комиссию по охране природы. Помимо этого он дважды избирался председателем Карельского отделения Всероссийского общества охраны природы (1988–1996 гг.), членом Центрального совета этого общества (1991–1996 гг.), председателем Карельского отделения Российского общества физиологов растений (1988–2007 гг.).

В период работы Станислава Николаевича председателем комиссии Верховного Совета КАССР была впервые проведена сессия по вопросам состояния экологии и охраны природы в республике. При активном содействии этой комиссии осуществлена реконструкция камнелитейного завода в г. Кондопоге, построены очистные сооружения в ряде районов республики, исключены из планов мелиорации значительные площади болот-ягодников, включены

в перечень особо охраняемых природных территорий уникальные по своим характеристикам территории будущих национальных парков «Паанаярви» и «Водлозерский» и ряд других объектов, в т. ч. Муромский заказник. Несколько позднее руководством республики Станислав Николаевич был назначен председателем Совета по координации научных исследований в области сельского хозяйства Карелии. Для привлечения внимания руководства республики и населения к охране природы и биологических ресурсов С. Н. Дроздовым опубликовано в СМИ более 50 статей и по вопросам внедрения научных достижений в сельскохозяйственное производство – более 40.

За многолетний добросовестный труд С. Н. Дроздов награжден: юбилейной медалью «За доблестный труд» (1970), орденом «Знак Почета» (1975), Бронзовой медалью за достигнутые успехи в развитии народного хозяйства СССР (1976), медалью «Ветеран труда» (1986), орденом Дружбы (1986). Он также удостоен почетного звания «Заслуженный деятель науки Карельской АССР» (1972) и «Заслуженный деятель науки РСФСР» (1980). Кроме того, награжден Почетными грамотами АН СССР (1974), Всесоюзного общества «Знание» (1976, 1978), Республики Карелия (2000), Петрозаводского горкома КПСС и Исполкома городского Совета народных депутатов (1978), Исполнительного комитета Петрозаводского городского Совета народных депутатов (1982), Совета Министров Карельской АССР (1990), Президиума, партийного комитета и Объединенного комитета профсоюза Карельского филиала АН СССР (1978, 1980, 1983, 1987, 1990, 1995), Карельского научного центра РАН (2000, 2005, 2006, 2007, 2010).



А. Ф. Титов и С. Н. Дроздов

Другие награды С. Н. Дроздова: знак «50 лет прорыва блокады Ленинграда» (1993), медали «50 лет Победы в ВОВ» (1995), «Жителю блокадного Ленинграда «300 дней и 300 ночей» (2003), «В честь 60-летия полного освобождения Ленинграда» (2005), «60 лет победы в ВОВ» (2005), «65 лет победы в ВОВ» (2010), знаки «50 лет СССР», «60 лет СССР» и др.

Таким мы знали и помним Станислава Николаевича Дроздова – выдающегося ученого, крупного организатора науки и активного общественного деятеля. Таким, мы уверены, он сохранится в памяти коллег, родных и друзей.

*А. Ф. Титов, Н. М. Казнина,
Е. С. Холопцева, А. А. Игнатенко*

СПИСОК ОСНОВНЫХ НАУЧНЫХ ТРУДОВ С. Н. ДРОЗДОВА

Монографии и учебные пособия

1977. Эколого-физиологические аспекты устойчивости растений к заморозкам. Л.: Наука. 227 с. (Совместно с З. Ф. Сычевой, В. К. Курцом, Н. П. Будыкиной.)

1984. Терморезистентность активно вегетирующих растений. Л.: Наука. 168 с. (Совместно с В. К. Курцом, А. Ф. Титовым.)

2003. Некоторые аспекты экологической физиологии растений. Петрозаводск: ПетрГУ. 172 с. (Совместно с В. К. Курцом.)

2015. Экологическая физиология растений: Терминология. Учебное пособие. Петрозаводск: ПетрГУ. Ч. 1. 88 с.; ч. 2. 88 с. (Совместно с Е. Ф. Марковской, Л. В. Тимейко, Е. С. Холопцевой.)

Методические разработки и практические рекомендации

1989. Определение температурной характеристики сорта. Методическая разработка. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. 12 с. (Совместно с Н. И. Балагуровой.)

1996. Система регуляторов роста для тепличной культуры томата. Практические рекомендации. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 11 с. (Совместно с Н. П. Будыкиной, Р. И. Волковой, В. К. Курцом, Л. П. Шабалиной.)

Статьи в журналах

1952. Предпосевное намачивание семян в растворе медного купороса как источник удовлетворения потребности растений // Доклады АН СССР. Т. 33.

1956. Потребность в боре у пшеницы в онтогенезе // Записки ЛСХИ. Вып. I.

1958. Влияние меди на интенсивность фотосинтеза листьев яровой пшеницы // Доклады АН СССР. Т. 121, № 4.

1960. Влияние заморозков на урожай и некоторые физиологические процессы у яровой пшеницы // Труды Карельского филиала АН СССР. № 28. (Совместно с Ю. Е. Новицкой, А. А. Комулайнен, В. К. Курцом.)

1961. Влияние заморозков на урожай и некоторые физиологические процессы яровой пшеницы // Доклады АН СССР. Т. 136, № 4. (Совместно с А. И. Коровиным, Ю. Е. Новицкой, А. А. Комулайнен, В. К. Курцом.)

Потребность в меди у яровой пшеницы в онтогенезе // Ботанический журнал. Т. 46, № 6.

1963. Влияние заморозков на формирование репродуктивных органов яровой пшеницы // Там же. Т. 48, № 8. (Совместно с Л. Р. Петровой.)

1964. Влияние заморозков на урожай и некоторые физиологические процессы яровой пшеницы // Труды Карельского филиала АН СССР. № 37. Вопросы физиологии и экологии растений в условиях Севера. (Совместно с Ю. Е. Новицкой, А. А. Комулайнен, З. Ф. Сычевой, Т. А. Барской, Л. А. Перминовой.)

Устойчивость картофеля против заморозков и возможные пути повышения ее с помощью минеральных удобрений // Там же. (Совместно с А. А. Комулайнен, Л. А. Перминовой.)

1965. Влияние форм азотных удобрений на азотно-фосфорный обмен и устойчивость растений к пониженным температурам почвы // Агрохимия. № 4. (Совместно с З. Ф. Сычевой.)

Зависимость устойчивости ботвы картофеля к заморозкам от уровня азотного обмена // Физиология растений. Т. 12, № 2. (Совместно с З. Ф. Сычевой.)

Устойчивость к заморозкам полевых культур в условиях южной Карелии // Ученые записки ПетрГУ им. О. В. Куусинена. Т. 12, № 2. (Совместно с А. А. Комулайнен, М. М. Цыба, Л. А. Кучко.)

1966. Вегетационная камера с внешним освещением // Сельскохозяйственная биология. Т. 1, № 6. (Совместно с В. К. Курцом.)

К методике изучения заморозкоустойчивости ботвы картофеля // Ученые записки ПетрГУ им. Куусинена. Вопросы растениеводства и животноводства Карелии. Сельскохозяйственные науки. Т. 15, № 3. (Совместно с Н. П. Будыкиной.)

1969. Влияние заморозков на изоэлектрическую зону клеточных белков и кислотность

тканей листьев картофеля // Физиология растений. Т. 16, № 1. (Совместно с З. Ф. Сычевой, В. А. Васюковой, З. А. Быстровой.)

1970. Влияние переохлаждения и льдообразования при заморозках на процессы фосфорилирования у растений // Физиология растений. Т. 17, № 5. (Совместно с З. Ф. Сычевой, В. А. Васюковой.)

К вопросу об устойчивости растений к заморозкам // Физиология и биохимия культурных растений. Т. 2, № 4.

Устойчивость растений к заморозкам в зависимости от кислотности тканей и некоторых электрохимических свойств клеточных белков // Доклады АН СССР. Т. 195, № 6. (Совместно с З. Ф. Сычевой.)

1972. Метаболизм фосфорных соединений в листьях картофеля при заморозках // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. № 11. (Совместно с З. Ф. Сычевой, В. А. Васюковой, З. А. Быстровой.)

1974. Влияние хлорохлорида на рост, клубнеобразование и устойчивость картофеля к заморозкам // Физиология растений. № 6. (Совместно с Р. И. Волковой, А. Д. Прусаковой, Р. П. Ивановой.)

1975. Влияние кинетина на рост и продуктивность картофеля // Там же. Т. 22(3). (Совместно с Р. И. Волковой.)

Полиморфизм морфологических признаков в популяции овсяницы луговой // Сельскохозяйственная биология. Т. 10, № 5. (Совместно с А. Ф. Титовым, Т. С. Николаевской, Г. С. Олимпиенко.)

1976. Влияние предшествующей температуры на заморозкоустойчивость растений // Физиология растений. Т. 23, № 2. (Совместно с З. Ф. Сычевой, Н. П. Будыкиной, Н. И. Балагуровой, Н. П. Холопцевой.)

1977. Расщепление фосфолипидов в листьях некоторых видов картофеля в зависимости от интенсивности заморозков // Там же. Т. 24, № 4. (Совместно с В. С. Родионовым, К. А. Нюппиевой, Н. П. Холопцевой, Л. В. Марковой.)

1978. Изучение корреляций между хозяйственно-полезными и морфологическими признаками у овсяницы луговой // Сельскохозяйственная биология. Т. 13, № 4. (Совместно с А. Ф. Титовым, Г. С. Олимпиенко.)

Использование критерия заморозкоустойчивости в селекции многолетних злаковых трав // Там же. Т. 13, № 4. (Совместно с А. Ф. Титовым, Г. С. Олимпиенко.)

1979. Многофакторный метод моделирования продуктивности растений // Физиология

и биохимия культурных растений. (Совместно с В. К. Курцом, Э. Г. Поповым.)

1980. Влияние низких положительных и отрицательных температур на ультраструктуру клеток листьев картофеля // Ботанический журнал. Т. 65, № 8. (Совместно с Н. И. Балагуровой, М. А. Тиховой, Г. М. Сулимовой.)

О зависимости между уровнем индуцированной холодоустойчивости и функциональной активностью 70S рибосом у овсяницы луговой (*Festuca pratensis* Huds.) // Журнал общей биологии. Т. 41, № 3. (Совместно с З. Ф. Сычевой, Н. И. Балагуровой, А. Ф. Титовым, В. А. Васюковой.)

О методах оценки холодоустойчивости растений огурца // Физиология растений. Т. 27, № 3. (Совместно с Н. И. Балагуровой, А. Ф. Титовым, С. П. Критенко.)

ТУР на рассаде томата // Картофель и овощи. № 10. (Совместно с В. С. Дерусовым, Н. П. Будыкиной, Р. И. Волковой.)

1981. Влияние специфических ингибиторов транскрипции и трансляции на способность проростков огурца к холодовому и тепловому закаливанию // Физиология растений. Т. 28, № 4. (Совместно с А. Ф. Титовым, С. П. Критенко.)

Дигидрел на культуре огурца // Картофель и овощи. № 7. (Совместно с Н. П. Будыкиной, Р. И. Волковой, В. С. Дерусовым.)

Зависимость между индуцированной терморезистентностью растений огурца и функциональной активностью внутриклеточных систем транскрипции и трансляции // Доклады ВАСХНИЛ. № 7. (Совместно с А. Ф. Титовым, С. П. Критенко.)

О регуляторной функции ауксинов у активно вегетирующих растений при температурном воздействии // Физиология растений. Т. 28, № 3. (Совместно с Р. И. Волковой, З. Ф. Сычевой, Н. И. Балагуровой.)

О терморезистентности проростков огурца и градации температурной шкалы // Там же. Т. 28, № 6. (Совместно с А. Ф. Титовым, Н. И. Балагуровой, С. П. Критенко.)

1982. Влияние специфических ингибиторов транскрипции и трансляции на холодовое и тепловое закаливание растений томата // Физиология растений. Т. 29, № 4. (Совместно с А. Ф. Титовым, В. В. Талановой.)

Влияние суточного термопериодизма на CO₂-газообмен растений огурца // Доклады ВАСХНИЛ. № 6. (Совместно с В. К. Курцом, Э. Г. Поповым, Е. Ф. Марковской.)

Влияние температурного фактора на терморезистентность клеток листьев овсяницы луговой *Festuca pratensis* (*Poaceae*) // Ботаниче-

ский журнал. Т. 67, № 9. (Совместно с Н. И. Балагуровой, Н. П. Будыкиной.)

Дыхательный газообмен листьев огурцов и томатов в зависимости от температуры // Физиология и биохимия культурных растений. Т. 14, № 6. (Совместно с Т. В. Акимовой, В. В. Талановой, А. Ф. Титовым.)

К вопросу о функциональной автономности систем, контролирующей закалывание теплолюбивых растений к холоду и теплу // Доклады АН СССР. Т. 263, № 3. (Совместно с А. Ф. Титовым, В. В. Талановой, С. П. Критенко.)

О термоадаптивных возможностях растений томата // Сельскохозяйственная биология. Т. 17, № 4. (Совместно с А. Ф. Титовым, В. В. Талановой.)

1983. Влияние гидрела и дигидрела на рост, продуктивность и холодоустойчивость растений огурца в тепличной культуре // Агробиохимия. № 12. (Совместно с Н. П. Будыкиной, Р. И. Волковой, Н. Ф. Зубковой, Л. Д. Прусаковой.)

Действие и последствие экстремальных температур на дыхательную активность листьев *Lycopersicon esculentum* (*Solanaceae*) // Ботанический журнал. № 8. (Совместно с В. В. Талановой, А. Ф. Титовым, Т. В. Акимовой.)

Изменение ультраструктуры клеток листьев овсяницы луговой при холодовом закалывании // Цитология. Т. 25, № 5. (Совместно с Н. И. Балагуровой, М. А. Тиховой, Г. М. Сулимовой.)

О роли специфических и неспецифических реакций в процессе термоадаптации активно вегетирующих растений // Физиология растений. Т. 30, № 3. (Совместно с А. Ф. Титовым, С. П. Критенко, В. В. Талановой.)

Effect of temperature on the thermoresistance and respiration of tomato leaves (*Lycopersicon esculentum* Mill) // Biochemie und Physiologie der Pflanzen. Vol. 178, no. 8 (Совместно с V. V. Talanova, A. F. Titov, T. V. Akimova.)

1984. Закономерности температурозависимого варьирования холодо-, теплоустойчивости проростков кукурузы и ячменя // Сельскохозяйственная биология. № 12. (Совместно с А. Ф. Титовым, Е. Г. Шерудило.)

Использование хлорхолинхлорида и кинетина для ускоренного созревания томатов в северной зоне тепличного овощеводства // Химия в сельском хозяйстве. № 2. (Совместно с Н. П. Будыкиной, Р. И. Волковой, В. В. Клыковой.)

Модификация процессов холодового и теплового закалывания растений томата с помощью экзогенных фитогормонов // Биологические науки. № 10. (Совместно с А. Ф. Титовым, В. В. Талановой.)

Определение условий среды, обеспечивающих оптимум видимого фотосинтеза растений // Доклады ВАСХНИЛ. № 3. (Совместно с В. К. Курцом, Э. Г. Поповым.)

Chilling – sensitive species // Journal of Experimental Botany. Vol. 35, no. 180. (Совместно с А. Ф. Титов, V. V. Talanova, S. P. Kritenko, E. G. Sherudilo, T. V. Akimova.)

The effect of temperature on cold and heat resistance of growing plants cold resistant species // Там же. Vol. 35, no. 180. (Совместно с А. Ф. Титов, N. I. Balagurova, S. P. Kritenko.)

1985. Влияние абсцизовой кислоты на устойчивость активно вегетирующих растений к низким и высоким температурам // Физиология растений. Т. 32, № 3. (Совместно с А. Ф. Титовым, В. В. Талановой, С. П. Критенко.)

Влияние температуры на формирование холодо- и теплоустойчивости хлопчатника // Доклады АН Узбекской ССР. № 4. (Совместно с Т. В. Акимовой, Х. У. Умаровым, В. К. Курцом.)

Определение условий среды, обеспечивающих оптимум суточного баланса CO₂-газообмена у хлопчатника // Узбекский биологический журнал. № 5. (Совместно с В. К. Курцом, Т. В. Акимовой, Х. У. Умаровым, Э. Г. Поповым.)

1986. Влияние цитокининов на холодо- и теплоустойчивость вегетирующих растений // Физиология и биохимия культурных растений. Т. 18, № 1. (Совместно с А. Ф. Титовым, С. П. Критенко, В. В. Талановой, Е. Г. Шерудило.)

Реакция теплолюбивых растений на действие повышенных температур: динамика тепло-, холодоустойчивости // Журнал общей биологии. Т. XLVII, № 3. (Совместно с А. Ф. Титовым, Т. В. Акимовой, В. В. Талановой.)

Температурные и световые условия среды, обеспечивающие оптимум видимого фотосинтеза растений томата // Доклады ВАСХНИЛ. (Совместно с Т. В. Акимовой, В. К. Курцом, Э. Г. Поповым.)

1987. Влияние актиномицина Д и циклогексимида на процесс адаптации сои к высокой температуре // Физиология и биохимия культурных растений. Т. 19, № 2. (Совместно с А. Ф. Титовым, В. В. Талановой, Т. В. Акимовой.)

Исследование реакции растений сои на действие температуры. Границы температурных зон // Физиология растений. Т. 34, № 2. (Совместно с А. Ф. Титовым, Т. В. Акимовой, В. В. Талановой.)

О механизмах повышения теплоустойчивости растений при краткосрочном и длительном действии высоких температур // Там же. Т. 34, № 1. (Совместно с А. Ф. Титовым, В. В. Талановой, Т. В. Акимовой.)

1988. Оценка термоадаптивного потенциала вегетирующих растений с помощью анализа их холодо- и теплоустойчивости // Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям (методическое руководство). Л.: Всесоюзный НИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова. С. 218–221. (Совместно с А. Ф. Титовым, Н. И. Балагуровой.)

Температурные характеристики экстенсивного и интенсивного сортов пшеницы // Доклады ВАСХНИЛ. Т. 6. (Совместно с В. К. Курцом, Э. Г. Поповым, А. В. Талановым, Т. В. Акимовой.)

1991. Изменения в системе ауксинов в начальный период теплового и холодого закаливания вегетирующих растений // Физиология и биохимия культурных растений. Т. 38, № 3. (Совместно с Р. И. Волковой, А. Ф. Титовым, В. В. Талановой.)

1994. Последействие закаливающих температур на нетто-фотосинтез интактных растений // Там же. Т. 41, № 3. (Совместно с В. К. Курцом, Э. Г. Поповым.)

Последействие закаливающих температур на нетто-фотосинтез интактных растений // Там же. Т. 41, № 4. (Совместно с Э. Г. Поповым, В. К. Курцом.)

Свето-температурные характеристики CO_2 -газообмена семян сосны и ели // Там же. (Совместно с В. К. Курцом, Э. Г. Поповым, А. В. Талановым.)

Терморезистентность видов рода *Sphagnum* (*Sphagnaceae* *Musei*) // Ботанический журнал. Т. 79, № 12. (Совместно с Н. И. Балагуровой, С. И. Грабовик.)

1995. Влияние света и температуры на нетто-фотосинтез и дыхание *Betula pendula* var. *pendula* and *B. pendula* var. *carelica* (*Betulaceae*) // Ботанический журнал. Т. 80, № 3. (Совместно с Э. Г. Поповым, В. К. Курцом, А. В. Талановым, Л. А. Обшатко, Л. В. Ветчинниковой.)

Требования к теплу и свету рассады капусты белокочанной // Доклады РАСХН. № 1. (Совместно с Л. А. Обшатко, В. К. Курцом, А. В. Талановым, Э. Г. Поповым.)

Эффективность обработки томатов хлорхлоридом в зависимости от условий внешней среды // Агрехимия. № 10. (Совместно с Н. П. Будыкиной, В. К. Курцом.)

1996. Влияние ретардантов на начальную низкотемпературную адаптацию огурца // Физиология растений. Т. 43, № 4. (Совместно с Р. И. Волковой, Т. Ф. Алексеевой.)

Botanical characteristics and phenological development of *Galega Orientalis* in the primeval forest zone of Eastern Fennoscandia // *Aquilo*

Botanica. Vol. 36. (Совместно с Т. Aniszewski, E. S. Kholoptseva, A. I. Mihkiev.)

Cold and heat resistance of five species of *Sphagnum* // *Ann Bot. Fennici* 33:37. (Совместно с N. I. Balagurova, S. I. Grabovik.)

1997. Действие циклического изменения температуры воздуха на CO_2 -газообмен рассады капусты белокочанной // Доклады РАСХН. № 6. (Совместно с В. К. Курцом, Л. А. Обшатко, А. В. Талановым.)

Комплексное использование фиторегуляторов на томате в весенне-летнем обороте // Агрехимия. № 8. (Совместно с Н. П. Будыкиной, В. К. Курцом, Л. П. Прусаковой.)

Свето-температурная характеристика галлеги восточной // Физиология и биохимия культурных растений. Т. 29, № 2. (Совместно с В. К. Курцом, Э. Г. Поповым, А. В. Талановым, Л. А. Обшатко, Е. С. Холопцевой.)

1998. Влияние свето-температурного режима и уровня грунтовых вод на CO_2 -газообмен открытого участка олиготрофного болота // Экология. № 1. (Совместно с В. К. Курцом, Е. Н. Икконен, Ю. Алм, А. В. Талановым, Е. Силвола, Э. Г. Поповым.)

Оптимизация температурного режима выращивания томата на основе модели взаимосвязи нетто-фотосинтеза с условиями среды // Доклады РАСХН. № 3. (Совместно с В. К. Курцом, Э. Г. Поповым, А. В. Талановым.)

Особенности реакции огурца на действие хлорхлорида при разных световых и температурных условиях среды // Агрехимия. № 8. (Совместно с Н. П. Будыкиной, В. К. Курцом, Л. Д. Прусаковой, Л. В. Тимейко.)

Свето-температурная характеристика нетто-фотосинтеза сортов люпина узколистного, различающихся по содержанию алкалоидов // Сельскохозяйственная биология. № 4. (Совместно с В. К. Курцом, Л. А. Обшатко, Э. Г. Поповым, А. В. Талановым, Е. С. Холопцевой.)

Фиторегуляторы роста на томате в защищенном грунте // Агрехимический вестник. № 3. (Совместно с Н. П. Будыкиной, И. В. Савиной, Т. Ф. Алексеевой.)

1999. Взаимосвязь нетто-фотосинтеза и ночного дыхания интактных растений огурца с условиями термопериода // Физиология растений. Т. 46, № 2. (Совместно с В. К. Курцом, Э. Г. Поповым, А. В. Талановым, Л. А. Обшатко.)

Влияние минеральных удобрений и кислотности питательной среды на заморозкоустойчивость картофеля // Агрехимия. № 5. (Совместно с В. К. Курцом, Н. П. Будыкиной.)

Внутривидовые разнообразные реакции нетто-фотосинтеза растений огурца на повы-

шение углекислоты в воздухе // Физиология растений. Т. 46, № 2. (Совместно с В. К. Курцом, Э. Г. Поповым.)

Изменение нетто-фотосинтеза интактных растений огурца // Доклады РАСХН. № 5. (Совместно с В. К. Курцом, Э. Г. Поповым.)

Последствие ночных температур на нетто-фотосинтез интактных растений огурца // Доклады РАН. № 3. (Совместно с В. К. Курцом.)

Препарат, повышающий холодоустойчивость растений // Защита и карантин растений. № 6. (Совместно с Р. И. Волковой, Н. Ф. Зубковой.)

Светотемпературные характеристики CO₂-газообмена тимофеевки луговой // Доклады РАСХН. № 1. (Совместно с В. К. Курцом, Л. А. Обшатко, А. В. Талановым.)

Эффективность минеральных удобрений при возделывании картофеля в условиях Карелии // Агрехимия. № 9. (Совместно с З. Ф. Сычевой, Н. П. Будыкиной, В. К. Курцом.)

Эффективность совместного применения ретардантов на тепличной культуре огурца // Там же. № 11. (Совместно с Н. П. Будыкиной, В. К. Курцом, Р. И. Волковой, Л. Д. Прусакковой.)

2000. Влияние заморозков на урожай яровой пшеницы // Вестник РАН. № 5. (Совместно с В. К. Курцом, Н. П. Будыкиной.)

Влияние цитодефа-К на растения огурца и томата, выращиваемых в теплице // Агрехимия. № 8. (Совместно с Н. П. Будыкиной, В. К. Курцом, Н. Ф. Зубковой.)

Препарат, повышающий урожайность огурцов // Защита и карантин растений. № 12. (Совместно с Л. В. Тимейко, Н. П. Будыкиной.)

Ростом томатов можно управлять // Картофель и овощи. № 2. (Совместно с Н. П. Будыкиной, Н. И. Хилковым, Л. В. Тимейко.)

Свето-температурная характеристика нетто-фотосинтеза интактных растений различных видов астрагалов // Сельскохозяйственная биология. № 4. (Совместно с В. К. Курцом, Э. Г. Поповым, А. В. Талановым, Е. С. Холопцевой.)

Свето-температурные характеристики CO₂-газообмена некоторых видов рода *Sphagnum* (*Sphagnaceae*, *Muscic*) // Ботанический журнал. Т. 85, № 5. (Совместно с В. К. Курцом, А. В. Талановым, Э. Г. Поповым.)

Сравнение реакций древесного и травянистого растений на действие суб- и супероптимальных температур // Физиология растений. Т. 47, № 4. (Совместно с В. К. Курцом, Э. Г. Поповым.)

2001. Азотное обеспечение, CO₂-газообмен и рост сеянцев сосны обыкновенной // Вестник Башкирского университета. № 2(1). (Совместно

с Н. П. Чернобровкиной, В. К. Курцом, А. В. Талановым.)

Влияние заморозков на продуктивность многолетних злаковых трав // Вестник РАСХН. № 6. (Совместно с Н. П. Будыкиной, Е. С. Холопцевой, В. К. Курцом.)

Влияние температуры на CO₂-газообмен растений // Вестник Башкирского университета. № 2(1). (Совместно с В. К. Курцом, Э. Г. Поповым, А. В. Талановым, Е. Д. Дембо.)

Зависимость нетто-фотосинтеза астрагала серповидного от света и температуры // Физиология и биохимия культурных растений. Т. 33, № 1. (Совместно с В. К. Курцом, Е. С. Холопцевой, Э. Г. Поповым, А. В. Талановым.)

Интенсивность углекислотного потока в атмосферу мезоолиготрофного болота южной Карелии // Экология. № 6. (Совместно с Е. Н. Икконен, В. К. Курцом, С. И. Грабовик.)

Некоторые аспекты экологической характеристики лисохвоста // Сельскохозяйственная биология. № 4. (Совместно с Л. А. Обшатко, А. В. Талановым, В. К. Курцом.)

Светотемпературные характеристики CO₂-газообмена сортов клевера красного // Доклады РАСХН. № 3. (Совместно с В. К. Курцом, Э. Г. Поповым, Е. С. Холопцевой.)

2002. Влияние уровня азотного питания на эффективность совместного применения гибберсида и хелата железа в тепличной культуре огурца // Агрехимия. 2002. № 8. (Совместно с Н. П. Будыкиной, В. К. Курцом.)

Свето-температурная характеристика астрагала нутового // Доклады РАСХН. 2002. № 4. (Совместно с В. К. Курцом, Е. С. Холопцевой, Э. Г. Поповым.)

Температурная характеристика нетто-фотосинтеза *Oxyria digyna* (*Poligonaceae*) // Ботанический журнал. Т. 87, № 5. (Совместно с В. К. Курцом, Э. Г. Поповым, М. И. Сысоевой.)

2003. Взаимосвязь между свето-температурным оптимумом нетто-фотосинтеза, темного дыхания интактного растения-эдификатора и условиями среды региона обитания (на примере овсяницы луговой) // Доклады РАСХН. № 4. (Совместно с В. К. Курцом, Э. Г. Поповым, А. В. Талановым, Л. А. Обшатко.)

Влияние температуры на суточную динамику CO₂-обмена интактного растения огурца // Физиология растений. Т. 50, № 2. (Совместно с Э. Г. Поповым, А. В. Талановым, В. К. Курцом.)

Действие и последствие температуры на дыхание интактных растений // Там же. Т. 50, № 3. (Совместно с В. К. Курцом, Э. Г. Поповым, Е. Д. Дембо, Н. И. Хилковым, С. А. Трофимовой.)

Некоторые аспекты экологической физиологии растений. Петрозаводск: ПетрГУ. (Совместно с В. К. Курцом.)

Свето-температурная характеристика CO_2 -газообмена интактных растений 8 видов бобовых на ранних фазах их развития // Физиология и биохимия культурных растений. Т. 35, № 1. (Совместно с В. К. Курцом, Э. Г. Поповым, А. В. Талановым, Е. С. Холопцевой, Е. Д. Дембо.)

2004. Перспективы применения системного подхода в экофизиологических исследованиях // Физиология растений. Т. 51, № 4. (Совместно с В. К. Курцом.)

Свето-температурная характеристика CO_2 -газообмена гречихи обыкновенной (*Fagopyrum esculentum*) // Сельскохозяйственная биология. № 5. (Совместно с В. К. Курцом, А. П. Лахановым, Г. В. Наполовой, Э. Г. Поповым, А. В. Талановым, Е. С. Холопцевой.)

Терморезистентность сфагновых мхов и их вклад в газообмен болот // Труды КарНЦ РАН. № 6. (Совместно с В. К. Курцом, А. В. Талановым, Э. Г. Поповым, Е. Н. Икконен.)

2005. Влияние температуры и фотопериода на эффективность преобразования ассимилированного CO_2 в биомассу *Cucumis sativus* // Физиология растений. Т. 52, № 2. (Совместно с А. В. Талановым, Э. Г. Поповым, В. К. Курцом.)

Влияние этихола на терморезистентность и продуктивность огурца в весенних пленочных теплицах в Карелии // Агробиология. № 7. (Совместно с Л. В. Тимейко, Н. П. Будыкиной, Р. Г. Гафуровым.)

Действие этихола и бензихола на растения томата при изменении температурных условий выращивания // Там же. № 4. (Совместно с Н. П. Будыкиной, В. К. Курцом, Л. В. Тимейко, Р. Г. Гафуровым.)

О зональном влиянии температуры на нетто-фотосинтез растений // Доклады РАН. Т. 405, № 6. (Совместно с В. К. Курцом, Э. Г. Поповым.)

Препараты, повышающие терморезистентность и продуктивность огурца в защищенном грунте // Защита и карантин растений. № 4. (Совместно с Л. В. Тимейко, Н. П. Будыкиной.)

Роль дыхания в формировании терморезистентности растений // Физиология и биохимия культурных растений. Т. 37, № 1. (Совместно с З. Ф. Сычевым, Э. Г. Поповым, А. В. Талановым, Е. С. Холопцевой, В. К. Курцом.)

CO_2 -газообмен интактных растений как показатель экологической характеристики сорта // Вестник РАСХН. № 3. (Совместно с В. К. Курцом.)

2006. Влияние биопрепаратов на продуктивность картофеля в Карелии // Аграрная наука. № 7. (Совместно с З. П. Котовой.)

Межсортовые различия экофизиологической характеристики гороха посевного // Доклады РАСХН. № 1. (Совместно с Е. С. Холопцевой, Э. Г. Поповым, А. В. Талановым, В. К. Курцом.)

Свето-температурная характеристика ряда сортов картофеля // Сельскохозяйственная биология. № 5. (Совместно с В. К. Курцом, З. П. Котовой, А. В. Талановым, Э. Г. Поповым.)

2007. Влияние света и температуры на нетто-фотосинтез сортов клевера лугового // Вестник РАСХН. № 6. (Совместно с В. В. Коломейченко, Е. С. Холопцевой, Э. Г. Поповым.)

Свето-температурная характеристика нетто-фотосинтеза различных видов и сортов бобовых // Труды КарНЦ РАН. № 11. Экология, экспериментальная генетика и физиология. (Совместно с Е. С. Холопцевой, Э. Г. Поповым.)

Эффективность препаратов эпин-экстра и циркон // Картофель и овощи. № 2. (Совместно с Н. П. Будыкиной, Т. Ф. Алексеевой, Т. С. Гоголевой.)

2008. Изменения нетто-фотосинтеза растений люпина узколистного под влиянием температуры почвы // Доклады РАСХН. № 2. (Совместно с Э. Г. Поповым, Е. С. Холопцевой, А. Ф. Титовым.)

Лабораторная оценка фотосинтетической активности сеянцев древесных растений // Лесоводство. № 4. (Совместно с В. К. Курцом.)

Нетто-фотосинтез растений как показатель экологической характеристики биоразнообразия // Сельскохозяйственная биология. № 3. (Совместно с Е. С. Холопцевой, Э. Г. Поповым.)

2009. Изменение свето-температурной характеристики CO_2 -обмена в условиях холодного закалывания // Доклады РАСХН. № 1. (Совместно с Е. С. Холопцевой, Э. Г. Поповым, А. Ф. Титовым.)

Перспективы выращивания козлятника восточного в Карелии // Кормопроизводство. № 3. (Совместно с Е. С. Холопцевой, К. Е. Яковлевой, О. А. Голубевой, В. В. Коломейченко.)

Свето-температурная характеристика нетто-фотосинтеза рассады огурца // Аграрная наука. № 2. (Совместно с В. К. Курцом, Э. Г. Поповым, А. В. Талановым, Е. С. Холопцевой.)

Свето-температурная характеристика нетто-фотосинтеза ряда видов рода *Lupinus* L. // Вестник ОрелГАУ. № 3(18). (Совместно с Е. С. Холопцевой, Э. Г. Поповым, В. В. Коломейченко.)

2010. Влияние температуры почвы на CO_2 -обмен растений люпина // Сельскохозяйственная биология. № 4. (Совместно с Е. С. Холопцевой, Э. Г. Поповым.)

Системный подход и моделирование в эколого-физиологических исследованиях // Труды КарНЦ РАН. № 2. (Совместно с Е. С. Холопцевой, Э. Г. Поповым, В. К. Курцом.)

2011. Влияние температуры почвы на нетто-фотосинтез культуры тепличного огурца // Труды КарНЦ РАН. № 3. (Совместно с Е. С. Холопцевой, Э. Г. Поповым.)

Некоторые аспекты свето-температурной характеристики семян сосны обыкновенной Восточной Финноскандии // Ученые записки ПетрГУ. № 4(117). (Совместно с А. А. Еркковой, Е. С. Холопцевой.)

2012. Влияние кислотности почвы на экофизиологическую характеристику семян сосны обыкновенной // Труды КарНЦ РАН. № 2. (Совместно с А. А. Еркковой, Е. С. Холопцевой.)

Влияние температуры почвы и других факторов среды на нетто-фотосинтез семян березы повислой // Ученые записки ПетрГУ. Естественные и технические науки. Т. 1, № 8(129). (Совместно с Е. С. Холопцевой, Т. А. Сазоновой, Н. И. Хилковым.)

Свето-температурная характеристика нетто-фотосинтеза различных видов люпинов // Бюллетень Главного ботанического сада им. Н. В. Ци-

цина. № 2(198). (Совместно с Е. С. Холопцевой, Э. Г. Поповым, А. Ф. Титовым.)

2013. Возможности использования многофакторного эксперимента в исследовании эколого-физиологических характеристик растений // Ученые записки ПетрГУ. Естественные и технические науки. № 2(131). (Совместно с Е. С. Холопцевой.)

Некоторые задачи и пути развития экофизиологии растений // Бюллетень общества физиологов растений России.

2014. Некоторые аспекты сравнительной эколого-физиологической характеристики ряда видов астрагалов (*Astragalus* L.) и клевера лугового (*Trifolium pratense* L.) // Бюллетень Главного ботанического сада. № 4(200). (Совместно с Е. С. Холопцевой, Э. Г. Поповым.)

Свето-температурная характеристика семян березы пушистой *Betula pubescens* (Betulaceae) // Лесной журнал. № 1. (Совместно с Е. С. Холопцевой, Т. А. Сазоновой.)

Свето-температурные характеристики фотосинтеза у двух видов амаранта // Сельскохозяйственная биология. № 5. (Совместно с Е. С. Холопцевой, В. В. Коломейченко.)

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

НИНА НИКОЛАЕВНА НЕМОВА (к 70-летию со дня рождения)

15 апреля 2020 г. исполнилось 70 лет выдающемуся ученому в области экологической биохимии, члену-корреспонденту РАН, профессору, доктору биологических наук, руководителю научного направления «биологические науки» КарНЦ РАН, главному научному сотруднику лаборатории экологической биохимии Института биологии КарНЦ РАН Нине Николаевне Немовой.

Нина Николаевна родилась в Карелии, в г. Беломорске. В период с 1967 по 1972 г. училась на биологическом факультете Петрозаводского государственного университета, который окончила по специальности «биология». В Институте биологии она работает с 1972 г., где в 1982 г. под руководством известного ученого-биохимика Виктора Сергеевича Сидорова подготовила и защитила кандидатскую диссертацию на тему «Катепсины лососевых рыб в процессах оогенеза и эмбриогенеза». В 1989 г. по направлению КФ АН СССР она поступила в очную докторантуру Института биохимии им. А. Н. Баха (г. Москва) и в 1992 г. успешно защитила докторскую диссертацию на тему «Внутриклеточные протеиназы в эколого-биохимических адаптациях у рыб».

Основным направлением исследований Нины Николаевны является изучение фундаментальных и прикладных аспектов биохимии, биологии развития, токсикологии и экологии водных организмов, механизмов их адаптации к факторам различной природы. На основе результатов многолетних сравнительных эколого-биохимических исследований пресноводных и морских организмов (рыб и водных беспозвоночных) из различных водо-



емов европейской части северных широт Нина Николаевна и руководимый ею коллектив предложили к использованию методы и подходы оценки состояния водных организмов. Особую ценность имеют комплексные исследования по изучению эколого-биохимических механизмов, обеспечивающих устойчивость водных экосистем Севера в условиях техногенных воздействий (тяжелые металлы, нефтепродукты,

общее загрязнение водоемов), значительно расширяющие представления об адаптивных возможностях гидробионтов. Результаты этих фундаментальных и прикладных исследований широко апробированы и представлены в виде докладов на российских и международных конгрессах и коллоквиумах, где встречаются живой отклик и побуждают научную дискуссию среди коллег.

Результаты исследований широко опубликованы. Нина Николаевна – автор более 930 научных работ, в их числе научные публикации в авторитетных и высокорейтинговых российских и зарубежных научных журналах, таких как «Онтогенез», «Прикладная биохимия и микробиология», «Вопросы ихтиологии», «Сибирский экологический журнал», «Биология внутренних вод», «Известия Российской академии наук», «Экология», «International Journal of Molecular Sciences», «Biomolecules», «Comparative Physiology and Biochemistry», «Polar Biology», «Polar Record» и другие. Ею опубликовано 5 монографий в академическом издательстве «Наука»: «Биохимическая индикация состояния рыб» (2004), «Биохимическая индикация накопления ртути у рыб» (2005), «Внутриклеточная Ca^{2+} -зависимая протеолитическая система животных» (2006), «Механизмы апоптоза лейкозной клетки» (2006); «Лизосомы и лизосомальные ферменты рыб» (2008), 6 монографий в научном издательстве КарНЦ РАН: «Внутриклеточные протеолитические ферменты рыб» (1994), «Перспективы использования фуллеренов в терапии болезней органов дыхания» (2009), «Липидный состав мидий *Mytilus edulis* L. Белого моря. Влияние некоторых факторов среды обитания» (2010), «Протеолитическая регуляция биологических процессов» (2011), «Биота северных озер в условиях антропогенного воздействия» (2012), «Эколого-биохимический статус молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. из некоторых рек бассейна Белого моря» (2016), а также три главы в монографиях зарубежных издательств: «Molecular evolution within protease family C2, or calpains» (в книге «Protein engineering», InTech, 2012), «Changes in fatty acid composition during embryogenesis and in young age groups (0+) of Atlantic salmon *Salmo salar* L. The role of rheotactic behavior and lipid composition of fry in the formation of phenotypic groups of salmon in large Arctic rivers» (в книге «Salmon: Biology, Ecological Impacts and Economic importance», Nova Science Publishers, 2014), «Lipid composition modifications In the blue mussels (*Mytilus edulis* L.) from the White Sea» (в книге «Organismal and molecular malacology», InTech, 2017). Кроме того, результаты исследований

оформлены в базы данных, автором которых является Нина Николаевна. Также она соавтор патента «Штамм бактерии *Aeromonas sobria* – продуцент протективного антигена».

Исследования, проводимые и возглавляемые Н. Н. Немовой, постоянно поддерживаются конкурсными грантами Программы фундаментальных исследований Президиума РАН («Биологическое разнообразие» на 2009–2011 гг., «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» на 2012–2014 гг., «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы» на 2012–2014 гг., «Фундаментальные науки – медицине» на 2012–2014 гг., «Поисковые фундаментальные научные исследования в интересах развития Арктической зоны Российской Федерации» на 2014–2016 гг., «Биоразнообразие природных систем», Подпрограмма «Биоразнообразие: состояние и динамика» на 2015–2017 гг.); Программы фундаментальных исследований ОБН РАН («Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга» на 2009–2011 гг., «Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий» на 2012–2014 гг.); Федеральными целевыми программами («Исследования и разработки по приоритетным направлениям развития научно-технологического комплекса России на 2007–2012 годы», «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009–2013 гг.»). За последнее десятилетие под руководством и с участием Нины Николаевны выполнялось более пяти инициативных научных проектов РФФИ, а также экспедиционные и научно-организационные проекты. В 2014 г. проект «Лососевые рыбы Северо-Запада России: эколого-биохимические механизмы раннего развития» получил финансовую поддержку РНФ в рамках конкурса «Проведение фундаментальных научных исследований и поисковых научных исследований коллективами существующих научных лабораторий (кафедр)» (2014–2016 гг.). В 2017 году заявка на продление проекта в рамках соответствующего конкурса была поддержана, исследования продолжились (2017–2019 гг.). С 2019 г. и по настоящее время Нина Николаевна возглавляет новый проект «Влияние физических факторов на эффективность искусственного (заводского) воспроизводства молоди атлантического лосося *Salmo salar*: физиолого-биохимическая и молекулярно-генетическая характеристика», получивший финансовую поддержку РНФ в рамках конкурса «Проведение фундаментальных научных исследований и по-

исковых научных исследований отдельными научными группами». Кроме того, Н. Н. Немова являлась соруководителем и координатором ряда международных проектов.

Активная научно-исследовательская жизнь (Нина Николаевна старается лично принимать участие в экспедиционной и экспериментальной работе), смелая научная позиция, широкая эрудиция, щедрость и открытость к общению привлекают не только коллег, но и студентов и аспирантов, что определяет еще один вид ее деятельности – научно-образовательную в области подготовки высококвалифицированных кадров. С 1999 по 2020 г. Нина Николаевна возглавляла кафедру молекулярной биологии, биологической и органической химии ПетрГУ, где разрабатывала и читала лекции по таким дисциплинам, как «Биохимия», «Экологическая биохимия», «Биохимическая экология». Нина Николаевна является автором и соавтором серии учебных пособий для студентов вузов. Она продолжает руководить бакалаврскими и магистерскими работами студентов, а также принимает активное участие в подготовке студентов в рамках Эколого-биологического учебно-научного центра ИБ КарНЦ РАН. Под ее руководством защищено 16 кандидатских диссертаций, она являлась научным консультантом 5 докторских диссертаций. Нина Николаевна создала (в 2003 г.) и возглавляет школу по экологической биохимии, обучение в которой прошли многие молодые ученые ИБ КарНЦ РАН, в составе научного коллектива работают ведущие российские специалисты, научный коллектив проводит междисциплинарные исследования по ключевым направлениям научно-технологического развития России. Данная научная школа имеет научное признание и входит в число ведущих научных школ России, получив соответствующую государственную поддержку Президента РФ.

С 2002 по 2015 г. Н. Н. Немова руководила лабораторией экологической биохимии ИБ КарНЦ РАН. В течение 20 лет (с 1996 по 2016 г.) она возглавляла ИБ КарНЦ РАН в должности директора. Являясь инициативным и ярким деятелем науки, Нина Николаевна также успешно занималась и научно-организационной работой. В это время она председательствовала в Ученом совете института, являлась членом Президиума КарНЦ РАН. За период ее руководства институтом произошло его переоснащение технологичным оборудованием, позволяющим проводить передовые и современные молекулярно-генетические, биохимические и микроскопические исследования, ставить новые задачи и применять результаты исследова-

ний в прикладных сферах, актуальных для региона. В этот период проводится активная подготовка научных кадров: обучавшиеся в стенах института студенты продолжают научную деятельность в аспирантуре, а многие молодые ученые продолжают в Институте биологии свои исследования. Ведется активная международная научная деятельность, расширяется география совместных международных проектов – от Финляндии до Мексики. Институт ежегодно проводит международные и российские научные конференции, симпозиумы и съезды, а также круглые столы и семинары. С 2016 г. Нина Николаевна является руководителем научного направления «биологические науки» КарНЦ РАН, формирует научную концепцию и разрабатывает научно-исследовательские направления деятельности и развития центра.

Н. Н. Немова является экспертом РАН, РФФИ, уже много лет она член Бюро научного совета по ихтиологии и гидробиологии РАН, межведомственной ихтиологической комиссии (МИК), а также член Гидробиологического общества при РАН. Входит в состав редакционных советов и редколлегий таких рейтинговых российских научных журналов, как «Вопросы ихтиологии», «Известия РАН. Серия биологическая», «Биология внутренних вод», «Прикладная биохимия и микробиология», «Труды Карельского научного центра РАН», «Ученые записки Петрозаводского государственного университета».

Многогранная деятельность Нины Николаевны неоднократно находила многочисленные положительные рецензии и отзывы коллег, а также отмечена наградами разного уровня. Ей присвоено почетное звание «Заслуженный деятель науки Республики Карелия» (2000 г.), почетное звание «Заслуженный деятель науки Российской Федерации» (2003 г.), она награждена Почетной грамотой Совета Министров Республики Карелия (1993 г.), Почетной грамотой РАН и Профсоюза работников РАН (2000 г.), Почетной грамотой Минпромнауки РФ (2003 г.), Почетными грамотами Карельского научного центра РАН (1996, 2000 гг.). В 2010 г. она награждена орденом Дружбы, в 2011 г. ей присуждена Премия Благотворительного фонда поддержки науки им. В. Е. Соколова в области биологии и экологии. Указом Президента РФ от 15 марта 2021 года за большой вклад в развитие науки и многолетнюю добросовестную работу Н. Н. Немова награждена орденом Почета.

Сердечно и искренне поздравляем Нину Николаевну с 70-летием! Желаем крепкого здоровья, творческих успехов и воплощения

задуманных идей в жизнь, трудолюбивых и талантливых учеников и новых последователей. Вы являетесь источником жизненной энергии и мудрости, неиссякаемого оптимизма и примером профессионализма и трудолюбия. Пусть Ваши замечательные качества человека, ученого и организатора вдохновляют Вас и коллектив для новых научных поисков, продолжения инициативной и плодотворной работы, которая приведет к успеху и открытиям!

С. А. Мурзина

ОСНОВНЫЕ НАУЧНЫЕ ТРУДЫ Н. Н. НЕМОВОЙ ЗА 2012–2020 гг.

2012. Oogenesis and lipids in gonad and liver of daubed shanny (*Leptoclinus maculatus*) females from Svalbard waters // *Fish Physiology and Biochemistry*. Vol. 38(5). P. 1393–1407. (Совместно с S. A. Murzina, C. A. Meyer Ottesen, S. Falk-Petersen, H. Hop, O. G. Poluektova.)

2013. Lipids in the daubed shanny (Teleostei: *Leptoclinus maculatus*) in Svalbard waters // *Polar Biology*. Vol. 36, no. 11. P. 1619–1631. (Совместно с S. A. Murzina, Z. A. Nefedova, S. Falk-Petersen, H. Hop, T. R. Ryokolainen, C. A. Meyer Ottesen, P. O. Ripatti, J. Berge.)

Lipid Status of the Two High Latitude Fish Species, *Leptoclinus maculatus* and *Lumpenus fabricii* // *International Journal of Molecular Sciences*. Vol. 14, no. 4. P. 7048–7060. (Совместно с S. A. Murzina, Z. A. Nefedova, S. Falk-Petersen, P. O. Ripatti, T. R. Ruokolainen, S. N. Pekkoeva.)

2014. Metabolic enzymes activity and histomorphology in the liver of whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) and pike (*Esox lucius* L.) inhabiting a mineral contaminated lake // *Environmental Science and Pollution Research*. Vol. 21(23). P. 13342–13352. (Совместно с M. V. Churova, S. A. Murzina, O. V. Meschcheryakova.)

2015. Влияние экологических условий обитания на динамику жирных кислот у молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // *Экология*. № 3. С. 206–211. (Совместно с З. А. Нефедовой, С. А. Мурзиной, А. Е. Веселовым, П. О. Рипатти, Д. С. Павловым.)

Липидный статус молоди и взрослых особей беломорской сельди *Clupea pallasii maris albi* Berg (Clupeiformes, Clupeidae) // *Доклады АН*. Т. 460, № 4. С. 475–480. (Совместно с С. А. Мурзиной, З. А. Нефедовой, С. Н. Пеккоевой, П. О. Рипатти.)

Сравнительная характеристика липидного и жирнокислотного статуса икры атлантического лосося на стадии пигментации глаз в естественных и искусственных условиях // *Известия*

РАН. Серия биологическая. № 6. С. 581–588. (Совместно с З. А. Нефедовой, С. А. Мурзиной, А. Е. Веселовым, П. О. Рипатти.)

Features in the lipid status of two generations of fingerlings (0+) of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) inhabiting the Arenga River (Kola Peninsula) // *International Journal of Molecular Sciences*. Vol. 16, iss. 8. P. 17535–17545. (Совместно с Z. A. Nefedova, S. A. Murzina, A. E. Veselov.)

2016. Активность лизосомальных протеиназ (катепсинов В и D) в органах сельди *Clupea pallasii maris albi* Berg (Clupeidae) из разных заливов Белого моря // *Труды КарНЦ РАН*. № 6. С. 74–80. (Совместно с М. Ю. Крупновой, С. А. Мурзиной.)

Особенности энергетического метаболизма беломорской сельди *Clupea pallasii maris albi* berg (Clupeiformes, Clupeidae) Онежского, Двинского и Кандалакшского заливов Белого моря // *Доклады АН*. Т. 469, № 1. С. 173–177. (Совместно с О. В. Мещеряковой, М. В. Чуровой, С. А. Мурзиной.)

2017. Активность Na⁺/K⁺-АТФазы и содержание фосфолипидов у мидий *Mytilus edulis* L. при изменении температуры окружающей среды // *Прикладная биохимия и микробиология*. Т. 53, № 6. С. 611–615. (Совместно с Е. И. Кяйвярайнен, Н. Н. Фокиной.)

Белковая деградация в скелетных мышцах пестряток и смолтов атлантического лосося *Salmo salar* L. // *Известия РАН. Серия биологическая*. № 1. С. 63–68. (Совместно с Н. П. Канцеровой, Л. А. Лысенко, А. Е. Веселовым.)

Роль фосфолипидов в развитии молоди арктическо-бореального вида *Leptoclinus maculatus* (Stichaeidae) // *Вопросы ихтиологии*. Т. 57, № 4. С. 467–471. (Совместно с С. Н. Пеккоевой, С. А. Мурзиной, З. А. Нефедовой, Т. Р. Руokolainen, S. Falk-Petersen, J. Berge, O. J. Lønne.)

Сезонные изменения липидного состава тканей радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792), выращенной на различных кормах // *Ученые записки ПетрГУ*. № 6(167). С. 12–21. (Совместно с М. А. Назаровой, О. Б. Васильевой.)

Экологическая роль липидов и жирных кислот в раннем постэмбриональном развитии люмпена пятнистого *Leptoclinus maculatus* (Fries, 1838) из Конгсфьорда (о. Западный Шпицберген) в зимний период // *Экология*. № 3. С. 186–191. (Совместно с С. Н. Пеккоевой, С. А. Мурзиной, З. А. Нефедовой, П. О. Рипатти, S. Falk-Petersen, J. Berge, O. Lønne.)

Activity of metabolic enzymes and muscle-specific gene expression in parr and smolts Atlantic salmon *Salmo salar* L. of different age groups // *Fish Physiology and Biochemistry*. Vol. 43, iss. 4.

P. 1117–1130. (Совместно с M. V. Churova, O. V. Meshcheryakova, A. E. Veselov, D. Efremov.)

Intracellular proteolysis in Atlantic salmon *Salmo salar* fingerlings (0+) from different biotopes in an Arctic river (Varzuga River, White Sea Basin) // Polar Record. P. 153–159. (Совместно с E. I. Kaivarainen, M. Yu. Krupnova, A. E. Veselov, S. A. Murzina, D. S. Pavlov.)

Protein degradation systems in the skeletal muscles of parr and smolt Atlantic salmon *Salmo salar* L. and brown trout *Salmo trutta* L. // Fish Physiol. Biochem. Vol. 43, no. 4. P. 1187–1194. (Совместно с N. P. Kantserova, L. A. Lysenko, A. E. Veselov.)

Skeletal muscle protease activities in the early growth and development of wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Comp. Biochem. Physiol. Part B. Vol. 211C. P. 22–28. (Совместно с L. A. Lysenko, N. P. Kantserova, H. I. Kaivarainen, M. Ju. Krupnova.)

2018. Влияние геомагнитной бури на кальцийзависимые протеиназы семейства кальпаинов некоторых видов беспозвоночных и рыб // Биоорганическая химия. Т. 44, № 1. С. 71–77. (Совместно с Н. П. Канцеровой, В. В. Крыловым, Л. А. Лысенко.)

Жирнокислотный статус пресноводной и морской форм молоди кумжи (*Salmo trutta* L.) // Сибирский экологический журнал. Т. 25, № 3. С. 353–358. (Совместно с С. А. Мурзиной, З. А. Нефедовой, С. Н. Пеккоевой, А. Е. Веселовым, М. А. Ручьевым.)

Липидный и жирнокислотный статус печени и гонад трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (сем. Колюшковые, Gasterosteidae) с разных нерестилищ в Белом море // Известия РАН. Серия биологическая. № 6. С. 593–602. (Совместно с С. А. Мурзиной, З. А. Нефедовой, С. Н. Пеккоевой, В. П. Ворониным, Д. Л. Лайусом, Т. С. Ивановой.)

Сравнительная характеристика жирнокислотного профиля смолтов кумжи *Salmo trutta* L. и атлантического лосося *Salmo salar* L. в период смолтификации (река Индера, бассейн Белого моря) // Известия РАН. Серия биологическая. № 2. С. 144–149. (Совместно с З. А. Нефедовой, С. А. Мурзиной, С. Н. Пеккоевой.)

Экологические группы арктическо-бореального вида люмпена пятнистого *Leptoclinus maculatus* (Fries, 1838) в процессах роста и раннего развития // Экология. № 3. С. 225–233. (Совместно с С. Н. Пеккоевой, С. А. Мурзиной, Е. П. Иешко, З. А. Нефедовой, S. Falk-Petersen, J. Berge, O. Lonne.)

Dynamics of estradiol level during metamorphosis in the Daubed Shanny (*Leptoclinus maculatus* Fries, 1838) from Spitsbergen Island // Doklady Biological Sciences. Vol. 482. P. 188–190.

(Совместно с N. L. Rendakov, S. N. Pekkoeva, K. M. Nikerova, S. A. Murzina.)

The effect of intertidal habitat on seasonal lipid composition changes in blue mussels, *Mytilus edulis* L., from the White Sea // Polar Record. Vol. 54, iss. 2. P. 133–151. (Совместно с N. N. Fokina, T. R. Ruokolainen.)

2019. Жирные кислоты колюшки трехиглой (*Gasterosteus aculeatus*) Белого моря // Прикладная биохимия и микробиология. Т. 55, № 1. С. 93–97. (Совместно с С. А. Мурзиной, З. А. Нефедовой, С. Н. Пеккоевой, Д. Л. Лайусом.)

Липидный профиль молоди атлантического лосося *Salmo salar* в реке Летняя Золотица (Архангельская область, бассейн Белого моря) // Вопросы ихтиологии. Т. 59, № 3. С. 337–344. (Совместно с З. А. Нефедовой, С. А. Мурзиной, С. Н. Пеккоевой, Т. Р. Руоколайнен, А. Е. Веселовым, Д. А. Ефремовым.)

Содержание жирных кислот в кормовых объектах молоди лососевых рыб рек бассейна Онежского озера // Биология внутренних вод. Раздел Экологическая физиология и биохимия гидробионтов. № 1. С. 65–72. (Совместно с С. А. Мурзиной, З. А. Нефедовой, С. Н. Пеккоевой, А. Е. Веселовым, И. А. Барышевым, П. О. Рипатти.)

Эколого-биохимический статус атлантического лосося *Salmo salar* L. и кумжи *Salmo trutta* L. в раннем развитии // Журнал общей биологии. Т. 80, № 3. С. 175–186. (Совместно с С. А. Мурзиной, Л. А. Лысенко, О. В. Мещеряковой, М. В. Чуровой, Н. П. Канцеровой, З. А. Нефедовой, М. Ю. Крупновой, С. Н. Пеккоевой, Т. Р. Руоколайнен, А. Е. Веселовым, Д. А. Ефремовым.)

Changes in lipid composition and lipid peroxidation products content in the freshwater mussel *Anodonta cygnea* L. under cadmium effect // Limnology and Freshwater Biology. Vol. 5. P. 286–296. (Совместно с N. N. Fokina, O. V. Vasil'eva, T. R. Ruokolainen.)

First data on the parasite fauna of daubed shanny *Leptoclinus maculatus* (Fries, 1838) (Actinopterygii, Perciformes: Stichaeidae) in Svalbard waters // Polar Biology. Vol. 42, no. 4. P. 831–834. (Совместно с S. A. Murzina, S. G. Sokolov, S. N. Pekkoeva, E. P. Ieshko, R. Kristoffersen, S. Falk-Petersen.)

Muscle-specific gene expression and metabolic enzyme activities in Atlantic salmon *Salmo salar* L. fry reared under different photoperiod regimes // Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology. P. 110330. (Совместно с M. Churova, N. Shulgina, A. Kuritsyn, M. Krupnova.)

2020. Сравнительная характеристика жирнокислотного состава липидов заводской и дикой молоди атлантического лосося *Salmo sa-*

lar L. // Сибирский экологический журнал. Т. 27, № 2. С. 197–204. (Совместно с З. А. Нефедовой, С. А. Мурзиной, С. Н. Пеккоевой, В. П. Ворониным.)

Суточная динамика липидов и жирных кислот и активность ферментов энергетического и углеводного обмена у молоди лептоклинуса пятнистого *Leptoclinus maculatus* (Fries, 1838) разных стадий развития в условиях полярной ночи // Онтогенез. Т. 51, № 2. С. 143–153. (Совместно с С. А. Мурзиной, С. Н. Пеккоевой, М. В. Чуровой, З. А. Нефедовой, К. А. Филипповой, С. Фальк-Петерсеном.)

Dietary supplement with dihydroquercetin and arabinogalactan affects growth performance, intracellular protease activities and muscle-specific gene expression in bacterially infected *Onchorhynchus mykiss* // Int. Aquatic Res. Vol. 12(1). P. 63–73. (Совместно с N. Kantserova, L. Lysenko, M. Churova, E. Tushina, I. Sukhovskaya.)

Fatty acid composition of the postlarval daubed shanny (*Leptoclinus maculatus*) during the polar night // Polar Biology. Vol. 43. P. 657–664. (Совместно с S. N. Pekkoeva, S. A. Murzina, Z. A. Nefedova, S. Falk-Petersen, J. Berge, O. J. Lonne.)

The effect of the photoperiod on the fatty acid profile and weight in hatchery-reared underyearlings and yearlings of Atlantic salmon *Salmo salar* L. // Biomolecules. Vol. 10, no. 845. P. 1–20. (Совместно с Z. A. Nefedova, S. N. Pekkoeva, V. P. Voronin, N. S. Shulgina, M. V. Churova, S. A. Murzina.)

Tiny but fatty: lipids and fatty acids in the daubed shanny (*Leptoclinus maculatus*), a small fish in Svalbard waters // Biomolecules. Vol. 10(3). P. 368. (Совместно с S. A. Murzina, S. N. Pekkoeva, E. A. Kondakova, Z. A. Nefedova, K. A. Filippova, A. M. Orlov, J. Berge, S. Falk-Petersen.)

УТРАТЫ

АЛЕКСАНДР ЛЬВОВИЧ РАБИНОВИЧ (1948–2020)



10 декабря 2020 года скоропостижно ушел из жизни выдающийся российский ученый-биофизик, доктор физико-математических наук, главный научный сотрудник лаборатории экологической биохимии Института биологии КарНЦ РАН Александр Львович Рабинович.

Он родился 16 мая 1948 года в г. Уфе. Свою научную и творческую жизнь Александр Львович неразрывно связал с Институтом биологии, где работал с 1971 года после окончания физико-математического факультета Петрозаводского государственного университета. В 1987 году он защитил кандидатскую диссер-

тацию на тему «Континуум-модель для задач конформационной статистики макромолекул», а в 2006 году – докторскую диссертацию «Свойства ненасыщенных липидных мембранных систем и их компонентов: компьютерное моделирование». Александр Львович возглавлял исследования по таким направлениям, как молекулярная биофизика, физика и химия макромолекул, самоорганизующиеся системы, он занимался компьютерным моделированием мембран, изучением устойчивых тенденций во взаимосвязях между структурой, свойствами и функциональной ролью жирнокислотных цепей фосфолипидов. В рамках этих научных направлений неоднократно проводились конференции, семинары и научные школы различного уровня, в организации которых активное участие принимал Александр Львович.

Им впервые теоретически исследованы равновесные свойства более 300 углеводородных (жирнокислотных) цепей разного строения, содержащих до шести двойных связей (для этого был разработан и использован пакет программ для имитации методом Монте-Карло), а также свойства совокупности моно- и бислоев из молекул липидов с аналогичными жирнокислотными цепями (использован метод молекулярной динамики). В коллективе лаборатории им предложены критерии оценки состояния системы по биохимическим показателям. В последние годы он занимался разработкой подхода для описания некристаллографических симметричных свойств жирнокислотных цепей и их фрагментов.

А. Л. Рабинович – автор более 500 научных работ, в т. ч. в журналах «Биологические мем-

браны» (1999, 2007); «Биофизика (1985, 1990, 1994–1998, 2000, 2008); «Высокомолекулярные соединения» (1983, 1984, 1986, 1990); «Доклады Академии наук» (1983, 1990, 1999); «Журнал физической химии» (1994, 1998, 2000, 2002, 2004, 2015); «Кристаллография» (2019, 2020); «Труды КарНЦ РАН» (2004, 2012, 2013, 2017); «Успехи современной биологии» (1994); «Biochimica et Biophysica Acta» (1991, 2016); «Chemistry and Physics of Lipids» (1991); «European Biophysics Journal» (2018); «Journal of Biological Physics» (1999); «The Journal of Chemical Physics» (2005); «Journal of Physics: Conference Series» (2014); «Macromolecular Chemistry and Physics» (1991); «Physical Review E.» (2003, 2007); «Polymer Science C.» (2013); «Soft Matter» (2011). Он являлся ответственным редактором и автором трех глав книги «Методы компьютерного моделирования для исследования полимеров и биополимеров» (отв. ред. В. А. Иванов, А. Л. Рабинович, А. Р. Хохлов. М.: Книжный дом «Либроком», 2009); автором главы в книге «Biomembrane simulations. Computational Studies of Biological Membranes» (Ed. M. L. Berkowitz. Boca Raton, London, N. Y.: CRC Press, 2019).

Александр Львович вел большую проектную деятельность, его исследования регулярно получали поддержку российских и международных фондов. Под его руководством и с его участием успешно выполнены проекты РФФИ,

ФЦН, он являлся одним из ведущих ученых коллектива научной школы по экологической биохимии (рук. Н. Н. Немова), получившей грантовую поддержку Совета по грантам Президента РФ. Он был деятельным участником международных проектов NWO (Нидерланды, Россия), INTAS (Венгрия, Италия, Россия), Visby (Швеция, Россия), программы FP7 Евросоюза (Ирландия, Швеция, Великобритания, Россия).

Александр Львович активно занимался научно-педагогической и научно-организационной работой, являясь членом совета по защите докторских и кандидатских диссертаций ПетрГУ, экспертом отдела «Химия» РФФИ.

За научные достижения А. Л. Рабинович удостоен степени лауреата государственной научной стипендии для выдающихся ученых РФ. Ему присвоено почетное звание «Заслуженный деятель науки РК». Александр Львович неоднократно награждался почетными грамотами Президиума РАН, Президиума КарНЦ РАН.

В лице Александра Львовича Рабиновича российская наука и международное научное сообщество понесли невосполнимую утрату. Память об Александре Львовиче как о ярком ученом, инициативном организаторе науки, невероятно отзывчивом и прекрасном человеке навсегда сохранится в коллективе лаборатории экологической биохимии, а его исследования будут продолжены.

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

(требования к работам, представляемым к публикации
в «Трудах Карельского научного центра Российской академии наук»)

«Труды Карельского научного центра Российской академии наук» (далее – Труды КарНЦ РАН) публикуют результаты завершённых оригинальных исследований в различных областях современной науки: теоретические и обзорные статьи, сообщения, материалы о научных мероприятиях (симпозиумах, конференциях и др.), персоналии (юбилеи и даты, потери науки), статьи по истории науки. Представляемые работы должны содержать новые, ранее не публиковавшиеся данные.

Статьи проходят обязательное рецензирование. Решение о публикации принимается редакционной коллегией серии или тематического выпуска Трудов КарНЦ РАН после рецензирования, с учётом научной значимости и актуальности представленных материалов. Редколлегия серий и отдельных выпусков Трудов КарНЦ РАН оставляет за собой право возвращать без регистрации рукописи, не отвечающие настоящим правилам.

При получении редакцией рукопись регистрируется (в случае выполнения авторами основных правил ее оформления) и направляется на отзыв рецензентам. Отзыв состоит из ответов на типовые вопросы анкеты и может содержать дополнительные расширенные комментарии. Кроме того, рецензент может вносить замечания и правки в текст рукописи. Авторам высылаются электронная версия анкеты и комментарии рецензентов. Доработанный экземпляр автор должен вернуть в редакцию вместе с первоначальным экземпляром и ответом на все вопросы рецензента не позднее чем через месяц после получения рецензии. Перед опубликованием авторам высылаются распечатанная версия статьи, которая вычитывается, подписывается авторами и возвращается в редакцию.

Журнал имеет полноценную электронную версию на базе Open Journal System (OJS), позволяющую перевести предоставление и редактирование рукописи, общение автора с редколлегиями серий и рецензентами в электронный формат и обеспечивающую прозрачность процесса рецензирования при сохранении анонимности рецензентов (<http://journals.krc.karelia.ru/>).

Редакционный совет журнала «Труды Карельского научного центра РАН» (Труды КарНЦ РАН) определил для себя в качестве одного из приоритетов полную открытость издания. Это означает, что пользователям на условиях свободного доступа разрешается: читать, скачивать, копировать, распространять, печатать, искать или находить полные тексты статей журнала по ссылке без предварительного разрешения от издателя и автора. Учредители журнала берут на себя все расходы по редакционно-издательской подготовке статей и их опубликованию.

Содержание номеров Трудов КарНЦ РАН, аннотации и полнотекстовые электронные варианты статей, а также другая полезная информация, включая настоящие Правила, доступны на сайтах – <http://transactions.krc.karelia.ru>; <http://journals.krc.karelia.ru>

Почтовый адрес редакции: 185000, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, КарНЦ РАН, редакция Трудов КарНЦ РАН. Телефон: (8142) 762018.

ПРАВИЛА ОФОРМЛЕНИЯ РУКОПИСИ

Статьи публикуются на русском или английском языке. Рукописи должны быть тщательно выверены и отредактированы авторами.

Объём рукописи (включая таблицы, список литературы, подписи к рисункам, рисунки) не должен превышать: для обзорных статей – 30 страниц, для оригинальных – 25, для сообщений – 15, для хроники и рецензий – 5–6. Объём рисунков не должен превышать 1/4 объёма статьи. Рукописи большего объёма (в исключительных случаях) принимаются при достаточном обосновании по согласованию с ответственным редактором.

При оформлении рукописи применяется полуторный межстрочный интервал, шрифт Times New Roman, кегль 12, выравнивание по обоим краям. Размер полей страницы – 2,5 см со всех сторон. Все страницы, включая список литературы и подписи к рисункам, должны иметь сплошную нумерацию в нижнем правом углу. Страницы с рисунками не нумеруются.

Рукописи подаются в электронном виде в формате MS Word на сайте <http://journals.krc.karelia.ru> либо на e-mail: trudy@krc.karelia.ru или представляются в редакцию лично (г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, каб. 502).

ОБЩИЙ ПОРЯДОК РАСПОЛОЖЕНИЯ ЧАСТЕЙ СТАТЬИ

Элементы статьи должны располагаться в следующем порядке: *УДК* курсивом на первой странице, в левом верхнем углу; заглавие статьи на русском языке заглавными буквами полужирным шрифтом; инициалы, фамилии всех авторов на русском языке полужирным шрифтом; полное название организации – места работы каждого автора в именительном падеже на русском языке курсивом (если авторов несколько и работают они в разных учреждениях, следует отметить арабскими цифрами соответствие фамилий авторов учреждениям, в которых они работают; если все авторы статьи работают в одном учреждении, можно не указывать место работы каждого автора отдельно); аннотация на русском языке; ключевые слова на русском языке; инициалы, фамилии всех авторов на английском языке полужирным шрифтом; название статьи на английском языке заглавными буквами полужирным шрифтом; аннотация на английском языке; ключевые слова на английском языке; текст статьи (статья экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: **Введение. Материалы и методы. Результаты и обсуждение. Выводы** либо **Заключение**); благодарности и указание источников финансирования выполненных исследований; списки литературы: с библиографическими описаниями на языке и алфавите оригинала (**Литература**) и транслитерированный в латиницу с переводом русскоязычных источников на английский язык (**References**); двуязычные таблицы (на русском и английском языках); рисунки; подписи к рисункам на русском и английском языках.

Сведения об авторах: фамилии, имена, отчества всех авторов полностью на русском и английском языке; полный почтовый адрес каждой организации (с указанием почтового индекса) на русском и английском языке; должности, ученые звания, ученые степени авторов; адрес электронной почты каждого автора; телефон для контактов с авторами статьи (можно один на всех авторов).

ЗАГЛАВИЕ СТАТЬИ должно точно отражать содержание статьи* и состоять из 8–10 значимых слов.

АННОТАЦИЯ должна быть лишена вводных фраз, создавать возможно полное представление о содержании статьи и иметь объем не менее 200 слов. Рукопись с недостаточно раскрывающей содержание аннотацией может быть отклонена.

Отдельной строкой приводится перечень КЛЮЧЕВЫХ СЛОВ (не менее 5). Ключевые слова или словосочетания отделяются друг от друга точкой с запятой, в конце фразы ставится точка. Слова, фигурирующие в заголовке статьи, ключевыми являться не могут.

Раздел «Материалы и методы» должен содержать сведения об объекте исследования с обязательным указанием латинских названий и сводок, по которым они приводятся, авторов классификаций и пр. Транскрипция географических названий должна соответствовать атласу последнего года издания. Единицы физических величин приводятся по Международной системе СИ. Желательна статистическая обработка всех количественных данных. Необходимо возможно точнее обозначать местонахождения (в идеале – с точным указанием географических координат).

Изложение результатов должно заключаться не в пересказе содержания таблиц и графиков, а в выявлении следующих из них закономерностей. Автор должен сравнить полученную им информацию с имеющейся в литературе и показать, в чем заключается ее новизна. Следует ссылаться на табличный и иллюстративный материал так: на рисунки, фотографии и таблицы в тексте (рис. 1, рис. 2, табл. 1, табл. 2 и т. д.), фотографии, помещаемые на вкладышах (рис. I, рис. II). Обсуждение завершается формулировкой в разделе «Заключение» основного вывода, которая должна содержать конкретный ответ на вопрос, поставленный во «Введении». Ссылки на литературу в тексте даются фамилиями, например: Карху, 1990 (один автор); Раменская, Андреева, 1982 (два автора); Крутов и др., 2008 (три автора или более) либо начальным словом библиографического описания источника, приведенного в списке литературы, и заключаются в квадратные скобки. При перечислении нескольких источников работы располагаются в хронологическом порядке, например: [Иванов, Топоров, 1965; Успенский, 1982; Erwin et al., 1989; Атлас..., 1994; Longman, 2001].

ТАБЛИЦЫ нумеруются в порядке упоминания их в тексте, каждая таблица имеет свой заголовок. Заголовки таблиц, заголовки и содержание столбцов, строк, а также примечания приводятся на русском и английском языках. На полях бумажного экземпляра рукописи (слева) карандашом указываются места расположения таблиц при первом упоминании их в тексте. Диаграммы и графики не должны дублировать таблицы. Материал таблиц должен быть понятен без дополнительного обращения к тексту. Все сокращения, использованные в таблице, поясняются в Примечании, расположенном под ней. При повторении цифр в столбцах нужно их повторять, при повторении слов – в столбцах ставить кавычки. Таблицы могут быть книжной или альбомной ориентации (при соблюдении вышеуказанных параметров страницы).

РИСУНКИ при первичной подаче материала в редакцию вставляются в общий текстовый файл. При сдаче материала, принятого в печать, все рисунки должны быть представлены в виде отдельных файлов в формате TIFF (*.TIF) или JPG. Графические материалы должны быть снабжены распечатками с указанием желательного размера рисунка, пожеланий и требований к конкретным иллюстрациям. На каждый рисунок должна быть как минимум одна ссылка в тексте. Иллюстрации объектов, исследованных с помощью фотосъемки, микроскопа (оптического, элек-

* Названия видов приводятся на латинском языке КУРСИВОМ, в скобках указываются высшие таксоны (семейства), к которым относятся объекты исследования.

тронного трансмиссионного и сканирующего), должны сопровождаться масштабными линейками, причем в подрисуночных подписях надо указать длину линейки. Приводить данные о кратности увеличения необязательно, поскольку при публикации рисунков размеры изменятся. Крупномасштабные карты желательно приводить с координатной сеткой, обозначениями населенных пунктов и/или названиями физико-географических объектов и разной фактурой для воды и суши. В углу карты желательна врезка с мелкомасштабной картой, где был бы указан участок, увеличенный в крупном масштабе в виде основной карты.

ПОДПИСИ К РИСУНКАМ приводятся на русском и английском языках, должны содержать достаточно полную информацию, для того чтобы приводимые данные могли быть понятны без обращения к тексту (если эта информация уже не дана в другой иллюстрации). Аббревиации расшифровываются в подрисуночных подписях, детали на рисунках следует обозначать цифрами или буквами, значение которых также приводится в подписях.

ЛАТИНСКИЕ НАЗВАНИЯ. В расширенных латинских названиях таксонов не ставится запятая между фамилией авторов и годом, чтобы была понятна разница между полным названием таксона и ссылкой на публикацию в списке литературы. Названия таксонов рода и вида печатаются курсивом. Вписывать латинские названия в текст от руки недопустимо. Для флористических, фаунистических и таксономических работ при первом упоминании в тексте и таблицах приводится русское название вида (если такое название имеется) и полностью – латинское, с автором и желательно с годом, например: водяной ослик (*Asellus aquaticus* (L., 1758)). В дальнейшем можно употреблять только русское название или сокращенное латинское без фамилии автора и года опубликования, например, для брюхоногого моллюска *Margarites groenlandicis* (Gmelin, 1790) – *M. groenlandicus* или для подвида *M. g. umbilicalis*.

СОКРАЩЕНИЯ. Разрешаются лишь общепринятые сокращения – названия мер, физических, химических и математических величин и терминов и т. п. Все сокращения должны быть расшифрованы, за исключением небольшого числа общеупотребительных.

БЛАГОДАРНОСТИ. В этой рубрике выражается признательность частным лицам, сотрудникам учреждений и фондам, оказавшим содействие в проведении исследований и подготовке статьи, а также указываются источники финансирования работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ. Пристатейные ссылки и/или списки пристатейной литературы следует оформлять по ГОСТ Р 7.0.5-2008. Библиографическая ссылка. Общие требования и правила составления (http://www.bookchamber.ru/GOST_P_7.0.5.-2008). Список работ представляется в алфавитном порядке. Все ссылки даются на языке оригинала (названия на японском, китайском и других языках, использующих нелатинский шрифт, пишутся в русской транскрипции). Сначала приводится список работ на русском языке и на языках с близким алфавитом (украинский, болгарский и др.), а затем – работы на языках с латинским алфавитом. В списке литературы между инициалами ставится пробел.

ТРАНСЛИТЕРИРОВАННЫЙ СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ (REFERENCES). Приводится отдельным списком, повторяя все позиции основного списка литературы. Библиографические описания русскоязычных работ даются в латинской транслитерации, рядом в квадратных скобках помещается их перевод на английский язык. Выходные данные приводятся на английском языке (допускается транслитерация названия издательства). При наличии переводной версии источника можно указать ее. Описания прочих работ приводятся на языке оригинала. Для составления списка рекомендуется использование бесплатных онлайн-сервисов транслитерации, вариант BSI.

Внимание! С 2015 года каждой статье, публикуемой в «Трудах Карельского научного центра РАН», редакцией присваивается уникальный идентификационный номер цифрового объекта (DOI) и статья включается в базу данных Crossref. **Обязательным условием является указание в списках литературы DOI для тех работ, у которых он есть.**

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ 1-Й СТРАНИЦЫ

УДК 631.53.027.32:635.63

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ РЕЖИМОВ ПРЕДПОСЕВНОГО ЗАКАЛИВАНИЯ СЕМЯН НА ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ ОГУРЦА

Е. Г. Шерудило¹, М. И. Сысоева¹, Г. Н. Алексейчук², Е. Ф. Марковская¹

¹Институт биологии Карельского научного центра РАН

²Институт экспериментальной ботаники НАН Республики Беларусь им. В. Ф. Купревича

Аннотация на русском языке

Ключевые слова: *Cucumis sativus* L.; кратковременное снижение температуры; устойчивость.

E. G. Sherudilo, M. I. Sysoeva, G. N. Alekseichuk, E. F. Markovskaya. EFFECTS OF DIFFERENT REGIMES OF SEED HARDENING ON COLD RESISTANCE IN CUCUMBER PLANTS

Аннотация на английском языке

Keywords: *Cucumis sativus* L.; temperature drop; resistance.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ТАБЛИЦЫ

Таблица 2. Ультраструктура клеток мезофилла листа в последствии 10-минутного охлаждения (2 °C) проростков или корней пшеницы

Table 2. Ultrastructure of leaf mesophyll cells after the exposure of wheat seedlings or roots to 10 min of chilling at 2 °C

Показатель Index	Контроль Control	Охлаждение проростков Seedling chilling	Охлаждение корней Root chilling
Площадь среза хлоропласта, мкм ² Chloroplast cross-sectional area, μm ²	10,0 ± 0,7	13,5 ± 1,1	12,7 ± 0,5
Площадь среза митохондрии, мкм ² Mitochondria cross-sectional area, μm ²	0,4 ± 0,03	0,5 ± 0,03	0,6 ± 0,04
Площадь среза пероксисомы, мкм ² Peroxisome cross-sectional area, μm ²	0,5 ± 0,1	0,5 ± 0,1	0,7 ± 0,1
Число хлоропластов на срезе клетки, шт. Number of chloroplasts in cell cross-section	9 ± 1	8 ± 1	10 ± 1
Число митохондрий на срезе клетки, шт. Number of mitochondria in cell cross-section	8 ± 1	8 ± 1	10 ± 1
Число пероксисом на срезе клетки, шт. Number of peroxisomes in cell cross-section	2 ± 0,3	2 ± 0,3	3 ± 0,4

Примечание. Здесь и в табл. 3: все параметры ультраструктуры измеряли через 24 ч после охлаждения.

Note. Here and in Tab. 3 all ultrastructure parameters were measured 24 h after chilling.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ПОДПИСИ К РИСУНКУ

Рис. 1. Северный точильщик (*Hadrobregmus confuses* Kraaz.)

Fig. 1. Woodboring beetle *Hadrobregmus confuses* Kraaz.

Рис. 5. Результаты изучения кристаллитов и демпферных зон в образце кварца из Дульдурги:

(а) – электронная микрофотография кварца; (б) – картина микродифракции, полученная для участка 1 в области кристаллитов; (в) – картина микродифракции, отвечающая участку 2 в области демпферных зон

Fig. 5. Results of the study of crystallites and damping zones in a quartz sample from Duldurga:

(а) – electron microphotograph of the quartz sample; (б) – microdiffraction image of site 1 in the crystallite area; (в) – microdiffraction image corresponding to site 2 in the damping area

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ СПИСКА ЛИТЕРАТУРЫ

Ссылки на книги

Вольф Г. Н. Дисперсия оптического вращения и круговой дихроизм в органической химии / Ред. Г. Снатцке. М.: Мир, 1970. С. 348–350.

Патрушев Л. И. Экспрессия генов. М.: Наука, 2000. 830 с.

Knorre D. G., Laric O. L. Theory and practice in affinity techniques / Eds P. V. Sundaram, F. L. Eckstein. N. Y., San Francisco: Acad. Press, 1978. P. 169–188.

References:

Vol'f G. N. Dispersiya opticheskogo vrashheniya i krugovoj dikhroizm v organicheskoy khimii [Optical rotatory dispersion and circular dichroism in Organic Chemistry]. Ed. G. Snattske. Moscow: Mir, 1970. P. 348–350.

Patrushev L. I. Ekspressiya genov [Gene expression]. Moscow: Nauka, 2000. 830 p.

Knorre D. G., Laric O. L. Theory and practice in affinity techniques. Eds P. V. Sundaram, F. L. Eckstein. N. Y., San Francisco: Acad. Press, 1978. P. 169–188.

Ссылки на статьи

Викторов Г. А. Межвидовая конкуренция и сосуществование экологических гомологов у паразитических перепончатокрылых // Журн. общ. биол. 1970. Т. 31, № 2. С. 247–255.

Grove D. J., Loisesides L., Nott J. Satiation amount, frequency of feeding and emptying rate in *Salmo gairdneri* // J. Fish. Biol. 1978. Vol. 12, no. 4. P. 507–516.

Noctor G., Queval G., Mhamdi A., Chaouch A., Foyer C. H. Glutathione // Arabidopsis Book. American Society of plant Biologists, Rockville, MD. 2011. doi:10.1199/tab.0142

References:

Viktorov G. A. Mezhhvidovaya konkurentsiya i sosushhestvovanie ehkologicheskikh gomologov u paraziticheskikh pereponchatokrylykh [Interspecific competition and coexistence ecological homologues in parasitic Hymenoptera]. *Zhurn. obshh. biol.* [Biol. Bull. Reviews]. 1970. Vol. 31, no. 2. P. 247–255.

Grove D. J., Loisesides L., Nott J. Satiation amount, frequency of feeding and emptying rate in *Salmo gairdneri*. *J. Fish. Biol.* 1978. Vol. 12, no. 4. P. 507–516.

Noctor G., Queval G., Mhamdi A., Chaouch A., Foyer C. H. Glutathione. Arabidopsis Book. American Society of plant Biologists, Rockville, MD. 2011. doi: 10.1199/tab.0142

Ссылки на материалы конференций

Марьинских Д. М. Разработка ландшафтного плана как необходимое условие устойчивого развития города (на примере Тюмени) // Экология ландшафта и планирование землепользования: тезисы докл. Всерос. конф. (Иркутск, 11–12 сент. 2000 г.). Новосибирск, 2000. С. 125–128.

References:

Mar'inskikh D. M. Razrabotka landshaftnogo plana kak neobkhodimoe uslovie ustoichivogo razvitiya goroda (na primere Tyumeni) [Landscape planning as a necessary condition for sustainable development of a city (example of Tyumen)]. *Ekologiya landshafta i planirovanie zemlepol'zovaniya: Tezisy dokl. Vseros. konf.* (Irkutsk, 11–12 sent. 2000 g.) [Landscape ecology and land-use planning: abstracts of all-Russian conference (Irkutsk, Sept. 11–12, 2000)]. Novosibirsk, 2000. P. 125–128.

Ссылки на диссертации или авторефераты диссертаций

Шефтель Б. И. Экологические аспекты пространственно-временных межвидовых взаимоотношений землероек Средней Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 23 с.

Лозовик П. А. Гидрогеохимические критерии состояния поверхностных вод гумидной зоны и их устойчивости к антропогенному воздействию: Дис. ... докт. хим. наук. Петрозаводск, 2006. 481 с.

References:

Sheftel' B. I. Ekologicheskie aspekty prostranstvenno-vremennykh mezhvidovykh vzaimootnoshenii zemlerоек Srednei Sibiri [Ecological aspects of spatio-temporal interspecies relations of shrews of Middle Siberia]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow, 1985. 23 p.

Lozovik P. A. Hidrogeokhimicheskie kriterii sostoyaniya poverkhnostnykh vod gumidnoi zony i ikh ustoichivosti k antropogennomu vozdeistviyu [Hydrogeochemical criteria of the state of surface water in humid zone and their tolerance to anthropogenic impact]: DSc (Dr. of Chem.) thesis. Petrozavodsk, 2006. 481 p.

Ссылки на патенты

Патент РФ № 2000130511/28.04.12.2000.

Еськов Д. Н., Серегин А. Г. Оптико-электронный аппарат // Патент России № 2122745. 1998. Бюл. № 33.

References:

Patent RF № 2000130511/28. 04.12.2000 [Russian patent No. 2000130511/28. December 4, 2000].

Es'kov D. N., Seregin A. G. Optiko-elektronnyi apparat [Optoelectronic apparatus]. Patent Rossii № 2122745 [Russian patent No. 2122745]. 1998. Bulletin No. 33.

Ссылки на архивные материалы

Гребенщиков Я. П. К небольшому курсу по библиографии: материалы и заметки, 26 февр. – 10 марта 1924 г. // ОР РНБ. Ф. 41. Ед. хр. 45. Л. 1–10.

References:

Grebenshchikov Ya. P. K nebol'shomu kursu po bibliografii: materialy i zametki, 26 fevr. – 10 marta 1924 g. [Brief course on bibliography: the materials and notes, Febr. 26 – March 10, 1924]. OR RNB. F. 41. St. un. 45. L. 1–10.

Ссылки на интернет-ресурсы

Паринов С. И., Ляпунов В. М., Пузырев Р. Л. Система Соционет как платформа для разработки научных информационных ресурсов и онлайн-сервисов // Электрон. б-ки. 2003. Т. 6, вып. 1. URL: <http://www.elbib.ru/index.phtml?page=elbib/rus/journal/2003/part1/PLP/> (дата обращения: 25.12.2015).

Демография. Официальная статистика / Федеральная служба государственной статистики [Электронный ресурс]. URL: <http://www.gks.ru/> (дата обращения: 25.12.2015).

References:

Parinov S. I., Lyapunov V. M., Puzyrev R. L. Sistema Sotsionet kak platforma dlya razrabotki nauchnykh informatsionnykh resursov i onlainovykh servisov [Socionet as a platform for development of scientific information resources and online services]. Elektron. b-ki [Digital library]. 2003. Vol. 6, iss. 1. URL: <http://www.elbib.ru/index.phtml?page=elbib/rus/journal/2003/part1/PLP/> (accessed: 25.11.2006).

Demografija. Oficial'naja statistika [Demography. Official statistics]. Federal'naja sluzhba gosudarstvennoj statistiki [Federal state statistics service]. URL: <http://www.gks.ru/> (accessed: 25.12.2015).

Ссылки на электронные ресурсы на CD-ROM

Государственная Дума, 1999–2003 [Электронный ресурс]: электронная энциклопедия / Аппарат Гос. Думы Федер. Собрания Рос. Федерации. М., 2004. 1 CD-ROM.

References:

Gosudarstvennaya Duma, 1999–2003 [State Duma, 1999–2003]. Electronic encyclopedia. The office of the State Duma of the Federal Assembly of the Russian Federation. Moscow, 2004. 1 CD-ROM.

Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences

No. 3, 2021

“EXPERIMENTAL BIOLOGY”

TABLE OF CONTENTS

REVIEWS

K. M. Nikerova, N. A. Galibina, O. V. Chirva, A. V. Klimova (Uspenskaya). REACTIVE OXYGEN SPECIES AND ANTIOXIDANT SYSTEM COMPONENTS – PARTICIPANTS OF PLANT METABOLISM. RELATIONSHIPS WITH PHENOLIC AND CARBOHYDRATE METABOLISM	5
L. V. Vetchinnikova, A. F. Titov. ASSESSMENT OF CURLY BIRCH INTRODUCTION PROSPECTS	21
T. G. Shibaeva, E. G. Sherudilo, A. F. Titov. ALGAL EXTRACTS AS PLANT GROWTH BIOSTIMULANTS	36

ORIGINAL PAPERS

A. K. Zadornaya, N. M. Kaznina, E. S. Kholoptseva. EFFECT OF ELEVATED ZINC CONCENTRATIONS IN THE SUBSTRATE ON THE GROWTH AND PHOTOSYNTHETIC APPARATUS OF WHITE MUSTARD	68
L. V. Topchieva, O. V. Balan, V. A. Korneva, I. E. Malysheva. THE NITRIC OXIDE LEVEL IN THE BLOOD OF HEALTHY PEOPLE AND PATIENTS WITH ARTERIAL HYPERTENSION CARRYING DIFFERENT ALLELE VARIANTS OF THE <i>ACE</i> (RS4340) AND <i>CYP11B2</i> (RS1799998) GENES	77
I. I. Okulova, I. A. Domskey, M. A. Koshurnikova. ARCUSITE EFFECT ON REPRODUCTION IN RED FOX (<i>VULPES VULPES</i> L.)	84
A. G. Kudyasheva, A. V. Ermakova. RELATIONSHIP BETWEEN MORPHOPHYSIOLOGICAL AND BIO-CHEMICAL INDICES IN THE LIVER OF TUNDRA VOLES FROM AREAS WITH NATURALLY ELEVATED RADIOACTIVITY LEVELS	91

RESEARCH METHODS

S. V. Bugmyrin, V. V. Yakovlev, L. A. Bespyatova. SMALL MAMMAL TRAP LINE WITH CAPTURE TIME LOGGING.	103
---	-----

SHORT COMMUNICATIONS

O. A. Loskutova. ZOOBENTHOS OF THE ARCTIC RIVER SULA (NORTHERN TIMAN, MALOZEMELSKAYA TUNDRA)	109
--	-----

HISTORY OF THE KARELIAN RESEARCH CENTRE RAS: PEOPLE AND EVENTS

L. V. Vetchinnikova. Vladimir I. Ermakov (1919–1999).	119
A. F. Titov, N. M. Kaznina, E. S. Kholoptseva, A. A. Ignatenko. Stanislav N. Drozdov (1930–2014) . . .	125

DATES AND ANNIVERSARIES

S. A. Murzina. Nina N. Nemova (on the 70th anniversary) 138

BEREAVEMENTS

Alexander L. Rabinovich (1948–2020). 144

INSTRUCTIONS FOR AUTHORS 146

Научный журнал

**Труды Карельского научного центра
Российской академии наук**
№ 3, 2021

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ БИОЛОГИЯ

*Печатается по решению Ученого совета
Федерального исследовательского центра
«Карельский научный центр Российской академии наук»*

Выходит 12 раз в год

Издание зарегистрировано Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций
Регистрационная запись ПИ № ФС 77-72429 от 28.02.2018 г.

Редактор А. И. Мокеева
Компьютерная верстка Г. О. Предтеченский

Подписано в печать 23.03.2021. Дата выхода 31.03.2021. Формат 60x84^{1/8}.
Печать офсетная. Уч.-изд. л. 16,3. Усл. печ. л. 17,9.
Тираж 100 экз. Заказ 648. Цена свободная

Учредитель и издатель: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук»
185910, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11

Оригинал-макет: Редакция научного издания «Труды КарНЦ РАН»

Типография: Редакционно-издательский отдел КарНЦ РАН
185003, г. Петрозаводск, пр. А. Невского, 50