

Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр
Российской академии наук»



ТРУДЫ

КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

№ 11, 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. ХЁЛЪТТЯ, 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. 11, 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 (KarRC RAS), 2021

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

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

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 575.826:577.21:582.683.2

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ И ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ РАСТЕНИЙ (НА ПРИМЕРЕ МОДЕЛЬНОГО ВИДА *ARABIDOPSIS THALIANA*)

О. М. Федоренко, М. В. Зарецкая, О. Н. Лебедева

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

Представленный обзор публикаций посвящен исследованию генетических и эпигенетических основ процессов адаптации живых организмов, в частности растений. Большой интерес к данной теме объясняется ее значением в понимании эволюционных изменений и механизмов сохранения популяций и видов. В статье рассматриваются вопросы генетического контроля адаптивно значимых признаков растений (времени начала цветения и периода покоя семян) и эпигенетические механизмы регуляции активности генов, отвечающих за процессы адаптации, на примере модельного вида *Arabidopsis thaliana*. Описаны различные стратегии жизненных циклов растений, основанные на сроках прорастания семян и времени начала цветения, адаптивная ценность которых может варьировать в зависимости от климата. Предполагается, что такая неоднородность жизненных стратегий является своеобразной формой защиты популяций от риска вымирания. Анализ литературных данных позволил авторам выделить три гена – *FLC*, *FT*, *DOG1*, описанных исследователями как ключевые в контроле адаптивно значимых признаков растений, и рассмотреть механизмы регуляции их активности в различных условиях среды. В обзоре представлены молекулярные механизмы, координирующие активность генов на транскрипционном уровне: хроматиновые модификации, метилирование гистонов, участие микроРНК (miRNA) и длинных некодирующих антисмысловых РНК (lincRNA) в подавлении экспрессии генов, альтернативный сплайсинг, альтернативное полиаденилирование, активация экспрессии генов с помощью фактора транскрипции bZIP и некоторые другие. Установлено, что одним из важных механизмов адаптации является адаптивная плейотропия, возможная благодаря тому, что покой и цветение могут координированно регулироваться через перекрывающиеся молекулярные пути.

Ключевые слова: адаптация; эпигенетика; *Arabidopsis thaliana*; покой семян; время начала цветения; транскрипционная активность генов *FLC*, *FT*, *DOG1*.

O. M. Fedorenko, M. V. Zaretskaya, O. N. Lebedeva. GENETIC AND EPIGENETIC MECHANISMS OF PLANT ADAPTATION (EXAMPLE OF THE MODEL SPECIES *ARABIDOPSIS THALIANA*)

This review of the literature focuses the studies of the genetic and epigenetic foundations of adaptation processes in living organisms, in particular, plants. The great interest in this topic is explained by its importance in understanding evolutionary changes and the mechanisms of conservation of populations and species. The article discusses the genetic control of adaptively significant plant traits (timing of flowering onset and seed dormancy) and the epigenetic mechanisms of regulating the activity of the genes responsible for adaptation processes using the model species *Arabidopsis thaliana*. We discuss the various strategies of plant life cycles based on the timing of seed germination and the timing of flowering onset, whose adaptive value can vary depending on the climate. Such heterogeneity of life strategies is supposed to be a kind of insurance of populations against the risk of extinction. Analysis of the literature revealed three genes (*FLC*, *FT*, *DOG1*) that researchers described as key controls of adaptively significant plant traits, and the mechanisms of regulating their activity under various environmental conditions were studied. The review presents the molecular mechanisms that coordinate gene activity at the transcriptional level: chromatin modifications, histone methylation, participation of microRNA (miRNA) and long noncoding antisense RNA (lincRNA) in the suppression of gene expression, alternative splicing, alternative polyadenylation, activation of gene expression by bZIP transcription factor, and some others. It has been established that an important adaptation mechanism is adaptive pleiotropy, which is enabled by the fact that seed dormancy and flowering can be co-regulated through overlapping molecular pathways.

Keywords: adaptation; epigenetics; *Arabidopsis thaliana*; seed dormancy; timing of flowering onset; transcriptional activity of *FLC*, *FT*, *DOG1* genes.

Введение

Проблема адаптации живых организмов к условиям окружающей среды продолжает оставаться наиболее актуальной в современной биологии. В последнее время наблюдается огромный прогресс в изучении генетических и эпигенетических механизмов, участвующих в процессах адаптации. Именно эпигенетические механизмы позволяют организму адаптироваться к флуктуациям климатических условий быстрее, чем изменение генотипа в результате отбора и эволюции. Другими словами, эпигенетика в отличие от генетики изучает обратимые наследственные изменения функционирования гена (модификация экспрессии), которые не сопровождаются изменением нуклеотидной последовательности ДНК. Растения являются замечательными моделями для подобных исследований. Высшие растения по сравнению с животными ведут прикрепленный образ жизни, поэтому они в значительной степени зависят от климатических условий окружающей среды и имеют принципиально иную жизненную стратегию, связанную с адаптацией. В частности, установлено, что в развитии растений задействовано значительно большее количество регуляторных генов, чем у животных, среди которых главное место занимают MADS-гены. Они кодируют особые бел-

ки – транскрипционные факторы, экспрессия которых в ряде случаев находится под эпигенетическим контролем [Лутова, 2005; Медведев, Шарова, 2010]. Известно, что растения координируют свой жизненный цикл в соответствии с сезонами года. Центральное место в этом процессе занимает способность растений воспринимать и интегрировать информацию об окружающей среде. Жизненные циклы цветковых растений характеризуются четкими фазовыми переходами. Прорастание семян и цветение растений – два наиболее важных перехода в жизни растений, которые координируются генетическими факторами и факторами окружающей среды, чтобы обеспечить выживание всходов и максимальный репродуктивный успех [Huo et al., 2016]. Время обоих переходов может находиться под интенсивным естественным отбором [Donohue et al., 2002; Munguia-Rosas et al., 2011; Ehrlén, 2015] и проявлять сильную средовую регуляцию, причем оба они реагируют на температуру, качество света, фотопериод и другие факторы окружающей среды [Baskin et al., 1998; Simpson, Dean, 2002; Amasino, 2004; Holdsworth et al., 2008; Donohue et al., 2010; Kendall et al., 2011; Auge et al., 2017].

Сезонные сроки прорастания семян имеют решающее значение для адаптации растений к различным климатическим условиям. Они не-

посредственно связаны с периодом покоя семян и определяют, в каких условиях окружающей среды будут формироваться последующие жизненные признаки растений (такие, как потребность в яровизации, время начала цветения и т. д.) [Donohue et al., 2002; Martinez-Berdeja et al., 2020]. Эти признаки могут быть скоррелированы в результате естественного отбора и формировать синдромы адаптивных форм жизненного цикла [Donohue et al., 2005; Auge et al., 2018]. У однолетних растений вариации в сроках сезонного прорастания семян создают альтернативные стратегии жизненного цикла. Индукция вторичного покоя семян в зимних условиях, который ограничивает прорастание до осени, положительно коррелирует со временем цветения, создавая зимние и весенние сезонные стратегии жизненного цикла [Martinez-Berdeja et al., 2020]. Зимние однолетники прорастают осенью, перезимовывают, а затем цветут и рассеивают семена весной, тогда как летние однолетники зимуют в виде семян и прорастают, цветут и рассеивают семена весной или летом [Kendall et al., 2011]. Также наблюдается смешение типов осеннего и весеннего прорастания внутри популяций [Baskin et al., 1998; Pico, 2012; Footitt et al., 2013]. Предполагается, что такая неоднородность стратегий жизненного цикла растений является своеобразной формой защиты популяций от риска вымирания и увеличивает потенциал выживаемости [Gremier et al., 2016]. Экологические и эволюционные исследования показали, что адаптивные признаки видов растений (время цветения растений и сроки прорастания семян) коадаптированы в пределах ареалов обитания [Alonso-Blanco, 1999; Toorop et al., 2012]. Наличие «географического следа» в отборе по климату указывает на адаптивную плейотропию как на один из механизмов адаптации [Chiang et al., 2013]. На *A. thaliana*, классическом модельном объекте, показано, что ряд генов участвуют в координации обоих этих этапов развития растений в ответ на факторы окружающей среды [He, 2009; Chiang et al., 2009; Huo et al., 2016; Auge et al., 2017; Chen, Penfield, 2018; Martinez-Berdeja et al., 2020]. Несмотря на то что адаптивные признаки являются полигенными, выявлены гены, имеющие первостепенное значение в их контроле [He et al., 2009; Chiang et al., 2009; Чжицян и др., 2010; Carrillo-Barral et al., 2020]. Установлено, что канонические гены, регулирующие цветение, – *FLC*, *FT* и *DOG1* – участвуют и в переходе от покоя семян к прорастанию, предполагая, что покой и цветение могут скоординированно регулироваться через перекрывающиеся молекулярные пути [Debieu et al., 2013; Chen et al., 2014; Huo

et al., 2016; Martinez-Berdeja et al., 2020]. Регуляция адаптивно важных признаков происходит также с помощью эпигенетических механизмов, то есть наследственных изменений, вызванных модификацией экспрессии генов при изменении условий среды [Berry, Dean, 2015; Chen et al., 2020].

В настоящем обзоре рассматриваются вопросы генетических и эпигенетических механизмов регуляции транскрипционной активности генов, участвующих в процессах адаптации живых организмов. На примере модельного растения *A. thaliana* обсуждается роль отдельных ключевых генов (*FLC*, *FT*, *DOG1*) в контроле адаптивных признаков – покоя семян и времени начала цветения растений.

FLOWERING LOCUS C (FLC)

Важнейшую роль в адаптации растений к условиям окружающей среды играет время начала цветения. У *A. thaliana* переход к цветению контролируется несколькими генетическими путями, включая автономный путь, фотопериодический, яровизационный и путь с участием гиббереллиновой кислоты [Koorneef et al., 1998]. В результате формируется регуляторная сеть, которая интегрирует эндогенное состояние развития растения с сигналами окружающей среды (длиной дня, температурой и т. д.), чтобы строго контролировать время перехода к цветению [Boss et al., 2004]. Ключевым компонентом в этой регуляторной цепи у арабидопсиса является ген *FLC* (*FLOWERING LOCUS C*) – центральный ингибитор инициации цветения у *A. thaliana*, кодирующий MADS-домен-содержащий фактор транскрипции [Michaels, Amasino, 1999; Schmitz, Amasino, 2007]. Этот ген репрессирует несколько локусов, способствующих цветению, таких как *FT* (*FLOWERING LOCUS T*), *SOC1* и *LYFY* (*LYAFY*) [He, Amasino, 2005].

Экспрессия *FLC* контролируется различными активаторами и репрессорами. Автономный путь, включающий гены *FVE*, *FCA* (*FLOWERING CONTROL LOCUS A*) и *FLD* (*FLOWERING LOCUS D*), конститутивно контролирует подавление экспрессии *FLC* путем определения возраста растения и температуры окружающей среды для стимуляции цветения [He et al., 2003; Ausin et al., 2004]. Ген *FRI* (*FRIGIDA*) кодирует белок FRI, являющийся основным активатором *FLC* [Johanson et al., 2000]. Эффект активации *FLC* под действием FRI доминирует над супрессирующим эффектом генов-регуляторов автономного пути, однако может быть преодолен влиянием низких температур (яровизацией) [Schmitz, Amasino, 2007].

В природе растения арабидопсиса представлены озимыми и яровыми формами, отличия которых определяются аллелями генов *FRI* (*FRIGIDA*) и *FLC*. Для озимых растений характерны доминантные аллели *FRI* и *FLC*, в то время как у яровых форм присутствуют нефункциональный аллель *fri* и/или слабый *flc* аллель [Johanson et al., 2000]. Переход к цветению озимых форм арабидопсиса начинается при низком уровне экспрессии *FLC*, снижение которой наблюдается во время яровизации [Michaels, Amasino, 1999; Sheldon et al., 2000].

Под воздействием холода запускаются механизмы эпигенетического контроля, переводящие ген *FLC* в репрессивное состояние посредством метилирования гистонов [Dennis, Peacock, 2007; Saleh et al., 2008; Heo, Sung, 2011]. По всей видимости, сезонные изменения температуры определяются у растений с помощью эпигенетического статуса этого гена. В процесс эпигенетического изменения локуса *FLC* вовлечены две длинные некодирующие РНК (linc RNA – long intronic noncoding RNA) и комплекс PRC2 (Polycomb Repressive Complex 2). PRC2 – мультибелковый, эволюционно консервативный комплекс, относится к группе регуляторных белков PCG (Polycomb Group), которые репрессируют гены-мишени, ремодулируя структуру их хроматина [Grossniklaus, Paro, 2007]. Аналогичные белковые комплексы участвуют в поддержании репрессивного состояния целого ряда генов растений, животных и человека [Goodrich, Tweedie, 2002; Schwartz, Pirrotta, 2008]. Холодовой стресс способствует индуцированию экспрессии еще одного гена – *VIN3* (*VERNALIZATION INSENSITIVE 3*) [Sung, Amasino, 2004], кодирующего транскрипционный фактор. *VIN3* относится к группе PHD (Plant Homeo Domen finger) и отвечает за сайт-специфическое связывание с хроматином [Li et al., 2006]. *VIN3* необходим для за-

пуска молекулярных механизмов модификации хроматина *FLC* [Andrés, Coupland, 2012]. Пролонгированное воздействие холода приводит к усилению экспрессии *VIN3*, при этом транскрипционный фактор *VIN3* связывается с комплексом PRC2, формируя PHD-PRC2-комплекс, участвующий в метилировании гистонов [De Lucia et al., 2008].

Снижение уровня экспрессии *FLC* под воздействием холода сопровождается увеличением некодирующих антисмысловых транскриптов, известных как COOLAIR (cool assisted intronic noncoding RNA), транскрибируемых с 3'-конца локуса *FLC* и достигающих своего пика на 10-й день яровизации [Swiezewsky et al., 2009; Heo, Sung, 2011]. Этот первый этап эпигенетической супрессии *FLC* происходит по типу посттранскрипционного сайленсинга. Снижение экспрессии *FLC* на данном этапе еще не столь значительно и процесс является обратимым, поскольку в результате прекращения яровизации (непродолжительные заморозки) экспрессия *FLC* восстанавливается [Swiezewsky et al., 2009]. Для стабильного подавления экспрессии *FLC* требуется второй этап, связанный с модификацией гистоновых белков, и необходима другая длинная некодирующая смысловая РНК – COLDAIR (cold assisted intronic noncoding RNA), которая транскрибируется с первого интрона. Она достигает количественного максимума на 20-й день яровизации. При этом инициируется процесс формирования PRC2-комплекса в составе 5'-концевого района первого интрона *FLC* (рис. 1). COLDAIR играет важную роль в ориентировании и связывании белков комплекса с этим районом *FLC* [Heo, Sung, 2011]. В позднем холододовом периоде (> 30 дней) экспрессия *VIN3* усиливается, в то время как уровни транскриптов *FLC*, COOLAIR и COLDAIR значительно снижены. Высокий уровень *VIN3* необходим для стабильной репрессии *FLC* [De Lucia et al., 2008].

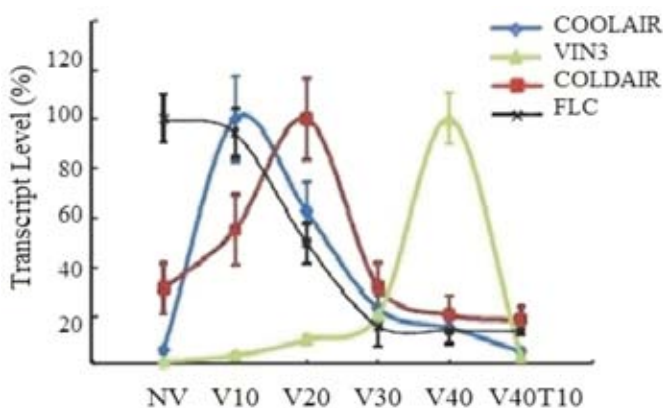


Рис. 1. Изменение уровня транскриптов генов (*FLC*, *VIN3*) и lincRNAs (*COOLAIR*, *COLDAIR*) в процессе яровизации.

По оси X – условия выращивания растений: NV – без яровизации, V10 – 10 дней яровизации, V20 – 20 дней, V30 – 30 дней, V40 – 40 дней, V40T10 – 10 дней в обычных условиях после 40 дней яровизации [Heo, Sung, 2011]

Fig. 1. Changes in the levels of gene expression (*FLC*, *VIN3*) and lincRNAs (*COOLAIR*, *COLDAIR*) during vernalization.

X axis – plant growing conditions: NV – without vernalization; V10 – 10 days of cold treatment; V20 – 20 days; V30 – 30 days; V40 – 40 days; V40T10 – 10 days under normal conditions after 40 days of vernalization [Heo, Sung, 2011]

У *A. thaliana* PRC2, включающий белки CLF, EMF2 и FIE, принимает участие в репрессии генной экспрессии *FLC*. В частности, CLF, кодируемый геном *CLF (CURLY LEAF)*, имеет домен SET и, как все подобные белки, обладает H3K27 метилтрансферазной активностью [Jiang et al., 2008]. Следовательно, PRC2 опосредует метилирование гистона H3 по Lys27 (H3K27me3) через его коровый компонент – гистон-метилтрансферазу [Kim et al., 2009]. В результате уровень метилированных гистонов хроматина *FLC* постепенно увеличивается, что способствует формированию плотной структуры хроматина [Adrian et al., 2009; Neo, Sung, 2011; Chen, Penfield, 2018]. Опосредованные PRC2 гистоновые метки (H3K27me3) стабильно сохраняются на *FLC*-хроматине даже после возвращения растения в тепло. Таким образом, в процессе яровизации COLDAIR обеспечивают «молчание» транскрипции mRNA *FLC* путем набора PRC2-комплексов, которые участвуют в метилировании гистонов. Длительное воздействие холода приводит к увеличению уровня гистоновых меток H3K27me3, что ассоциируется с транскрипционно «молчащим» состоянием гена [Adrian et al., 2009; Neo, Sung, 2011]. Среди генетиков сложилось мнение, что процесс регуляции экспрессии *FLC* представляет собой модель контроля экспрессии других генов развития у растений посредством механизмов хроматиновых модификаций [He, 2009; Berry, Dean, 2015].

Не так давно была идентифицирована еще одна длинная некодирующая РНК (lncRNA), которая участвует в яровизационно-опосредованном эпигенетическом контроле экспрессии локуса *FLC* – COLDWRAP (cold of winter-induced noncoding RNA from the promoter) [Kim, Sung, 2017]. Она транскрибируется с репрессированного промотора в смысловом направлении относительно *FLC* в процессе яровизации и функционирует совместно с COLDAIR. Эти две длинные некодирующие РНК необходимы для удерживания комплекса PRC2 на промоторе *FLC* путем формирования репрессивной внутригенной петли хроматина. Известно, что у *A. thaliana* образование короткой хроматиновой петли тесно связано с контролем экспрессии генов [Crevillen et al., 2013; Wang et al., 2015]. Исследование Kim и Sung [2017] показало, что две lncRNAs, COLDWRAP и COLDAIR, играют совместную роль в формировании петли хроматина для установления стабильно репрессированного хроматина в локусе *FLC* путем яровизации. Петля формируется между областью промотора, откуда происходит COLDWRAP, и первым интроном, где начинает-

ся COLDAIR. Авторы также полагают, что «внутригенное» образование петель может быть общим механизмом репрессии генов.

Известно также, что *FLC* участвует в регуляции сроков прорастания семян *A. thaliana*, контролируя их покой [Chiang et al., 2009; Chen, Penfield, 2018]. К настоящему времени сложилось мнение, что условия окружающей среды, с которыми сталкиваются материнские растения, влияют на поведение семенного потомства, при этом температура обладает доминирующим средовым эффектом [Marshall, Uller, 2007; English et al., 2015; Penfield, MacGregor, 2017; Auge et al., 2017]. Температурные условия перед цветением растений заметно влияют на состояние покоя семян и, соответственно, на сроки их прорастания. В частности, получены данные, которые указывают на зависимость периода покоя семян и их способность к прорастанию от уровня экспрессии гена *FLC* в созревающих на материнском растении семенах. В течение репродуктивного развития *A. thaliana* материнское растение использует белок FLC для модулирования периода покоя семенного потомства в ответ на температуру и, таким образом, передает сезонную информацию потомству [Chen et al., 2014; Chen, Penfield, 2018]. Предполагается, что ген *FLC* опосредованно (с участием генов *AP1*, *FT* и *SOC1*, контролирующих зацветание) влияет на синтез и катаболизм гормонов гиббереллина и абсцизовой кислоты, что определяет длительность покоя семян и их способность к прорастанию [Choi et al., 2009; Chen, Penfield, 2018]. Также известно, что природная аллельная изменчивость *FLC* и уровень экспрессии этого гена связаны с естественной изменчивостью температурозависимого прорастания семян [Chiang et al., 2009] и что большинство генов яровизационного пути влияют на прорастание семян и их реакцию на материнскую яровизацию [Auge et al., 2017].

FLOWERING LOCUS T (FT)

Ген *FT* является еще одним важным компонентом регуляторной сети инициации цветения. Его называют ключевым интегратором времени цветения *A. thaliana*, поскольку при взаимодействии факторов внутренней и окружающей среды возникает сеть сигнальных путей, которая передается генам-интеграторам – *FT*, *SOC1* и *LFY* [Jiang et al., 2008; He, 2009; Чжицян и др., 2010]. *FT* был первым идентифицированным геном фотопериодического пути, который стимулирует цветение в ответ на увеличение длины дня [Kardailsky et al., 1999]. Экспрессия *FT* активируется *CONSTANS*

(*CO*), другим компонентом фотопериодического пути [Suarez-Lopez et al., 2001]. Согласно общепринятому мнению, *FLC* при вегетативном росте растения подавляет транскрипционную активность *FT* [Helliwell et al., 2006; Michaels, 2009]. *FLC* связывает *FT*-локус и репрессирует его экспрессию, таким образом противодействуя активности *CO* [Searle et al., 2006]. После холодового воздействия (яровизации), блокирующего экспрессию *FLC*, ген *FT* действует как интегратор времени цветения, который интегрирует сигналы от фотопериодического и *FLC*-опосредованного путей, чтобы способствовать цветению *A. thaliana*. Jiang с коллегами [2008] показали, что механизм подавления экспрессии *FT* во время вегетативного развития арабидопсиса является аналогичным эпигенетическому контролю активности гена *FLC* с помощью хроматиновых модификаций. Они установили важную роль PRC2 комплекса, включающего белки CLF, EMF2 и FIE, в метилировании гистонов H3 по Lys27 и перемещении этих репрессивных гистоновых меток (H3K27me3) в *FT*-хроматин. В более широком смысле PRC2-опосредованное «молчание» генов является основным механизмом подавления их экспрессии и затрагивает большое количество генов у *Arabidopsis* [Zhang et al., 2007].

FT регулирует также и сроки прорастания семян *A. thaliana*, непосредственно связанные со степенью их покоя. Это обеспечивает распространение и выживание семенного потомства, а также гарантирует, что прорастание произойдет в благоприятных условиях [Finch-Savage, Leubner-Metzger, 2006; Chiang et al., 2009; Chen, Penfield, 2018]. Материнское растение играет важную роль в контроле покоя семян. Оно использует белок FT, так же как и *FLC*, для модулирования периода покоя семян, интегрируя долгосрочную память о пережитой температуре в тканях плода [Chen, Penfield, 2018]. В частности, установлено, что воздействие температуры на материнское растение *A. thaliana* в течение его выращивания передается с помощью путей сигнальной трансдукции в *FT*-локус флэмы стручка, при этом оказалось, что экспрессия *FT* в стручках более чем в 100 раз выше по сравнению с таковой в листьях [Chen et al., 2014]. Белок FT требуется для регуляции развития семенной оболочки, контролируя состояние покоя семян в зависимости от температуры. Регуляция происходит посредством ингибирования синтеза проантоцианидина в стручках, что приводит к изменению содержания танина в оболочке семени [Chen et al., 2014]. Показана корреляция между цветом оболочки, обусловленным количеством

танина, ее проницаемостью и покоем семян: чем светлее оболочка, тем ниже уровень покоя семян. В частности, выявлен очень низкий покой семян у мутантов *A. thaliana testa* (*tt* – transparent), имеющих прозрачную оболочку [Penfield, MacGregor, 2017].

DELAY OF GERMINATION 1 (DOG1)

DELAY OF GERMINATION 1 (DOG1) – наиболее важный регулятор первичного покоя у *A. thaliana* [Huo et al., 2016; Martinez-Berdeja et al., 2020]. Он участвует в программе созревания семян и времени прорастания, что является важным адаптивным признаком, контролируемым покоем семян [Bentsink et al., 2010]. Белок *DOG1* в семенах приводит к глубокому покою и задержке прорастания у *A. thaliana*, а количество накопленного *DOG1* в сухих семенах определяет время хранения, необходимое для высвобождения первичного покоя [Chen et al., 2020]. Известна природная аллельная изменчивость *DOG1*, ассоциированная с естественными вариациями в первичном покое после созревания семян и временем прорастания в полевых условиях [Huang et al., 2010; Postma, Ågren, 2016]. Установлено, что уровень экспрессии *DOG1* связан с вариабельностью покоя и проявляет клинальную изменчивость [Chiang et al., 2011; Kronholm et al., 2012; Vigidal et al., 2016]. Аллельные варианты *DOG1* также связаны с естественной изменчивостью времени цветения [1001 Genomes..., 2016] и могут иметь плейотропные эффекты [Chiang et al., 2013].

Одной из важных функций *DOG1* является индукция температурозависимого покоя [Chiang et al., 2011; Kendall et al., 2011; Murphey et al., 2015; Nonogaki, 2019]. *DOG1* трансформирует влияние факторов окружающей среды во время созревания семян, чтобы изменить глубину покоя, таким образом связывая их с циклом покоя [Carrillo-Barral et al., 2020]. Температура во время созревания семян обладает доминирующим влиянием на уровень транскриптов *DOG1* в зрелых семенах и определяет глубину покоя [Nakabayashi et al., 2012; Footitt et al., 2013; Graeber et al., 2014; Murphey et al., 2015]. Известно, что чем ниже температура созревания семян (то есть температура, которую испытывает материнское растение), тем выше степень покоя. При этом низкая температура созревания семян (10 °C) приводит к высокой экспрессии гена по сравнению с более теплыми условиями (20 °C) и, соответственно, к более глубокому покою. Одновременно увеличивается уровень *DOG1*-мРНК и белка [Chiang

et al., 2011]. Следовательно, *DOG1*, вероятно, проявляет чувствительность к окружающей среде [Murphey et al., 2015]. Кроме того, уровень транскриптов *DOG1* изменяется в процессе созревания семян: быстро усиливается, формируя первичный покой, и снижается в течение заключительного этапа созревания, но при этом количество белка *DOG1* не уменьшается [Nakabayashi et al., 2012].

DOG1 контролирует первичный покой семян с помощью множества механизмов [Voegelé et al., 2011; Nakabayashi et al., 2012; Graeber et al., 2014; Née et al., 2017]. Известно, что физиологическая функция *DOG1* широко регулируется с помощью сложного набора эпигенетических трансформаций, которые включают альтернативный сплайсинг, альтернативное полиаденилирование, модификации гистонов и антисмысловую транскрипцию (рис. 2) [Cyrek et al., 2016; Huo et al., 2016; Nonogaki, 2019]. Альтернативный сплайсинг включает в себя процесс создания множества белков из одной и той же цепи ДНК путем объединения вырезанных из мРНК экзонов в различных комбинациях, что порождает различные формы зрелой мРНК.

У *A. thaliana* *DOG1* состоит из трех экзонов и двух интронов и альтернативно сплайсирован со вторым интроном, таким образом производя пять вариантов транскрипта [Nakabayashi et al., 2015]. Это приводит только к трем различным белкам, поскольку трансляция β- и γ-транскриптов генерирует один и тот же белок. Интересно, что регуляция накопления белка с помощью альтернативного сплайсинга может быть частью механизма тонкой настройки покоя семян [Nakabayashi et al., 2015] (рис. 2).

Существует мнение, что вариации в экспрессии *DOG1* во время первичного покоя, по-видимому, частично обусловлены модификациями гистонов, в частности, их метилированием (рис. 3) [Zha et al., 2020]. Модификации гистонов изменяют плотность хроматина, что позволяет контролировать экспрессию гена. Метилирование гистона H3 по Lys4 (т. е. H3K4me3; активный хроматин) в *DOG1* более распространено в покоящихся семенах, в то время как в прорастающих семенах преобладает репрессивный хроматин с метилированными гистонами H3 по Lys27 (H3K27me3) [Molitor et al., 2014].

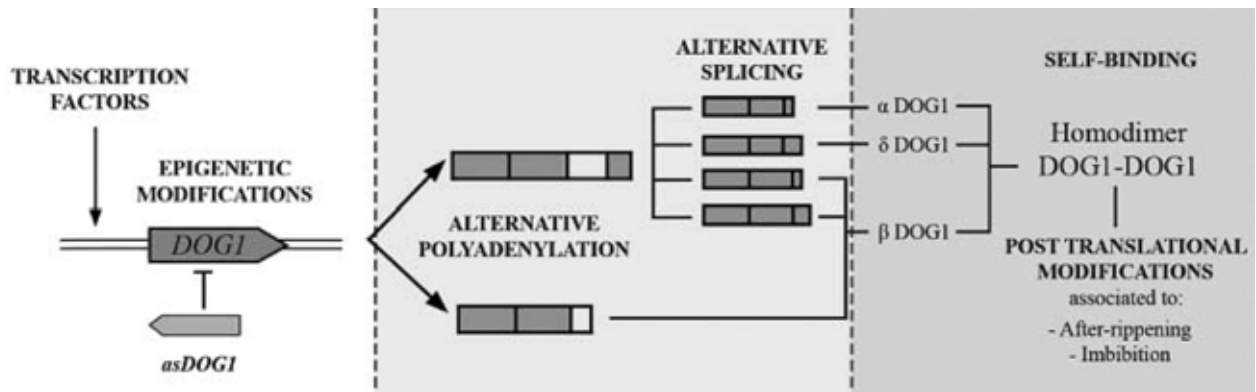


Рис. 2. Молекулярные механизмы, регулирующие экспрессию гена *DOG1* и активность белка *DOG1*. Транскрипция *DOG1* регулируется эпигенетическими модификациями и, вероятно, транскрипционными факторами. Транскрипция некодирующей антисмысловой последовательности (*asDOG1*) действует как негативный регулятор экспрессии *DOG1*. Два разных предшественника мРНК образуются благодаря существованию двух сайтов полиаденилирования у *A. thaliana*. Предшественники мРНК формируют пять различных вариантов зрелой мРНК путем альтернативного сплайсинга и позже транслируются в три разные изоформы белка (три из пяти мРНК кодируют одну и ту же изоформу белка). Белки *DOG1* объединяются с образованием гомодимеров и могут подвергаться посттрансляционным модификациям, связанным с дозреванием семян и процессами прорастания при намокании. Однако конкретная природа этих модификаций до сих пор неизвестна [Carrillo-Barral et al., 2020]

Fig. 2. Different molecular mechanisms regulating the gene *DOG1* expression and protein activity of *DOG1*. The transcription of *DOG1* is regulated by epigenetic modifications and probably by TFs (transcription factors). The transcription of a noncoding antisense sequence (*asDOG1*) acts as a negative regulator of *DOG1* expression. Two different precursor mRNAs are formed due to the existence of two polyadenylation sites in *Arabidopsis*. The precursor mRNAs are processed to five different mature mRNA by alternative splicing and later translated to three different protein isoforms (three of the five mRNA encode the same protein isoform). *DOG1* binds itself to form homodimers and can suffer post-translational modifications associated to AR (after-ripening) and germination processes. However, the specific nature of these modifications is still unknown [Carrillo-Barral et al., 2020]

Альтернативное полиаденилирование, аналогично альтернативному сплайсингу, может производить более одного транскрипта из одного гена путем присоединения большого количества остатков аденозинмонофосфата (поли(А)-хвоста) к 3'-концу первичной мРНК. В некоторых генах эти белки добавляют поли(А)-хвост в одном из нескольких возможных сайтов. Антисмысловые некодирующие РНК могут как подавлять, так и активировать экспрессию гена-мишени. Так, недавно было продемонстрировано, что *asDOG1*, длинная некодирующая антисмысловая РНК из *DOG1* у *A. thaliana*, супрессирует экспрессию *DOG1* во время созревания семян и способствует их прорастанию [Dekkers et al., 2016; Fedak et al., 2016]. Эта *asDOG1* закодирована недалеко от проксимального участка полиаденилирования *DOG1* (рис. 2). Транскрипция *asDOG1* не зависит от промотора *DOG1*, и, как это было описано для других генов, *asRNA* действует как негативный регулятор транскрипции и экспрессии смысловой последовательности *DOG1* [Fedak et al., 2016].

Хотя знания о *DOG1* значительно расширились в последние годы, точно неизвестно, какие транскрипционные факторы связываются с промотором *DOG1* и ответственны за управление его экспрессией во время созревания эмбриона [Carrillo-Barral, 2020]. Однако обнаружено, что для активации экспрессии *DOG1* необходим фактор транскрипции bZIP67 (basic leucine zipper – фактор с основным ДНК-связывающим доменом типа «лейциновая застежка-молния»). Он связывается с промотором *DOG1*, при этом низкая температура во время созревания семян и обилие белка bZIP67 увеличивает экспрессию *DOG1*, ведущую к усилению покоя семян [Bryant et al., 2019].

Известно также подавление экспрессии гена с помощью В-доменсодержащих репрессоров транскрипции HSI2 и HSL1. Chen с коллегами [2020] установили, что HSI2 и HSL1 подавляют покой и делают возможным прорастание. Эти репрессоры связываются с проксимальной частью промотора и обогащают его, для чего необходим еще белок-гомеодомен PHD, который отвечает за сайт-специфическое связывание с хроматином. HSI2 и HSL1 рекрутируют компоненты группы Polycomb (PRC2) – LIKE HETERCHROMATIN PROTEIN 1 (LHP1) и CLF и формируют комплекс PHD-PRC2. Так же, как было отмечено для локуса *FLC*, белок CLF обладает H3K27-метилтрансферазной активностью. Комплекс PHD-PRC2 опосредует метилирование гистонов и способствует отложению репрессивных меток H3K27me3. Постепенно уровень метилированных гистонов хроматина

DOG1 увеличивается, что приводит к репрессии гена [Chen et al., 2020].

Недавно было установлено [Zha et al., 2020], что в процессе метилирования гистонов хроматина *DOG1* участвуют также белки комплекса циркадных часов EC (Evening complex) – LUX AR-RHYTHMO (LUX), EARLY FLOWERING3 (ELF3) и EARLY FLOWERING4 (ELF4) и хроматин-ремодулирующий фактор PICKLE (PKL). Они согласованно контролируют покой путем прямой репрессии *DOG1* у *A. thaliana*. Белки комплекса EC объединяются с PKL и передают циркадные сигналы для непосредственной регуляции экспрессии *DOG1* и покоя семян во время их развития. При этом LUX прямо связывается со специфической кодирующей последовательностью *DOG1* и рекрутирует PKL в этот локус посредством их физического взаимодействия. Это взаимодействие способствует увеличению уровня репрессивных меток H3K27me3 в хроматине *DOG1* и подавлению транскрипции гена (рис. 3). Оказалось, что мутанты с потерей или снижением функции PKL и/или LUX снижают уровень репрессивных меток H3K27me3 в *DOG1* хроматине и проявляют усиление покоя семян [Zha et al., 2020].

По-видимому, механизмы контроля экспрессии *DOG1*, установленные в последнее время разными авторами [Molitor et al., 2014; Bryant et al., 2019; Zha et al., 2020; Chen et al., 2020], должны иметь определенную согласованность, и это представляет собой перспективу дальнейших исследований.

Кроме того, было показано, что *DOG1*, являясь ключевым регулятором покоя семян, плейотропно ассоциирован с фенотипами по признаку времени начала цветения [Chiang et al., 2013; Martinez-Berdeja et al., 2020]. *DOG1* способен регулировать время начала цветения с помощью микроРНК – еще одного эпигенетического механизма регуляции экспрессии генов [Huo et al., 2016; Carrillo-Barral et al., 2020]. К микроРНК (miRNA) относятся эндогенные РНК, которые не кодируют белки и играют ключевую роль в подавлении экспрессии генов. Репрессия происходит путем расщепления транскриптов этих генов или за счет блокирования трансляции мРНК [Reihart et al., 2002; Palatnik et al., 2003]. Иногда микроРНК вызывают также модификацию гистонов и метилирование ДНК в области промоторов, что влияет на экспрессию генов-мишеней [Hawkins, Morris, 2008]. Таким способом микроРНК могут контролировать уровень экспрессии почти половины известных генов, контролирующих синтез факторов транскрипции [Медведев, Шарова, 2010]. МикроРНК высококонсервативны среди эукариот, и считается,

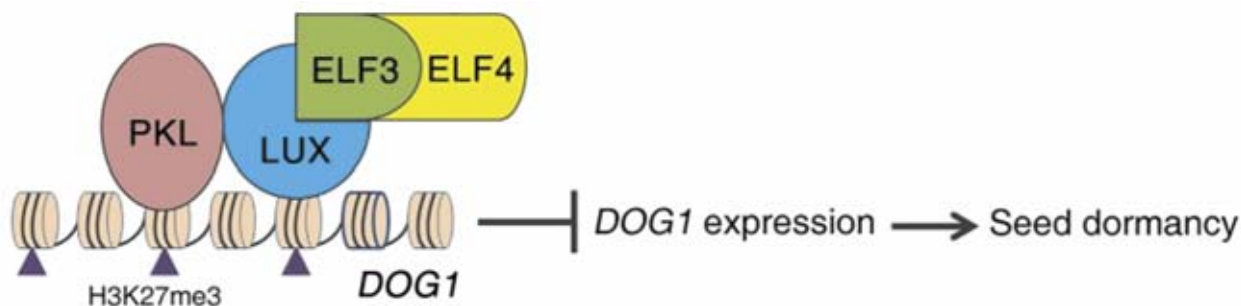


Рис. 3. Модель, иллюстрирующая роль PKL и ЕС в контроле покоя семян. LUX, ELF3 и ELF4 – белки комплекса циркадных часов ЕС. LUX связывается непосредственно со специфической последовательностью ДНК *DOG1* и рекрутирует PKL в локус *DOG1* посредством их физического взаимодействия. Это взаимодействие увеличивает уровень H3K27me3 на хроматине *DOG1*, тем самым подавляя его транскрипцию и приводя к снижению покоя семян. Стрелка указывает на позитивную регуляцию, а черта означает негативную регуляцию [Zha et al., 2020]

Fig. 3. A working model illustrating the roles of PKL and EC in controlling seed dormancy. LUX, ELF3 and ELF4 are proteins of the EC circadian clock complex. LUX binds directly to a specific DNA sequence of *DOG1* and recruits PKL to the *DOG1* locus through their physical interaction. This interaction increases H3K27me3 levels on *DOG1* chromatin, thereby repressing its transcription and leading to reduced seed dormancy. The arrow indicates positive regulation and the bar denotes negative regulation [Zha et al., 2020]

они представляют собой жизненно необходимый и эволюционно древний компонент системы регуляции экспрессии генов [Tanzer, Stadler, 2004; Lee et al., 2007]. Huo с коллегами [2016] установили, что *DOG1* регулирует время покоя семян и время цветения *A. thaliana* посредством влияния на уровни микроРНК (miRNAs) miR156 и miR172. Они показали, что микроРНК контролируют развитие фазовых переходов в течение жизненного цикла растений, обеспечивая молекулярно-генетический механизм для согласованной адаптации фенотипов цветения растений и покоя семян к условиям окружающей среды. У *A. thaliana* более высокие уровни miR156, являющиеся результатом сверхэкспрессии гена *MIR156*, стимулировали покой семян и задерживали цветение. Эти фенотипические эффекты, а также конверсия транскриптов *MIR156* в miR156 были аномальными у мутантных растений с потерей функции *DOG1*. Сверхэкспрессия *MIR172* снижала покой семян и способствовала раннему цветению растений. Авторы впервые выявили ранее неизвестную связь между двумя критическими фазовыми переходами развития в жизненном цикле растения посредством взаимодействия *DOG1*-miR156-miR172 [Huo et al., 2016].

Поскольку *DOG1* участвует не только в регуляции покоя семян, но также влияет на другие процессы, например цветение, как считают Carrillo-Barral с коллегами [2020], подходы к пониманию механизма действия и контроля экспрессии этого гена в настоящее время все еще неубедительны [Carrillo-Barral et al., 2020].

Заключение

В данной работе представлен обзор исследований, посвященных генетическим и эпигенетическим механизмам регуляции экспрессии ключевых генов, контролирующих адаптивно значимые признаки растений – покой семян и время начала цветения. Очевидно, что покой семян – наиболее важный признак в адаптации растений, поскольку обуславливает все дальнейшие фазы жизненного цикла. Мы использовали три канонических гена – *FLC*, *FT*, *DOG1*, выделенных исследователями как ключевые в контроле адаптивно значимых признаков растений, и рассмотрели генетические и эпигенетические механизмы регуляции их активности. В ряде работ установлено, что одним из важных механизмов адаптации является адаптивная плейотропия. Она возможна благодаря тому, что адаптивно значимые признаки координированно регулируются через перекрывающиеся генетические и молекулярные пути. В настоящее время общепризнанно, что именно геном является носителем информации, но гены функционируют в определенной среде, которая оказывает влияние на характер их экспрессии. Поэтому реализация информации, заключенной в геноме, будет зависеть не только от нуклеотидных последовательностей конкретных генов, но также и от внешних условий, которые влияют на состояние хроматина, модификации ДНК, действие антисмысловых РНК, длинных некодирующих РНК, малых РНК и др.

Подводя итог представленному обзору научных публикаций, можно заключить, что эпигенетика заняла лидирующие позиции в современных исследованиях. Особенно актуальны работы на модельных организмах, в частности на *A. thaliana*. Выводы и результаты, полученные с их помощью, могут иметь общебиологическое значение. Так, эпигенетический механизм регуляции экспрессии *FLC*, раскрытый на *A. thaliana*, представляет собой модель контроля экспрессии других генов растений посредством метилирования гистонов и хроматиновых модификаций. Аналогичные PRC1- и PRC2-белковые комплексы, участвующие в хроматиновых модификациях генов *A. thaliana* и кодируемые генами группы Polycomb, участвуют также в поддержании репрессивного состояния целого ряда генов других растений, животных и человека. На пике исследований в настоящее время находится *DOG1* – ключевой регулятор покоя семян, однако все еще нет четкого понимания механизма действия и контроля этого гена. Эпигенетическая регуляция генетических процессов намного сложнее того уровня, который удалось установить к настоящему времени. Характеристика регуляторных сетей, выявленных между различными модификаторами хроматина с другими эпигенетическими эффекторами и регуляторами, только началась и представляет перспективу дальнейших исследований.

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

Литература

- Лутова Л. А. Морфогенез растений и экспрессия основных регуляторных генов на примере развития цветка // Экологическая генетика. 2005. Т. 3, № 4. С. 26–37.
- Медведев С. С., Шарова Е. И. Генетическая и эпигенетическая регуляция развития растительных организмов (обзор) // Журнал Сибирского федерального университета. Биология 2. 2010. № 3. С. 109–129.
- Чжицян Я., Давэй Л., Хен Л., Гочан Ч. *FLC*: ключевой регулятор времени зацветания у *Arabidopsis* // Физиология растений. 2010. Т. 57, № 2. С. 177–185.
- Adrian J., Torti S., Turck F. From decision to commitment: the molecular memory of flowering // Mol. Plant. 2009. Vol. 2 (4). P. 628–642. doi: 10.1093/mp/ssp031
- Alonso-Blanco C., Blankestijn-de Vries H., Hanhart C. J., Koornneef M. Natural allelic variation at seed size loci in relation to other life history traits of *Arabidopsis thaliana* // PNAS. 1999. Vol. 96 (8). P. 4710–4717. doi: 10.1073/pnas.96.8.4710
- Amasino R. 2004. Vernalization, competence, and the epigenetic memory of winter // Plant Cell. 2004. Vol. 16. P. 2553–2559. doi: 10.1105/tpc.104.161070
- Andrés F., Coupland G. The genetic basis of flowering responses to seasonal cues // Nature Rev. Genet. 2012. Vol. 13. P. 627–639. doi: 10.1038/nrg3291
- Auge G., Blair L. K., Neville H., Donohue K. Maternal vernalization and vernalization-pathway genes influence progeny seed germination // New Phytol. 2017. Vol. 216 (2). P. 388–400. doi: 10.1111/nph.14520
- Auge G., Blair L. K., Kareddy A., Donohue K. The autonomous flowering-time pathway pleiotropically regulates seed germination in *Arabidopsis thaliana* // Annals of Botany. 2018. Vol. 121 (1). P. 183–191. doi: 10.1093/aob/mcx132
- Ausin L., Alonso-Blanco C., Martinez-Zapater J. M. Regulation of flowering time by FVE, a retinoblastoma-associated protein // Nat. Genet. 2004. Vol. 36. P. 162–166. doi: 10.1038/ng1295
- Baskin C. C., Baskin J. M. Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. San Diego, California: Academic Press, 1998. 1573 p. doi: 10.2307/176683
- Bentsink L., Hanson J., Hanhart C. J., de Vries H. B., Coltrane C., Keizer P., El-Lithy M., Alonso-Blanco C., de Andres M. T., Reymond M. Natural variation for seed dormancy in *Arabidopsis* is regulated by additive genetic and molecular pathways // PNAS. 2010. Vol. 107 (9). P. 4264–4269. doi: 10.1073/pnas.1000410107
- Berry S., Dean C. Environmental perception and epigenetic memory: mechanistic insight through *FLC* // Plant J. 2015. Vol. 83. P. 133–148. doi: 10.1111/tbj.12869
- Boss P. K., Bastow R. M., Mylne J. S., Dean C. Multiple pathways in the decision to flower: enabling, promoting and resetting // Plant Cell. 2004. Vol. 16. P. 18–31. doi: 10.1105/tpc.015958
- Bryant F. M., Hughes D., Hassani-Pak K., Eastmond P. J. Basic LEUCINE ZIPPER TRANSCRIPTION FACTOR67 transactivates *DELAY OF GERMINATION1* to establish primary seed dormancy in *Arabidopsis* // Plant Cell. 2019. Vol. 31 (6). P. 1276–1288. doi: 10.1105/tpc.18.00892
- Carrillo-Barral N., Rodríguez-Gacio M., Matilla A. J. *DELAY OF GERMINATION-1 (DOG1)*: a key to understanding seed dormancy // Plants. 2020. Vol. 9 (4). P. 480–500. doi: 10.3390/plants9040480
- Chen M., MacGregor D. R., Dave A., Florance H., Moore K., Paszkiewicz K., Smirnov N., Graham I. A., Penfield St. Maternal temperature history activates *Flowering Locus T* in fruits to control progeny dormancy according to time of year // PNAS. 2014. Vol. 111 (52). P. 18787–18792. doi: 10.1073/pnas.1412274111
- Chen M., Penfield St. Feedback regulation of COOLAIR expression controls seed dormancy and flowering time // Science. 2018. Vol. 360. P. 1014–1017. doi: 10.1126/science.aar7361
- Chen N., Wang H., Abdelmageed H., Veerappan V., Tadege M., Allen R. D. HSI2/VAL1 and HSL1/VAL2 function redundantly to repress *DOG1* expression in *Arabidopsis* seeds and seedlings // New Phytol. 2020. Vol. 227 (3). P. 840–856. doi: 10.1111/nph.16559
- Chiang G. C., Barua D., Kramer E. M., Amasino R., Donohue K. Major flowering time gene, *Flowering*

- Locus C*, regulates seed germination in *Arabidopsis thaliana* // PNAS. 2009. Vol. 106 (28). P. 11661–1666. doi: 10.1073/pnas.090367106
- Chiang G. C., Bartsch M., Barua D., Nakabayashi K., Debieu M., Kronholm I., Koornneef M., Soppe W. J. J., Donohue K., De Meaux J. *DOG1* expression is predicted by the seed-maturation environment and contributes to geographical variation in germination in *Arabidopsis thaliana* // Mol. Ecol. 2011. Vol. 20 (16). P. 3336–3349. doi: 10.1111/j.1365-294X.2011.05181.x
- Chiang G. C., Barua D., Dittmar E., Kramer E. M., de Casas R. R., Donohue K. Pleiotropy in the wild: The dormancy gene *DOG1* exerts cascading control on life cycles // Evolution. 2013. Vol. 67 (3). P. 883–893. doi: 10.1111/j.1558-5646.2012.01828.x
- Choi J., Hyun Y., Kang M. J., Yun H. I., Yun J.-Y., Lister Cl., Dean C., Amasino R. M., Noh B., Noh Y.-S., Choi Y. Resetting and regulation of Flowering Locus C expression during *Arabidopsis* reproductive development // Plant J. 2009. Vol. 57. P. 918–931. doi: 10.1111/j.1365-313X.2008.03776.x
- Crevillen P., Sonmez C., Wu Z., Dean C. A gene loop containing the floral repressor *FLC* is disrupted in the early phase of vernalization // EMBOJ. 2013. Vol. 32. P. 140–148. doi: 10.1038/emboj.2012.324
- Cyrek M., Fedak H., Ciesielski A., Guo Y., Sliwa A., Brzezniak L., Krzyczmonik K., Pietras Z., Kaczanowski S., Liu F., Swiezewski S. Seed dormancy in *Arabidopsis* is controlled by alternative polyadenylation of *DOG1* // Plant Physiol. 2016. Vol. 170. P. 947–955. doi: 10.1104/pp.15.01483
- De Lucia F., Crevillen P., Jones A. M., Greb Th., Dean C. A PHD-Polycomb Repressive Complex 2 triggers the epigenetic silencing of *FLC* during vernalization // PNAS. 2008. Vol. 105, no. 44. P. 16831–16836. doi: 10.1073/pnas.0808687105
- Debieu M., Tang Ch., Stich B., Sikosek T., Effgen S., Josephs E., Schmitt J., Nordborg M., Koornneef M., Meaux J. Co-variation between seed dormancy, growth rate and flowering time changes with latitude in *Arabidopsis thaliana* // PLoS ONE. 2013. Vol. 8 (5). P. 61–75. doi: 10.1371/journal.pone.0061075
- Dekkers B. J., He H., Hanson J., Willems L. A., Jamar D. C., Cueff G., Rajjou L., Hilhorst H. W., Bentsink L. The *Arabidopsis* *DELAY OF GERMINATION 1* gene affects *ABSCISIC ACID INSENSITIVE 5 (ABI5)* expression and genetically interacts with *ABI3* during *Arabidopsis* seed development // Plant J. 2016. Vol. 85. P. 451–465. doi: 10.1111/tpj.13118
- Dennis E. S., Peacock W. J. Epigenetic regulation of flowering // Curr. Opin. Plant Biol. 2007. Vol. 10 (5). P. 520–527. doi: 10.1016/j.pbi.2007.06.009
- Donohue K. Germination timing influences natural selection on life-history characters in *Arabidopsis thaliana* // Ecol. 2002. Vol. 83. P. 1006–1016. doi: 10.2307/3071909
- Donohue K., Dorn L., Griffith C., Kim E., Aguilera A., Polysetty Ch., Schmitt J. Niche construction through germination cueing life-history responses to timing of germination in *Arabidopsis thaliana* // Evolution. 2005. Vol. 59 (4). P. 771–785. doi: 10.1554/04-655
- Donohue K., Rubio de Casas R., Burghardt L., Kovach K., Willis C. G. Germination, postgermination adaptation, and species ecological ranges // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2010. Vol. 41. P. 293–319. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-102209-144715
- Ehrlén J. Selection on flowering time in a life-cycle context // Oikos. 2015. Vol. 124. P. 92–101.
- English S., Pen I., Shea N., Uller T. The information value of non-genetic inheritance in plants and animals // PLoS ONE. 2015. Vol. 10 (1). doi: 10.1371/journal.pone.0116996
- Fedak H., Palusinska M., Krzyczmonik K., Brzezniak L., Yatusovich R., Pietras Z., Kaczanowski S., Swiezewski S. Control of seed dormancy in *Arabidopsis* by a cis-acting noncoding antisense transcript // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2016. Vol. 113. P. 7846–7855. doi: 10.1073/pnas.1608827113
- Finch-Savage W. E., Leubner-Metzger G. Seed dormancy and the control of germination // New Phytol. 2006. Vol. 171 (3). P. 501–523. doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01787.x
- Footitt S., Huang Z., Clay H. A., Mead A., Finch-Savage W. E. Temperature, light and nitrate sensing coordinate *Arabidopsis* seed dormancy cycling, resulting in winter and summer annual phenotypes // Plant J. 2013. Vol. 74 (6). P. 1003–1015. doi: 10.1111/tpj.12186
- Goodrich J., Tweedie S. Remembrance of things past: chromatin remodeling in plant development // Annu. Rev. Cell Dev. Biol. 2002. Vol. 18. P. 707–746. doi: 10.1146/annurev.cellbio.18.040202
- Graeber K., Linkies A., Steinbrecher T., Mummenhoff K., Tarkowská D., Turečková V., Ignatz M., Sperber K., Voegelé A., De Jong H., Urbanová T., Strnad M., Leubner-Metzger G. *DELAY OF GERMINATION 1* mediates a conserved coat-dormancy mechanism for the temperature- and gibberellin-dependent control of seed germination // PNAS. 2014. Vol. 111 (34). P. 3571–3580. doi: 10.1073/pnas.1403851111
- Gremer J. R., Kimball S., Venable D. L. Within- and among-year germination in Sonoran Desert winter annuals: Bet hedging and predictive germination in a variable environment // Ecol. Lett. 2016. Vol. 19. P. 1209–1218. doi: 10.1111/ele.12655
- Grossniklaus U., Paro R. Epigenetics. Chap. 11. “Transcriptional silencing by Polycomb group proteins”. N.Y.: Cold Spring Harbor, 2007. P. 211–230.
- Hawkins P. G., Morris K. V. RNA and transcriptional modulation of gene expression // Cell Cycle. 2008. Vol. 7, no. 5. P. 602–607. doi: 10.4161/cc.7.5.5522
- He Y. Control of the transition to flowering by chromatin modifications // Molecular Plant. 2009. Vol. 2, no. 4. P. 554–564. doi: 10.1093/mp/ssp005
- He Y., Amasino R. M. Role of chromatin modification in flowering-time control // Trends Plant Sci. 2005. Vol. 10 (1). P. 30–35. doi: 10.1016/j.tplants.2004.11.003
- He Y., Michaels S. D., Amasino R. M. Regulation of flowering time by histone acetylation in *Arabidopsis* // Science. 2003. Vol. 302. P. 1751–1754. doi: 10.1126/science.1091109
- Helliwell C. A., Wood C. C., Robertson M. W., James Peacock M. W., Dennis E. S. The *Arabidopsis* *FLC* protein interacts directly in vivo with *SOC1* and *FT* chromatin is part of a high-molecular-weight protein complex // Plant J. 2006. Vol. 46. P. 183–192. doi: 10.1111/j.1365-313X.2006.02686.x

- Heo J. B., Sung S. Vernalization-mediated epigenetic silencing by a long intronic noncoding RNA // *Science*. 2011. Vol. 331. P. 76–79. doi: 10.1126/science.1197349
- Holdsworth M. J., Bentsink L., Soppe W. J. Molecular networks regulating Arabidopsis seed maturation, after-ripening, dormancy and germination // *New Phytol.* 2008. Vol. 179. P. 33–54. doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02437.x
- Huang X., Schmitt J., Dorn L., Griffith C., Effgen S., Takao Sh., Koornneef M., Donohue K. The earliest stages of adaptation in an experimental plant population: strong selection on QTLs for seed dormancy // *Mol. Ecol.* 2010. Vol. 19 (7). P. 1335–1351. doi: 10.1111/j.1365-294X.2010.04557.x
- Huo H., Wei Sh., Bradford K. J. DELAY OF GERMINATION1 (DOG1) regulates both seed dormancy and flowering time through microRNA pathways // *PNAS*. 2016. Vol. 113 (15). P. 2199–2206. doi: 10.1073/pnas.1600558113
- Jiang D., Wang Y., Wang Y., He Y. Repression of FLOWERING LOCUS C and FLOWERING LOCUS T by the Arabidopsis Polycomb Repressive Complex 2 components // *PLoS ONE*. 2008. Vol. 3 (10). P. 34–38. doi: 10.1371/journal.pone.0003404
- Johanson U., West J., Lister C., Michaels S., Amasino R., Dean C. Molecular analysis of FRIGIDA, major determinant of natural variation in Arabidopsis flowering time // *Science*. 2000. Vol. 290. P. 344–347. doi: 10.1126/science.290.5490.344
- Kardailsky I., Shukla V. K., Ahn J. H., Dagenais N., Christensen S. K., Nguyen J. T., Chory J., Harrison M. J., Weigel D. Activation tagging of the floral inducer FT // *Science*. 1999. Vol. 286 (5446). P. 1962–1965. doi: 10.1126/science.286.5446.1962
- Kendall S. L., Hellwege A., Marriot P., Whalley C., Graham I. A., Penfield S. Induction of dormancy in Arabidopsis summer annuals requires parallel regulation of DOG1 and hormone metabolism by low temperature and CBF transcription factors // *Plant Cell*. 2011. Vol. 23 (7). P. 2568–2580. doi: 10.1105/tpc.111.087643
- Kim D. H., Doyle M. R., Sung S., Amasino R. Vernalization: winter and the timing of flowering in plants // *Annu. Rev. Cell Devel. Biol.* 2009. Vol. 25. P. 277–299. doi: 10.1146/annurev.cellbio.042308.113411
- Kim D. H., Sung S. Vernalization-triggered intragenic chromatin loop formation by long noncoding RNAs // *Dev. Cell*. 2017. Vol. 40. P. 302–312. doi: 10.1016/j.devcel.2016.12.021
- Koornneef M., Alonso-Blanco C., Peeters A. J. M., Soppe W. Genetic control of flowering time in Arabidopsis // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1998. Vol. 49. P. 345–370. doi: 10.1146/annurev.arplant.49.1.345
- Kronholm I., Picó F. X., Alonso-Blanco C., Goudet J., De Meaux J. Genetic basis of adaptation in Arabidopsis thaliana: Local adaptation at the seed dormancy QTL DOG1 // *Evolution*. 2012. Vol. 66 (7). P. 2287–2302. doi: 10.1111/j.1558-5646.2012.01590.x
- Lee C. T., Risom T., Strauss W. M. Evolutionary conservation of microRNA regulatory circuits: an examination of microRNA gene complexity and conserved microRNA-target interactions through metazoan phylogeny // *DNA Cell Biol.* 2007. Vol. 26, no. 4. P. 209–218. doi: 10.1089/dna.2006.0545
- Li H., Ilin S., Wang W., Duncan E. M., Wysocka J., Allis S. D., Patel D. J. Molecular basis for site-specific read-out of histone H3K4me3 by the BPTF PHD finger of NURF // *Nature*. 2006. Vol. 442. P. 91–95. doi: 10.1038/nature04802
- Marshall D. J., Uller T. When is a maternal effect adaptive? // *Oikos*. 2007. Vol. 116 (12). P. 1957–1963. doi: 10.1111/j.2007.0030-1299.16203.x
- Martínez-Berdeja A., Stitzer M. C., Taylor M. A., Okada M., Ezcurra E., Runcie D. E., Schmitt J. Functional variants of DOG1 control seed chilling responses and variation in seasonal life-history strategies in Arabidopsis thaliana // *PNAS*. 2020. Vol. 117 (5). P. 2526–2534. doi: 10.1073/pnas.1912451117
- Michaels S. D., Amasino R. M. FLOWERING LOCUS C encodes a novel MADS domain protein that acts as a repressor of flowering // *Plant Cell*. 1999. Vol. 11. P. 949–956. doi: 10.1105/tpc.11.5.949
- Michaels S. D. Flowering time regulation produces much fruit // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2009. Vol. 12. P. 75–80. doi: 10.1016/j.pbi.2008.09.005
- Molitor A. M., Bu Z., Yu Y., Shen W. H. Arabidopsis AL PHD-PRC1 complexes promote seed germination through H3K4me3-to-H3K27me3 chromatin state switch in repression of seed developmental genes // *PLoS Genet*. 2014. Vol. 10. doi: 10.1371/journal.pgen.1004091
- Munguía-Rosas M. A., Ollerton J., Parra-Tabla V., De-Nova J. A. Meta-analysis of phenotypic selection on flowering phenology suggests that early flowering plants are favoured // *Ecol. Lett.* 2011. Vol. 14. P. 511–521. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01601
- Murphey M., Kovach K., Elnaccash T., He H., Bentsink L., Donohue K. DOG1-imposed dormancy mediates germination responses to temperature cues // *Environ. Exp. Bot.* 2015. Vol. 112. P. 33–43. doi: 10.1016/j.envexpbot.2014.11.013
- Nakabayashi K., Bartsch M., Xiang Y., Miatton E., Pellengahr S., Yano R., Seo M., Soppe W. J. J. The time required for dormancy release in Arabidopsis is determined by DELAY OF GERMINATION1 protein levels in freshly harvested seeds // *Plant Cell*. 2012. Vol. 24. P. 2826–2838. doi: 10.1105/tpc.112.100214
- Nakabayashi K., Bartsch M., Ding J., Sopp W. J. J. Seed dormancy in Arabidopsis requires self-binding ability of DOG1 protein and the presence of multiple isoforms generated by alternative splicing // *PLoS Genet*. 2015. Vol. 11. doi: 10.1371/journal.pgen.1005737
- Née G., Kramer K., Nakabayashi K., Yuan B., Xiang Y., Miatton E., Finkemeier I., Soppe W. J. J. DELAY OF GERMINATION1 requires PP2C phosphatases of the ABA signalling pathway to control seed dormancy // *Nat. Commun.* 2017. Vol. 8 (1). P. 72. doi: 10.1038/s41467-017-00113-6
- Nonogaki H. Seed germination and dormancy: the classic story, new puzzles, and evolution // *J. Integr. Plant Biol.* 2019. Vol. 61 (5). P. 541–563. doi: 10.1111/jipb.12762
- Palatnik J. F., Allen E., Wu X., Schommer C., Schwab R., Carrington J. C., Weigel D. Control of leaf morphogenesis by microRNAs // *Nature*. 2003. Vol. 425. P. 257–263. doi: 10.1038/nature01958
- Penfield St., MacGregor D. R. Effect of environmental variation during seed production on seed dormancy and germination // *J. Exp. Bot.* 2017. Vol. 68, no. 4. P. 819–825. doi: 10.1093/jxb/erw436

Picó F. X. Demographic fate of *Arabidopsis thaliana* cohorts of autumn and spring-germinated plants along an altitudinal gradient // *J. Ecol.* 2012. Vol. 100. P. 1009–1018. doi: 10.1111/j.1365-2745.2012.01979

Postma F. M., Ågren J. Early life stages contribute strongly to local adaptation in *Arabidopsis thaliana* // *PNAS.* 2016. Vol. 113 (27). P. 7590–7595. doi: 10.1073/pnas.1606303113

Reinhart B. J., Weinstein E. G., Rhoades M. W., Bartel B., Bartel D. P. MicroRNAs in plants // *Genes and Development.* 2002. Vol. 16. P. 1616–1626.

Saleh A., Alvarez-Venegas R., Avramova Z. Dynamic and stable histone H3 methylation patterns at the *Arabidopsis FLC* and AP1 loci // *Gene.* 2008. Vol. 423. P. 43–47. doi: 10.1016/j.gene.2008.06.022

Schmitz R. J., Amasino R. M. Vernalization: a model for investigating epigenetics and eukaryotic gene regulation in plants // *Biochim. Biophys. Acta.* 2007. Vol. 1769. P. 269–275. doi: 10.1016/j.bbaexp.2007.02.003

Schwartz Y. B., Pirrotta V. Polycomb complexes and epigenetic states // *Curr. Opin. Cell Biol.* 2008. Vol. 20 (3). P. 266–273. doi: 10.1016/j.ceb.2008.03.002

Searle I., He Y., Turck F., Vincent C., Fornara F., Kröber S., Amasino R. A., Coupland G. The transcription factor FLC confers a flowering response to vernalization by repressing meristem competence and systemic signaling in *Arabidopsis* // *Genes Dev.* 2006. Vol. 20 (7). P. 898–912. doi: 10.1101/gad.373506

Sheldon C. C., Rouse D. T., Finnegan E. J., Peacock W. J., Dennis E. The molecular basis of vernalization: The central role of *FLOWERING LOCUS C (FLC)* // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2000. Vol. 97. P. 3753–3758. doi: 10.1073/pnas.060023597

Simpson G. G., Dean C. *Arabidopsis*, the rosetta stone of flowering time? // *Science.* 2002. Vol. 296. P. 285–289. doi: 10.1126/science.296.5566.285

Suarez-Lopez P., Wheatley K., Robson F., Onouchi H., Valverde F., Coupland G. *CONSTANS* mediates between the circadian clock and the control of flowering in *Arabidopsis* // *Nature.* 2001. Vol. 410. P. 1116–1120. doi: 10.1038/35074138

Sung S., Amasino R. M. Vernalization in *Arabidopsis thaliana* is mediated by the PHD finger protein VIN3 // *Nature.* 2004. Vol. 427. P. 159–164. doi: 10.1038/nature02195

Swiezewski S., Liu F., Magusin A., Dean C. Cold-induced silencing by long antisense transcripts of an

Arabidopsis Polycomb target // *Nature.* 2009. Vol. 462. P. 799–802. doi: 10.1038/nature08618

Tanzer A., Stadler P. F. Molecular evolution of a microRNA cluster // *J. Mol. Biol.* 2004. Vol. 339, no. 2. P. 327–335. doi: 10.1016/j.jmb.2004.03.065

Toorop P. E., Cuerva R. C., Begg G. S., Locardi B., Squire G. R. Co-adaptation of seed dormancy and flowering time in the arable weed *Capsella bursa-pastoris* (shepherd's purse) // *Ann. Bot. (Lond).* 2012. Vol. 109 (2). P. 481–489. doi: 10.1093/aob/mcr301

Vigidal D. S., Marques A. C. S., Willems L. A. J., Buijs G., Méndez-Vigo B., Hilhorst H. W., Bentsink L., Picó F. X., Alonso-Blanco C. Altitudinal and climatic associations of seed dormancy and flowering traits evidence adaptation of annual life cycle timing in *Arabidopsis thaliana* // *Plant Cell Environ.* 2016. Vol. 39 (8). P. 737–748. doi: 10.1111/pce.12734

Voegele A., Linkies A., Müller K., Leubner-Metzger G. Members of the gibberellin receptor gene family *GID1 (GIBBERELLIN INSENSITIVE DWARF1)* play distinct roles during *Lepidium sativum* and *Arabidopsis thaliana* seed germination // *J. Exp. Bot.* 2011. Vol. 62 (14). P. 5131–5147. doi: 10.1093/jxb/err214

Wang P., Xia H., Zhang Y., Zhao S., Zhao C., Hou L., Li C., Li A., Ma C., Wang X. Genome-wide high-resolution mapping of DNA methylation identifies epigenetic variation across embryo and endosperm in maize (*Zea mays*) // *BMC Genomics.* 2015. Vol. 16 (1). P. 21. doi: 10.1186/s12864-014-1204-7

Zha P., Liu Sh., Li Y., Ma T., Yang L., Jing Y., Lin R. The evening complex and the chromatin-remodeling factor PICKLE coordinately control seed dormancy by directly repressing *DOG1* in *Arabidopsis* // *Plant Commun.* 2019. Vol. 1 (2). Art. 100011. doi: 10.1016/j.xplc.2019.100011.2019

Zhang X., Clarenz O., Cokus S., Bernatavichute Y. V., Pellegrini M., Goodrich J., Jacobsen S. E. Whole-genome analysis of histone H3 lysine 27 trimethylation in *Arabidopsis* // *PLoS Biol.* 2007. Vol. 5 (5). P. 129. doi: 10.1371/journal.pbio.0050129

1001 Genomes Consortium [Corporate Author]. 1,135 Genomes reveal the global pattern of polymorphism in *Arabidopsis thaliana* // *Cell.* 2016. Vol. 166. P. 481–491. doi: 10.1016/j.cell.2016.06.044

Поступила в редакцию 18.05.2021

References

Chzhitsyan Ya., Davei L., Khen L., Gochan Ch. *FLC*: klyuchevoi regulyator vremeni zatsvetaniya u *Arabidopsis* [*FLC*: key regulator of flowering time in *Arabidopsis*]. *Fiziol. rast.* [Plant Physiol.]. 2010. Vol. 57, no. 2. P. 177–185.

Lutova L. A. Morfogenez rastenii i ekspressiya osnovnykh regulatorynykh genov na primere razvitiya tsvetka [Plant morphogenesis and expression of the main regulatory genes on the example of flower development]. *Ekol. genetika* [Environ. Genetics]. 2005. Vol. 3, no. 4. P. 26–37.

Medvedev S. S., Sharova E. I. Geneticheskaya i epigeneticheskaya regulyatsiya razvitiya rastitel'nykh organizmov (obzor) [Genetic and epigenetic regulation of the development of plant organisms (a review)]. *Zhurn. Sibirskogo fed. univ. Biol.* [J. Siberian Fed. Univ. Biol.]. 2010. No. 3. P. 109–129.

Adrian J., Torti S., Turck F. From decision to commitment: the molecular memory of flowering. *Mol. Plant.* 2009. Vol. 2 (4). P. 628–642. doi: 10.1093/mp/ssp031

Alonso-Blanco C., Blankestijn-de Vries H., Hanhart C. J., Koornneef M. Natural allelic variation at seed

- size loci in relation to other life history traits of *Arabidopsis thaliana*. *PNAS*. 1999. Vol. 96 (8). P. 4710–4717. doi: 10.1073/pnas.96.8.4710
- Amasino R. 2004. Vernalization, competence, and the epigenetic memory of winter. *Plant Cell*. 2004. Vol. 16. P. 2553–2559. doi: 10.1105/tpc.104.161070
- Andrés F., Coupland G. The genetic basis of flowering responses to seasonal cues. *Nature Rev. Genet.* 2012. Vol. 13. P. 627–639. doi: 10.1038/nrg3291
- Auge G., Blair L. K., Neville H., Donohue K. Maternal vernalization and vernalization-pathway genes influence progeny seed germination. *New Phytol.* 2017. Vol. 216 (2). P. 388–400. doi: 10.1111/nph.14520
- Auge G., Blair L. K., Karediya A., Donohue K. The autonomous flowering-time pathway pleiotropically regulates seed germination in *Arabidopsis thaliana*. *Annals of Botany*. 2018. Vol. 121 (1). P. 183–191. doi: 10.1093/aob/mcx132
- Ausin L., Alonso-Blanco C., Martínez-Zapater J. M. Regulation of flowering time by FVE, a retinoblastoma-associated protein. *Nat. Genet.* 2004. Vol. 36. P. 162–166. doi: 10.1038/ng1295
- Baskin C. C., Baskin J. M. *Seeds*. Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. San Diego, California: Academic Press, 1998. doi: 10.2307/176683
- Bentsink L., Hanson J., Hanhart C. J., de Vries H. B., Coltrane C., Keizer P., El-Lithy M., Alonso-Blanco C., de Andres M. T., Reymond M. Natural variation for seed dormancy in *Arabidopsis* is regulated by additive genetic and molecular pathways. *PNAS*. 2010. Vol. 107 (9). P. 4264–4269. doi: 10.1073/pnas.1000410107
- Berry S., Dean C. Environmental perception and epigenetic memory: mechanistic insight through *FLC*. *Plant J.* 2015. Vol. 83. P. 133–148. doi: 10.1111/tpj.12869
- Boss P. K., Bastow R. M., Mylne J. S., Dean C. Multiple pathways in the decision to flower: enabling, promoting and resetting. *Plant Cell*. 2004. Vol. 16. P. 18–31. doi: 10.1105/tpc.015958
- Bryant F. M., Hughes D., Hassani-Pak K., Eastmond P. J. Basic LEUCINE ZIPPER TRANSCRIPTION FACTOR67 transactivates *DELAY OF GERMINATION1* to establish primary seed dormancy in *Arabidopsis*. *Plant Cell*. 2019. Vol. 31 (6). P. 1276–1288. doi: 10.1105/tpc.18.00892
- Carrillo-Barral N., Rodríguez-Gacio M., Matilla A. J. *DELAY OF GERMINATION-1 (DOG1)*: a key to understanding seed dormancy. *Plants*. 2020. Vol. 9 (4). P. 480–500. doi: 10.3390/plants9040480
- Chen M., MacGregor D. R., Dave A., Florance H., Moore K., Paszkiewicz K., Smirnov N., Graham I. A., Penfield St. Maternal temperature history activates *Flowering Locus T* in fruits to control progeny dormancy according to time of year. *PNAS*. 2014. Vol. 111 (52). P. 18787–18792. doi: 10.1073/pnas.1412274111
- Chen M., Penfield St. Feedback regulation of *COOLAIR* expression controls seed dormancy and flowering time. *Science*. 2018. Vol. 360. P. 1014–1017. doi: 10.1126/science.aar7361
- Chen N., Wang H., Abdelmageed H., Veerappan V., Tadege M., Allen R. D. *HSI2/VAL1* and *HSL1/VAL2* function redundantly to repress *DOG1* expression in *Arabidopsis* seeds and seedlings. *New Phytol.* 2020. Vol. 227 (3). P. 840–856. doi: 10.1111/nph.16559
- Chiang G. C., Barua D., Kramer E. M., Amasino R., Donohue K. Major flowering time gene, *Flowering Locus C*, regulates seed germination in *Arabidopsis thaliana*. *PNAS*. 2009. Vol. 106 (28). P. 11661–1666. doi: 10.1073/pnas.090367106
- Chiang G. C., Bartsch M., Barua D., Nakabayashi K., Debieu M., Kronholm I., Koornneef M., Soppe W. J. J., Donohue K., De Meaux J. *DOG1* expression is predicted by the seed-maturation environment and contributes to geographical variation in germination in *Arabidopsis thaliana*. *Mol. Ecol.* 2011. Vol. 20 (16). P. 3336–3349. doi: 10.1111/j.1365-294X.2011.05181.x
- Chiang G. C., Barua D., Dittmar E., Kramer E. M., de Casas R. R., Donohue K. Pleiotropy in the wild: The dormancy gene *DOG1* exerts cascading control on life cycles. *Evolution*. 2013. Vol. 67 (3). P. 883–893. doi: 10.1111/j.1558-5646.2012.01828.x
- Choi J., Hyun Y., Kang M. J., Yun H. I., Yun J.-Y., Lister Cl., Dean C., Amasino R. M., Noh B., Noh Y.-S., Choi Y. Resetting and regulation of *Flowering Locus C* expression during *Arabidopsis* reproductive development. *Plant J.* 2009. Vol. 57. P. 918–931. doi: 10.1111/j.1365-313X.2008.03776.x
- Crevillen P., Sonmez C., Wu Z., Dean C. A gene loop containing the floral repressor *FLC* is disrupted in the early phase of vernalization. *EMBOJ.* 2013. Vol. 32. P. 140–148. doi: 10.1038/emboj.2012.324
- Cyrek M., Fedak H., Ciesielski A., Guo Y., Sliwa A., Brzezniak L., Krzyczmonik K., Pietras Z., Kaczanowski S., Liu F., Swiezewski S. Seed dormancy in *Arabidopsis* is controlled by alternative polyadenylation of *DOG1*. *Plant Physiol.* 2016. Vol. 170. P. 947–955. doi: 10.1104/pp.15.01483
- De Lucia F., Crevillen P., Jones A. M., Greb Th., Dean C. A PHD-Polycomb Repressive Complex 2 triggers the epigenetic silencing of *FLC* during vernalization. *PNAS*. 2008. Vol. 105, no. 44. P. 16831–16836. doi: 10.1073/pnas.0808687105
- Debieu M., Tang Ch., Stich B., Sikosek T., Effgen S., Josephs E., Schmitt J., Nordborg M., Koornneef M., Meaux J. Co-variation between seed dormancy, growth rate and flowering time changes with latitude in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS ONE*. 2013. Vol. 8 (5). P. 61–75. doi: 10.1371/journal.pone.0061075
- Dekkers B. J., He H., Hanson J., Willems L. A., Jamar D. C., Cueff G., Rajjou L., Hilhorst H. W., Bentsink L. The *Arabidopsis DELAY OF GERMINATION 1* gene affects *ABSCISIC ACID INSENSITIVE 5 (ABI5)* expression and genetically interacts with *ABI3* during *Arabidopsis* seed development. *Plant J.* 2016. Vol. 85. P. 451–465. doi: 10.1111/tpj.13118
- Dennis E. S., Peacock W. J. Epigenetic regulation of flowering. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2007. Vol. 10 (5). P. 520–527. doi: 10.1016/j.pbi.2007.06.009
- Donohue K. Germination timing influences natural selection on life-history characters in *Arabidopsis thaliana*. *Ecol.* 2002. Vol. 83. P. 1006–1016. doi: 10.2307/3071909
- Donohue K., Dorn L., Griffith C., Kim E., Aguilera A., Polysetty Ch., Schmitt J. Niche construction through germination cueing life-history responses to timing of

- germination in *Arabidopsis thaliana*. *Evolution*. 2005. Vol. 59 (4). P. 771–785. doi: 10.1554/04-655
- Donohue K., Rubio de Casas R., Burghardt L., Kovach K., Willis C. G. Germination, postgermination adaptation, and species ecological ranges. *Annual Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2010. Vol. 41. P. 293–319. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-102209-144715
- Ehrlén J. Selection on flowering time in a life-cycle context. *Oikos*. 2015. Vol. 124. P. 92–101.
- English S., Pen I., Shea N., Uller T. The information value of non-genetic inheritance in plants and animals. *PLoS ONE*. 2015. Vol. 10 (1). doi: 10.1371/journal.pone.0116996
- Fedak H., Palusinska M., Krzyczmonik K., Brzezniak L., Yatusevich R., Pietras Z., Kaczanowski S., Swiezewski S. Control of seed dormancy in *Arabidopsis* by a cis-acting noncoding antisense transcript. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2016. Vol. 113. P. 7846–7855. doi: 10.1073/pnas.1608827113
- Finch-Savage W. E., Leubner-Metzger G. Seed dormancy and the control of germination. *New Phytol.* 2006. Vol. 171 (3). P. 501–523. doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01787.x
- Footitt S., Huang Z., Clay H. A., Mead A., Finch-Savage W. E. Temperature, light and nitrate sensing coordinate *Arabidopsis* seed dormancy cycling, resulting in winter and summer annual phenotypes. *Plant J.* 2013. Vol. 74 (6). P. 1003–1015. doi: 10.1111/tbj.12186
- Goodrich J., Tweedie S. Remembrance of things past: chromatin remodeling in plant development. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.* 2002. Vol. 18. P. 707–746. doi: 10.1146/annurev.cellbio.18.040202
- Graeber K., Linkies A., Steinbrecher T., Mummehoff K., Tarkowská D., Turečková V., Ignatz M., Sperber K., Voegele A., De Jong H., Urbanová T., Strnad M., Leubner-Metzger G. DELAY OF GERMINATION 1 mediates a conserved coat-dormancy mechanism for the temperature- and gibberellin-dependent control of seed germination. *PNAS*. 2014. Vol. 111 (34). P. 3571–3580. doi: 10.1073/pnas.1403851111
- Gremer J. R., Kimball S., Venable D. L. Within- and among-year germination in Sonoran Desert winter annuals: Bet hedging and predictive germination in a variable environment. *Ecol. Lett.* 2016. Vol. 19. P. 1209–1218. doi: 10.1111/ele.12655
- Grossniklaus U., Paro R. Epigenetics. Chap.11. “Transcriptional silencing by Polycomb group proteins”. Cold Spring Harbor (N.Y.), 2007. P. 211–230.
- Hawkins P. G., Morris K. V. RNA and transcriptional modulation of gene expression. *Cell Cycle*. 2008. Vol. 7, no. 5. P. 602–607. doi: 10.4161/cc.7.5.5522
- He Y. Control of the transition to flowering by chromatin modifications. *Molecular Plant*. 2009. Vol. 2, no. 4. P. 554–564. doi: 10.1093/mp/ssp005
- He Y., Amasino R. M. Role of chromatin modification in flowering-time control. *Trends Plant Sci.* 2005. Vol. 10 (1). P. 30–35. doi: 10.1016/j.tplants.2004.11.003
- He Y., Michaels S. D., Amasino R. M. Regulation of flowering time by histone acetylation in *Arabidopsis*. *Science*. 2003. Vol. 302. P. 1751–1754. doi: 10.1126/science.1091109
- Helliwell C. A., Wood C. C., Robertson M. W., James Peacock M. W., Dennis E. S. The *Arabidopsis* FLC protein interacts directly in vivo with *SOC1* and *FT* chromatin is part of a high-molecular-weight protein complex. *Plant J.* 2006. Vol. 46. P. 183–192. doi: 10.1111/j.1365-313X.2006.02686.x
- Heo J. B., Sung S. Vernalization-mediated epigenetic silencing by a long intronic noncoding RNA. *Science*. 2011. Vol. 331. P. 76–79. doi: 10.1126/science.1197349
- Holdsworth M. J., Bentsink L., Soppe W. J. Molecular networks regulating *Arabidopsis* seed maturation, after-ripening, dormancy and germination. *New Phytol.* 2008. Vol. 179. P.33–54. doi:10.1111/j.1469-8137.2008.02437.x
- Huang X., Schmitt J., Dorn L., Griffith C., Effgen S., Takao Sh., Koornneef M., Donohue K. The earliest stages of adaptation in an experimental plant population: strong selection on QTLs for seed dormancy. *Mol. Ecol.* 2010. Vol. 19 (7). P. 1335–1351. doi: 10.1111/j.1365-294X.2010.04557.x
- Huo H., Wei Sh., Bradford K. J. DELAY OF GERMINATION1 (*DOG1*) regulates both seed dormancy and flowering time through microRNA pathways. *PNAS*. 2016. Vol. 113 (15). P. 2199–2206. doi: 10.1073/pnas.1600558113
- Jiang D., Wang Y., He Y. Repression of *FLOWERING LOCUS C* and *FLOWERING LOCUS T* by the *Arabidopsis* Polycomb Repressive Complex 2 components. *PLoS ONE*. 2008. Vol. 3 (10). P. 34–38. doi: 10.1371/journal.pone.0003404
- Johanson U., West J., Lister C., Michaels S., Amasino R., Dean C. Molecular analysis of *FRIGIDA*, major determinant of natural variation in *Arabidopsis* flowering time. *Science*. 2000. Vol. 290. P. 344–347. doi: 10.1126/science.290.5490.344
- Kardailsky I., Shukla V. K., Ahn J. H., Dagenais N., Christensen S. K., Nguyen J. T., Chory J., Harrison M. J., Weigel D. Activation tagging of the floral inducer *FT*. *Science*. 1999. Vol. 286 (5446). P. 1962–1965. doi: 10.1126/science.286.5446.1962
- Kendall S. L., Hellwege A., Marriot P., Whalley C., Graham I. A., Penfield S. Induction of dormancy in *Arabidopsis* summer annuals requires parallel regulation of *DOG1* and hormone metabolism by low temperature and CBF transcription factors. *Plant Cell*. 2011. Vol. 23 (7). P. 2568–2580. doi: 10.1105/tpc.111.087643
- Kim D. H., Doyle M. R., Sung S., Amasino R. Vernalization: winter and the timing of flowering in plants. *Annu. Rev. Cell Devel. Biol.* 2009. Vol. 25. P. 277–299. doi: 10.1146/annurev.cellbio.042308.113411
- Kim D. H., Sung S. Vernalization-triggered intragenic chromatin loop formation by long noncoding RNAs. *Dev. Cell*. 2017. Vol. 40. P. 302–312. doi: 10.1016/j.devcel.2016.12.021
- Koornneef M., Alonso-Blanco C., Peeters A. J. M., Soppe W. Genetic control of flowering time in *Arabidopsis*. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1998. Vol. 49. P. 345–370. doi: 10.1146/annurev.arplant.49.1.345
- Kronholm I., Picó F. X., Alonso-Blanco C., Goudet J., De Meaux J. Genetic basis of adaptation in *Arabidopsis thaliana*: Local adaptation at the seed dormancy QTL *DOG1*. *Evolution*. 2012. Vol. 66 (7). P. 2287–2302. doi: 10.1111/j.1558-5646.2012.01590.x
- Lee C. T., Risom T., Strauss W. M. Evolutionary conservation of microRNA regulatory circuits: an examination of microRNA gene complexity and conserved

microRNA-target interactions through metazoan phylogeny. *DNA Cell Biol.* 2007. Vol. 26, no. 4. P. 209–218. doi: 10.1089/dna.2006.0545

Li H., Ilin S., Wang W., Duncan E. M., Wysocka J., Allis S. D., Patel D. J. Molecular basis for site-specific read-out of histone H3K4me3 by the BPTF PHD finger of NURF. *Nature.* 2006. Vol. 442. P. 91–95. doi: 10.1038/nature04802

Marshall D. J., Uller T. When is a maternal effect adaptive? *Oikos.* 2007. Vol. 116 (12). P. 1957–1963. doi: 10.1111/j.2007.0030-1299.16203.x

Martínez-Berdeja A., Stitzer M. C., Taylor M. A., Okada M., Ezcurra E., Runcie D. E., Schmitt J. Functional variants of *DOG1* control seed chilling responses and variation in seasonal life-history strategies in *Arabidopsis thaliana*. *PNAS.* 2020. Vol. 117 (5). P. 2526–2534. doi: 10.1073/pnas.1912451117

Michaels S. D., Amasino R. M. *FLOWERING LOCUS C* encodes a novel MADS domain protein that acts as a repressor of flowering. *Plant Cell.* 1999. Vol. 11. P. 949–956. doi: 10.1105/tpc.11.5.949

Michaels S. D. Flowering time regulation produces much fruit. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2009. Vol. 12. P. 75–80. doi: 10.1016/j.pbi.2008.09.005

Molitor A. M., Bu Z., Yu Y., Shen W. H. Arabidopsis AL PHD-PRC1 complexes promote seed germination through H3K4me3-to-H3K27me3 chromatin state switch in repression of seed developmental genes. *PLoS Genet.* 2014. Vol. 10. doi: 10.1371/journal.pgen.1004091

Munuguía-Rosas M. A., Ollerton J., Parra-Tabla V., De-Nova J. A. Meta-analysis of phenotypic selection on flowering phenology suggests that early flowering plants are favoured. *Ecol. Lett.* 2011. Vol. 14. P. 511–521. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01601

Murphey M., Kovach K., Elnaccash T., He H., Bentsink L., Donohue K. *DOG1*-imposed dormancy mediates germination responses to temperature cues. *Environ. Exp. Bot.* 2015. Vol. 112. P. 33–43. doi: 10.1016/j.envexpbot.2014.11.013

Nakabayashi K., Bartsch M., Xiang Y., Miatton E., Pellengahr S., Yano R., Seo M., Soppe W. J. J. The time required for dormancy release in *Arabidopsis* is determined by *DELAY OF GERMINATION1* protein levels in freshly harvested seeds. *Plant Cell.* 2012. Vol. 24. P. 2826–2838. doi: 10.1105/tpc.112.100214

Nakabayashi K., Bartsch M., Ding J., Sopp W. J. J. Seed dormancy in *Arabidopsis* requires self-binding ability of *DOG1* protein and the presence of multiple isoforms generated by alternative splicing. *PLoS Genet.* 2015. Vol. 11. doi: 10.1371/journal.pgen.1005737

Née G., Kramer K., Nakabayashi K., Yuan B., Xiang Y., Miatton E., Finkemeier I., Soppe W. J. J. *DELAY OF GERMINATION1* requires PP2C phosphatases of the ABA signalling pathway to control seed dormancy. *Nat. Commun.* 2017. Vol. 8 (1). P. 72. doi: 10.1038/s41467-017-00113-6

Nonogaki H. Seed germination and dormancy: the classic story, new puzzles, and evolution. *J. Integr. Plant Biol.* 2019. Vol. 61 (5). P. 541–563. doi: 10.1111/jipb.12762

Palatnik J. F., Allen E., Wu X., Schommer C., Schwab R., Carrington J. C., Weigel D. Control of leaf morphogenesis by microRNAs. *Nature.* 2003. Vol. 425. P. 257–263. doi: 10.1038/nature01958

Penfield St., MacGregor D. R. Effect of environmental variation during seed production on seed dormancy and germination. *J. Exp. Bot.* 2017. Vol. 68, no. 4. P. 819–825. doi: 10.1093/jxb/erw436

Picó F. X. Demographic fate of *Arabidopsis thaliana* cohorts of autumn and spring-germinated plants along an altitudinal gradient. *J. Ecol.* 2012. Vol. 100. P. 1009–1018. doi: 10.1111/j.1365-2745.2012.01979

Postma F. M., Ågren J. Early life stages contribute strongly to local adaptation in *Arabidopsis thaliana*. *PNAS.* 2016. Vol. 113 (27). P. 7590–7595. doi: 10.1073/pnas.1606303113

Reinhart B. J., Weinstein E. G., Rhoades M. W., Bartel B., Bartel D. P. MicroRNAs in plants. *Genes and Development.* 2002. Vol. 16. P. 1616–1626.

Saleh A., Alvarez-Venegas R., Avramova Z. Dynamic and stable histone H3 methylation patterns at the *Arabidopsis FLC* and *AP1* loci. *Gene.* 2008. Vol. 423. P. 43–47. doi: 10.1016/j.gene.2008.06.022

Schmitz R. J., Amasino R. M. Vernalization: a model for investigating epigenetics and eukaryotic gene regulation in plants. *Biochim. Biophys. Acta.* 2007. Vol. 1769. P. 269–275. doi: 10.1016/j.bbaexp.2007.02.003

Schwartz Y. B., Pirrotta V. Polycomb complexes and epigenetic states. *Curr. Opin. Cell Biol.* 2008. Vol. 20 (3). P. 266–273. doi: 10.1016/j.ceb.2008.03.002

Sheldon C. C., Rouse D. T., Finnegan E. J., Peacock W. J., Dennis E. The molecular basis of vernalization: The central role of *FLOWERING LOCUS C (FLC)*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2000. Vol. 97. P. 3753–3758. doi: 10.1073/pnas.060023597

Searle I., He Y., Turck F., Vincent C., Fornara F., Kröber S., Amasino R. A., Coupland G. The transcription factor *FLC* confers a flowering response to vernalization by repressing meristem competence and systemic signaling in *Arabidopsis*. *Genes Dev.* 2006. Vol. 20 (7). P. 898–912. doi: 10.1101/gad.373506

Simpson G. G., Dean C. *Arabidopsis*, the rosetta stone of flowering time? *Science.* 2002. Vol. 296. P. 285–289. doi: 10.1126/science.296.5566.285

Suarez-Lopez P., Wheatley K., Robson F., Onouchi H., Valverde F., Coupland G. *CONSTANS* mediates between the circadian clock and the control of flowering in *Arabidopsis*. *Nature.* 2001. Vol. 410. P. 1116–1120. doi: 10.1038/35074138

Sung S., Amasino R. M. Vernalization in *Arabidopsis thaliana* is mediated by the PHD finger protein *VIN3*. *Nature.* 2004. Vol. 427. P. 159–164. doi: 10.1038/nature02195

Swiezewski S., Liu F., Magusin A., Dean C. Cold-induced silencing by long antisense transcripts of an *Arabidopsis* Polycomb target. *Nature.* 2009. Vol. 462. P. 799–802. doi: 10.1038/nature08618

Tanzer A., Stadler P. F. Molecular evolution of a microRNA cluster. *J. Mol. Biol.* 2004. Vol. 339, no. 2. P. 327–335. doi: 10.1016/j.jmb.2004.03.065

Toorop P. E., Cuerva R. C., Begg G. S., Locardi B., Squire G. R. Co-adaptation of seed dormancy and flowering time in the arable weed *Capsella bursa-pastoris* (shepherd's purse). *Ann. Bot. (Lond).* 2012. Vol. 109 (2). P. 481–489. doi: 10.1093/aob/mcr301

Vigidal D. S., Marques A. C. S., Willems L. A. J., Buijs G., Méndez-Vigo B., Hilhorst H. W., Bentsink L.,

Picó F. X., Alonso-Blanco C. Altitudinal and climatic associations of seed dormancy and flowering traits evidence adaptation of annual life cycle timing in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Environ.* 2016. Vol. 39 (8). P. 737–748. doi: 10.1111/pce.12734

Voegelé A., Linkies A., K. Müller K., Leubner-Metzger G. Members of the gibberellin receptor gene family *GID1* (*GIBBERELLIN INSENSITIVE DWARF1*) play distinct roles during *Lepidium sativum* and *Arabidopsis thaliana* seed germination. *J. Exp. Bot.* 2011. Vol. 62 (14). P. 5131–5147. doi: 10.1093/jxb/err214

Wang P., Xia H., Zhang Y., Zhao S., Zhao C., Hou L., Li C., Li A., Ma C., Wang X. Genome-wide high-resolution mapping of DNA methylation identifies epigenetic variation across embryo and endosperm in maize (*Zea mays*). *BMC Genomics.* 2015. Vol. 16 (1). P. 21. doi: 10.1186/s12864-014-1204-7

Zha P., Liu Sh., Li Y., Ma T., Yang L., Jing Y., Lin R. The evening complex and the chromatin-remodeling factor PICKLE coordinately control seed dormancy by directly repressing *DOG1* in *Arabidopsis*. *Plant Commun.* 2019. Vol. 1 (2). Art. 100011. doi: 10.1016/j.xplc.2019.100011.2019

Zhang X., Clarenz O., Cokus S., Bernatavichute Y. V., Pellegrini M., Goodrich J., Jacobsen S. E. Whole-genome analysis of histone H3 lysine 27 trimethylation in *Arabidopsis*. *PLoS Biol.* 2007. Vol. 5 (5). P. 129. doi: 10.1371/journal.pbio.0050129

1001 Genomes Consortium [Corporate Author]. 1,135 Genomes reveal the global pattern of polymorphism in *Arabidopsis thaliana*. *Cell.* 2016. Vol. 166. P. 481–491. doi: 10.1016/j.cell.2016.06.044

Received May 18, 2021

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Федоренко Ольга Михайловна

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: fedorenko_om@mail.ru
тел.: (8142) 573107

Зарецкая Марина Витальевна

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: genmg@mail.ru
тел.: (8142) 573107

Лебедева Ольга Николаевна

заместитель директора по научной работе,
руководитель лаб. генетики, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: lebedeva@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 573107

CONTRIBUTORS:

Fedorenko, Olga

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

Zaretskaya, Marina

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

Lebedeva, Olga

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

УДК 582.632.1:574.3

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ И 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

В статье приведены результаты сравнительного анализа пространственной и возрастной структуры популяций широко распространенной в Евразии березы повислой – *Betula pendula* Roth и уникального представителя европейской лесной дендрофлоры – карельской березы *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti. Проанализированы многочисленные факты и наблюдения (ареалы, пространственное распределение, плотность насаждений, экологические ниши, конкурентоспособность, жизненные формы, возрастные группы, продолжительность жизни), которые показали наличие между ними значительных различий. По мнению авторов, это, наряду с другими биологическими характеристиками, убедительно свидетельствует о генетически детерминированной обособленности карельской березы от березы повислой и подтверждает ранее сделанный вывод о правомочности рассмотрения ее в качестве самостоятельного вида.

Ключевые слова: *Betula pendula* Roth; береза повислая; *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti; карельская береза; популяции; пространственная структура; возрастная структура.

L. V. Vetchinnikova, A. F. Titov. SPATIAL AND AGE STRUCTURE OF SILVER BIRCH AND CURLY BIRCH POPULATIONS

The article reports the results of an analysis of the spatial and age structure of the populations of silver birch, *Betula pendula* Roth – a common birch in Eurasia, and a unique representative of the European forest tree flora – curly birch, *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti. Numerous facts and observations (distribution ranges and patterns, stand density, ecological niches, competitiveness, life forms, age cohorts, life span) were analyzed, exhibiting significant differences between them. The authors believe that this, alongside other biological characteristics, is weighty evidence that separateness of curly birch from silver birch is genetically determined, and supports the earlier conclusion that curly birch qualifies as an independent species.

Keywords: *Betula pendula* Roth; silver birch; *B. pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti; curly birch; populations; spatial structure; age structure.

Введение

Одной из важнейших характеристик популяций является ее структура, которая формируется на основе биологических особенностей вида, его взаимодействия с другими видами и под влиянием факторов внешней среды [Алтухов и др., 2004]. Особый интерес вызывает изучение структуры популяций древесных растений, которые имеют важное экономическое значение или находятся на грани исчезновения. Именно такими древесными породами среди компонентов аборигенной лесной дендрофлоры Европы являются береза повислая *Betula pendula* Roth и ее разновидность карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti. Первая из них находит широкое хозяйственное использование, а вторая включена в региональные Красные книги двух субъектов Российской Федерации и отнесена к категории 2/EN, то есть к числу исчезающих, находящихся в опасном состоянии видов (Endangered) [Красная..., 2010, 2020].

Особенности структуры популяций этих представителей рода *Betula* L. в общих чертах описаны нами ранее [Ветчинникова, Титов, 2020a]. В настоящей работе более подроб-

но рассматриваются вопросы, отражающие пространственную и возрастную структуру их популяций.

Пространственная структура популяций

Ареал. Береза повислая имеет широкий сплошной ареал на Евразийском континенте, от Атлантики до Восточной Сибири (табл., рис. 1). В Скандинавии и на северо-западе европейской части России береза повислая наряду с другими видами формирует северную границу распространения древесной растительности, тогда как на восточно-европейском Севере преобладают ель и береза, а от Урала до Чукотки – лиственница [Крючков, 1976; Odland, 1994; Wielgolaski, 2005].

Несмотря на то что ареал березы повислой охватывает почти всю территорию лесной зоны Евразии, наиболее часто она встречается в лесах Европы. Например, в Северной Европе ее доля в общем объеме древостоя составляет от 11 до 16%, в странах Балтии – от 17 до 28%, в то время как в Центральной и Южной Европе – всего несколько процентов [Нунунен et al., 2010].

Особенности пространственной и возрастной структуры популяций березы повислой и карельской березы
Features of the spatial and age structure of the silver birch and curly birch populations

Структура популяций Population structure	Береза повислая Silver birch	Карельская береза Curly birch
Пространственная Spatial structure		
Ареал Range	Сплошной, широкий Continuous, wide	Дизъюнктивный, локальный Disjunctive, local
Пространственное распределение Spatial placement	Лесообразующая порода Forest-forming species	Одиночное или групповое Single or group
Плотность насаждений Planting density	Высокая High	Низкая Low
Экологическая ниша Ecological niche	Леса, сухие и бедные местообитания Forests. Dry and poor habitats	Открытые места, часто неблагоприятные для других древесных видов Open areas that are often unfavorable for other tree species
Конкуренетоспособность Competitiveness	Высокая High	Крайне низкая Extremely low
Жизненные формы Life form	Дерево Tree	От дерева до кустарника Varying from a tree to a shrub
Возрастная Age structure		
Возрастные группы Age groups	От ювенильных (j) до сенильных (s) From juvenile (j) to senile (s)	Преобладают средневозрастные (g_2) и старые генеративные (g_3) деревья Middle-aged trees (g_2) and generative trees (g_3) prevail
Продолжительность жизни Life span	120–150 лет 120–150 years	100 лет и более 100 or more years



Рис. 1. Ареал березы повислой [по: Чухина, Багмет, 2007]

Fig. 1. The range of the silver birch [after: Chukhina, Bagmet, 2007]

Основной лесообразующей породой береза повислая является и на территории европейской части России. Так, в Московской области в виде чистых по составу насаждений и совместно с другими породами (елью, сосной, осиной, липой и др.) она занимает более 40% от общей площади лесов и 37% от всего запаса древостоев [Василевич, 1996; Маслов и др., 2019]. В Карелии лесные насаждения с преобладанием березы составляют около 11% [Государственный..., 2021].

Карельская береза согласно существующей ботанической номенклатуре считается разновидностью березы повислой, но произрастает исключительно в Европе, и то не повсеместно, а только на территории стран Балтийского региона [Ветчинникова, Титов, 2019, 20206]. В целом ее ареал имеет локальный и дизъюнктивный (прерывистый) характер (табл., рис. 2). К настоящему времени природные популяции карельской березы сохранились на территории Беларуси, России (главным образом в Карелии), Швеции, Финляндии и Польши, причем в одних популяциях их количество исчисляется единицами, а в других – несколькими десятками и только иногда сотнями или тысячами (рис. 2). Отдельно растущие деревья или их группы изредка встречаются в Норвегии, Словакии и Эстонии. На территории ряда стран к началу 21 века она исчезла совсем (Германия, Чехия, Дания, Литва).



Рис. 2. Ареал карельской березы в начале 21 века (места произрастания, где количество деревьев > 50, отмечены точками)

Fig. 2. The range of the curly birch at the beginning of the 21st century (those growing areas where the number of trees is more than 50 are represented by dots)

Пространственное распределение. Береза повислая формирует мелколиственные леса в умеренной и холодной зонах Евразии и/или может выступать в качестве примеси к другим древесным породам (чаще к хвойным). Благодаря высокой экологической пластичности она является одним из тех видов, которые первыми занимают открытые территории после лесных пожаров, вырубок или при зарастании сельскохозяйственных земель. В то же время она легко поселяется в лесу на месте так называемых «окон в пологе леса» в качестве примеси к другим породам [Смирнова, Бобровский, 2001; Попов, 2017]. Прежде всего это обусловлено ее обильным плодоношением и высокой скоростью роста [Богданов, 1974; Fischer et al., 2002; Hynynen et al., 2010; Феклистов, Амосова, 2013].

На всем протяжении ареала у березы повислой, подобно другим лесообразующим породам, наблюдается активное естественное возобновление, которое осуществляется главным образом за счет семенного размножения. Однако плодоношение является нерегулярным: высокоурожайные годы чередуются с годами средне- и слабоурожайными, что связано преимущественно с погодными условиями года, предшествующего урожаю [Sarvas, 1948; Ермаков, 1970; Koski, Tallqvist, 1978; Каледа, 1985; Данченко, 1990; Бажина и др., 2018].

Широкий и непрерывный ареал березы повислой, обильное плодоношение, распространение пыльцы и семян на большие расстояния способствуют увеличению генетического разнообразия ее популяций и уровня их внутри- и межвидовой дифференциации [Hamrick et al., 1992].

Благодаря способности к вегетативному возобновлению береза повислая может восстанавливать надземные органы, частично поврежденные или утраченные в результате действия тех или иных абиотических или биотических факторов. В то же время при искусственном вегетативном размножении ее обоснованно принято относить к трудноукореняемым растениям.

Карельская береза, как и береза повислая, является светолюбивой породой, но в отличие от нее не способна образовывать леса и конкурировать с ней в местах их контакта (часто оказываясь в подчиненном ярусе) (табл.). Поэтому в отличие от березы повислой она растет, как правило, одиночно или небольшими группами преимущественно на открытых или полуоткрытых участках, чаще встречаясь на опушках лесов и по берегам водоемов (~ 70%), на бывших пашнях и пастбищах (~ 20%). Отдельные деревья и небольшие груп-

пы можно обнаружить вдоль придорожной полосы (~ 10%) [Ветчинникова, Титов, 2020а].

Наличие одиночных деревьев может свидетельствовать как о распаде ранее существовавшей популяции, так и о начале новой, но не получившей пока своего развития. В любом случае низкая численность вида почти всегда свидетельствует о его уязвимости. Наблюдения за популяциями карельской березы, которые ведутся в Республике Карелия с определенной периодичностью на протяжении почти 100 лет, также указывают на важность сохранения относительно большой численности ее популяций. На примере заонежских популяций (Медвежьегорский район Республики Карелия) можно со значительной долей уверенности говорить о том, что при численности карельской березы до 1 тыс. растений (южная часть Заонежья, охранная зона музея-заповедника «Киж») популяция погибает примерно в течение 50 лет, в то время как популяция, включающая 2–3 тыс. деревьев (ботанический заказник «Анисимовщина»), существует стабильно на протяжении гораздо более длительного времени (100 лет и более) [Ветчинникова и др., 2013].

На современном этапе наибольшей численностью характеризуются популяции, находящиеся на территории Республики Беларусь, площадь которых составляет от нескольких сот квадратных метров до нескольких гектаров. Но и здесь, как и в других странах, они распределены неравномерно. Согласно данным последних лет, наибольшие ресурсы карельской березы сосредоточены в Могилевской области (более 55%), наименьшие – в Брестской (менее 1%) [Сидор и др., 2016]. Суммарный запас древесины карельской березы в Беларуси оценивался в 2008 г. в 40 тыс. м³ [Пугачевский, 2008], к 2016 г. он снизился до 15 тыс. м³ [Сидор и др., 2016].

Серьезной проблемой для выживания популяций редких видов растений, к которым относится карельская береза, является фрагментация ареалов [Meffe, Carroll, 1994; Злобин и др., 2013]. Например, популяции карельской березы, расположенные в северной (~ 62° с. ш., Финляндия и Россия) и южной (~ 52° с. ш., Республика Беларусь) частях ее ареала, удалены друг от друга примерно на 1300 км с севера на юг в пределах одной географической долготы (~ 30° в. д.). Конкретные местонахождения локальных популяций карельской березы также зачастую значительно удалены друг от друга, поэтому обмен пыльцой не происходит или затруднен не только между растениями разных популяций, но даже в пределах одной популяции. К тому же жизнеспособность пыльцы

у карельской березы, как и у большинства видов древесных, резко падает с увеличением времени, затраченного на преодолеваемое расстояние. Также далеко не все семена достигают подходящих для их развития микроклиматических условий, а всхожесть заметно ослабевает уже на следующий год. Добавим, что из-за низкой эффективной численности популяций у карельской березы наблюдается ограничение и в количестве деревьев-опылителей. В результате, наряду с другими причинами, естественное возобновление у карельской березы выражено очень слабо и практически на всем протяжении ареала у нее отсутствует жизнеспособный подрост [Ветчинникова, Титов, 2021].

Плотность насаждения. Важным показателем характеристики популяций является ее плотность или среднее число особей на единицу занимаемой ею площади. Между плотностью популяции и ее численностью существует очевидная зависимость: с повышением численности популяционная плотность будет возрастать. Низкая плотность популяции, как известно, обуславливает снижение уровня воспроизводства особей, но способствует их выживанию; высокая, напротив, содействует репродукции, но снижает выживаемость потомства, усиливая их внутривидовую конкуренцию [Nilsson et al., 2002].

Являясь светолюбивой породой, береза повислая сохраняет свою жизнеспособность и активный рост в древостое только тогда, когда растет в условиях с относительно большими расстояниями между деревьями и низким уровнем их конкуренции. Считается, что в благоприятных условиях в зрелом возрасте у березы от 65 до 77% общей биомассы приходится на стволовую древесину, около 7% – на пень и 11–23% – на крону (ветви и листья) [Niemistö, 2013]. С возрастом насаждения биомасса стволовой древесины увеличивается, а доля ветвей уменьшается. Однако на развитие и кроны, и стебля в значительной степени влияет плотность насаждения. Исследования, проведенные на территории ряда стран, показали, что в березовых древостоях количество деревьев может варьировать от 8 до 18 тыс. шт./га, как, например, в Латвии [Dreimanis, 2002], или даже от 17 до 40 тыс. шт./га, как в Швеции [Karlsson, Albrektson, 2000]. Однако при такой высокой плотности насаждений рост растений в высоту значительно опережает прирост по диаметру ствола на фоне слабого развития кроны. Считается, что для полноценного роста и развития доля кроны должна составлять не менее 50% от высоты дерева [Niemistö, 2013]. Опытным путем также показано, что прирост у березы по-

вислой существенно снижается при уменьшении освещенности [Perala, Alm, 1990]. Своевременное прореживание обеспечивает улучшение световых условий и способствует развитию кроны. Напротив, отсроченные мероприятия по уходу уже не могут улучшить ситуацию.

В разных странах Северной Европы рекомендуемая плотность для березовых насаждений варьирует от 1600 до 2500 деревьев на гектар с дальнейшим проведением рубок ухода [Niemistö, 1995a, b; Cameron, 1996; Zalitis, Zalitis, 2007; Niemistö et al., 2008; Hagqvist, Mikkola, 2008]. В частности, первое прореживание сопровождается изъятием каждого второго дерева и проводится в возрасте 20–25 лет, когда растения достигнут высоты 14–16 м [Niemistö, 1995b, 2013]. К этому времени нижние ветви уже отмирают и частично опадают. В результате происходит усиление радиального прироста. После второго прореживания рекомендуется оставлять не более 400 деревьев на 1 гектар [Hynynen, 1993; Velling et al., 2002].

Карельская береза, как было отмечено выше, произрастает преимущественно на открытых или полукрытых участках. В случае высокой плотности древостоя и конкуренции за элементы минерального питания, по-видимому, включаются механизмы самоизреживания, в результате чего наиболее сильные деревья занимают доминирующее положение, а карельская береза переходит во второй ярус и постепенно засыхает. Однако замечено, что «пограничные» особи карельской березы, расположенные по периметру древостоя, отличаются более крупными размерами по сравнению с одновозрастными особями, расположенными внутри лесного сообщества (рис. 3, А). По всей вероятности, морфометрические характеристики растений карельской березы не слишком сильно зависят от площади почвенного питания, а более важным фактором, определяющим темпы их роста и накопление биомассы, выступают световые условия. Подтверждением является, в частности, тот факт, что у «пограничных» особей происходит изменение направления роста ствола и даже формы кроны: дерево становится наклонным и флагообразным (рис. 3, Б) в сторону открытых пространств и/или наибольшей освещенности, что не свойственно березе повислой.

При создании искусственных насаждений карельскую березу семенного происхождения, как и березу повислую, рекомендуется высаживать с плотностью посадки от 1600 до 2000 шт./га [Hagqvist, Mikkola, 2008]. Если посадочный материал получен путем клонального микроразмножения, то плотность посадки



А



Б

Рис. 3. Наклоненная форма кроны карельской березы на опытных участках (Агробиологическая станция КарНЦ РАН, пригород г. Петрозаводска) (А) и флагообразная – в природной популяции (ботанический заказник «Анисимовщина», Медвежьегорский район, Республика Карелия) (Б)

Fig. 3. Slanted crown of the curly birch in the KarRC RAS Forest Research Institute's experimental plots (Agrobiological Research Station of the Karelian Research Centre RAS in Petrozavodsk suburbs) (A), and flag-shaped crown in a natural population (Anisimovshchina Botanical Reserve, Medvezhyegorsky District, Republic of Karelia) (B)

значительно уменьшается и варьирует от 400 до 800 шт./га. Хорошие результаты достигнуты в случае смешанной посадки растений семенного происхождения (1200 шт./га) и полученных в культуре *in vitro* (400 шт./га). Поскольку карельская береза требует больше света, чем береза повислая, первое прореживание проводится в возрасте от 10 до 13 лет при высоте деревьев от 7 до 9 м [Velling et al., 2002].

Оценка влияния полноты насаждений на рост и развитие карельской березы позволила сделать заключение о том, что преобладание карельской березы в природных условиях на территории Беларуси обусловлено, скорее всего, относительно низкой полнотой древостоев (степенью сомкнутости крон деревьев), равной преимущественно 0,6 [Сидор и др., 2016]. На территории Карелии степень сомкнутости древесного полога составляет, как правило, 0,8 и выше, при которой уровень освещенности является недостаточным для нормального роста и развития карельской березы.

Экологическая ниша. Береза повислая встречается почти во всех лесорастительных зонах за исключением крайних северных (тундровых) и крайних южных (пустынных и субтропических) районов и считается неприхотливой древесной породой. Однако чаще она

произрастает на возвышенных местах с низким уровнем грунтовых вод, выбирая сухие и бедные местообитания (табл.) [Мигалина и др., 2010; Нунунен et al., 2010; Попов, 2017]. Она также легко переносит засушливые периоды, во время которых листва желтеет и даже опадает [Богданов, 1974]. Она не слишком требовательна к теплу, легко переносит поздневесенние заморозки. Береза считается почвоулучшающей породой, поскольку снижает кислотность почвы, обогащает ее элементами минерального питания, особенно азотом [Любавская, 1978; Ермаков, 1986; Consensus..., 2003; Феклистов, Амосова, 2013]. Береза повислая активно реагирует на световой фактор: снижение освещенности ведет к уменьшению прироста и дальнейшему засыханию растений. Однако в молодом возрасте теневыносливость березы значительно выше, чем в зрелом.

Накопленные к настоящему времени сведения об условиях произрастания карельской березы опровергают мнение о ее приуроченности к определенному типу почв. Она успешно растет как на бедных песчаных, так и на каменистых почвах [Соколов, 1950; Kosonen et al., 2004]. Относительно невысокая требовательность карельской березы к почвенным условиям и произрастание в местах, менее благоприятных для других древесных пород, объясняется, по всей

видимости, ее низкой конкурентоспособностью и необходимостью поиска незанятых ниш, причем с достаточно высокой освещенностью. Почвенное питание у карельской березы, как и у березы повислой, осуществляется преимущественно за счет эктотрофной микоризы, которая, как известно, не является видоспецифичной. На плодородных почвах она также хорошо растет и развивается, но только при условии отсутствия конкуренции с другими древесными породами.

Конкурентоспособность. Береза повислая, как сказано выше, одной из первых древесных пород поселяется на открытых местах и плохо переносит затенение. Она отличается быстрым ростом (особенно в первое десятилетие), создает благоприятную среду для подселения хвойных пород, в частности ели, выполняя тем самым важную фитоценотическую роль в таежной зоне [Ермаков, 1986; Нунунен et al., 2010]. Различный характер роста березы и ели на ранних этапах их развития, очевидно, снижает уровень конкуренции между этими двумя видами [Mielikäinen, 1985; Agestam, 1985; Mielikäinen, Valkonen, 1995]. Некоторые авторы полагают, что высокая конкурентоспособность березы повислой обусловлена хорошо развитой корневой системой [Гроздова, 1979; Данченко, 1990; Феклистов, Амосова, 2013]. При этом березовые насаждения относят в разряд временных типов леса, в противоположность хвойным деревьям, которые образуют коренные типы леса [Любавская, 1981].

Карельская береза характеризуется крайне низкой конкурентоспособностью относительно других древесных пород, и прежде всего сопутствующих, которая отражается на ростовых и формообразовательных процессах, на репродукции и особенно на продолжительности ее жизни [Ветчинникова, 2005; Ветчинникова, Титов, 2021]. Наиболее сильное угнетение, как правило, она испытывает со стороны эдификаторов сообществ, причем не столько в результате корневой конкуренции за питательные вещества и воду, сколько за уровень освещенности кроны.

Установлено, что при высокой плотности насаждений карельская береза до появления признаков узорчатости растет интенсивно и не уступает по высоте березе повислой [Евдокимов, 1989; Побирушко, 1992; Курносов, 1993]. В этот период, по всей вероятности, происходит активное развитие корневой системы и повышенное насыщение ризосферы микробным населением, продукты жизнедеятельности которого активно используются растениями. Но через 10–15 лет, по мере усиления

затенения в результате смыкания крон рядом растущих безузорчатых особей или сопутствующих пород, карельская береза высокоствольной формы роста снижает темпы роста в высоту и переходит в подчиненный ярус. Растения, имеющие короткоствольную и кустообразную форму роста, уже на этом этапе не выдерживают конкуренцию с другими, более быстро растущими листовыми породами и, как правило, отмирают.

Можно предположить, что в условиях слабого влияния конкурентных отношений численность популяций карельской березы в 100–500 особей вполне способна обеспечить ее выживание и сохранность в течение длительного времени. Но в случае более ощутимого влияния конкурентных отношений потребуются существенно бóльшая численность популяции, возможно, 1 тыс. деревьев и более [Ветчинникова, Титов, 2020б].

Жизненные формы. Береза повислая относится к листопадным однодомным раздельнополюм деревьям. Как правило, она имеет один прямой ствол с широкой яйцевидно-конической кроной, концы ветвей обычно свешиваются. Она характеризуется быстрым ростом и в благоприятных условиях может достигать 25–30 м в высоту и 80 см в диаметре ствола. Кора в нижней части ствола образует толстый слой корки, с глубокими трещинами, в верхней части она белая [Богданов, 1974; Consensus..., 2003; Нунунен et al., 2010]. Образование белой бересты начинается примерно с 8–10 лет, в более раннем возрасте кора имеет красновато-коричневый или буро-желтый цвет [Ветчинникова, 2004]. При изучении формового разнообразия березы в древостоях Карелии по характеру коры, энергии роста и деловым качествам древесины у березы повислой П. Н. Мегалинский [1950] установил две формы: грубокорую и серокожую. Позднее у березы повислой, растущей в центральной полосе России, по внешнему строению коры Н. Б. Гроздова [1965] выделила шесть форм: ромбовиднотрещиноватую, неяснотрещиноватую, продольнотрещиноватую, груботрещиноватую, слоистокорую, шероховатокорую. При порослевом возобновлении возможно развитие многоствольных деревьев, которые образуются из спящих и придаточных почек у основания пней ранее срубленных деревьев.

Карельская береза в отличие от березы повислой, как правило, ниже по высоте, крона у нее более редкая, «плакучесть» ветвей почти отсутствует, кора более грубая. Также она характеризуется разнообразием жизненных форм: от одноствольного дерева



Рис. 4. Основные формы роста карельской березы: высокоствольная (А), короткоствольная (Б), кустообразная (В)
 Fig. 4. Trunk shapes in the curly birch: with stripes (A), with small protuberances (Б), and with necks and muffs (B)

до многоствольного дерева-куста и/или кустарника [Соколов, 1950] (табл., рис. 4). Это прежде всего отражает биологические особенности карельской березы, придает ей дополнительную пластичность и расширяет возможности роста в различных условиях. Среди жизненных форм преобладают деревья, обычно с четко выраженным главным стволом, который часто бывает разветвленным. Высота деревьев, как правило, варьирует от 1 до 25 м (бывает и выше), диаметр ствола – от 5 до 40 см (изредка больше). Наличие узорчатой текстуры в древесине можно установить по косвенным признакам, к которым относятся утолщения или выпуклости, внешне различимые на поверхности ствола (рис. 5).

Полиморфизм карельской березы определил различные подходы к ее классификации. В настоящее время наиболее объективной считается классификация карельской березы по форме роста и типу поверхности ствола. Так, среди древовидных форм по форме роста выделяют: *высокоствольную* (с хорошо выраженным стволом и кроной, расположенной на высоте от 1,5–2,0 м и выше), *короткоствольную* (стволовая часть до 1,5–2,0 м с разветвлен-

ной кроной) и *кустообразную* (укороченный, но явно выраженный ствол от 10 см до 1,0 м, несущий раскидистую крону) (рис. 4), а по типу поверхности ствола – *шаровидноутолщенную*, *мелкобугорчатую* и *ребристую* (рис. 5). Встречаются и смешанные типы.

Ведущая роль в формовом составе популяций карельской березы принадлежит короткоствольной форме роста – в среднем около 60 %, на долю высокоствольной приходится 10 %, а кустообразная составляет 30 % и выше, причем количество последних достоверно возрастает по направлению с севера на юг [Ветчинникова, Титов, 2021]. В северной части ареала преобладают деревья с мелкобугорчатым типом поверхности ствола – до 70 %, шаровидноутолщенный тип имеют около 25 % особей, а ребристый – не более 5 %. В направлении к южной части ареала увеличивается количество деревьев с шаровидноутолщенным типом поверхности ствола и почти выравнивается с мелкобугорчатыми, а деревья с ребристой поверхностью ствола практически не встречаются. В целом, несмотря на территориальное разобщение популяций в долготном и широт-



Рис. 5. Типы поверхности ствола карельской березы: мелкобугорчатый (А), шаровидноутолщенный (Б) и ребристый (В)

Fig. 5. Types of surface of the Karelian birch trunk: small-knobby (A), spherical thickened (Б), and ribbed (В)

ном направлениях, зафиксировано значительное сходство деревьев по форме роста и типу поверхности ствола.

Попутно следует сказать о ледяной березе (Eisbirke, Ice birch), которая, так же как и карельская, имеет выпуклости на поверхности ствола и волнистую текстуру древесины с перламутровым оттенком (похожим на лед, что и определило ее название), но отличается от последней значительно более тонкой корой и отсутствием темно-коричневых включений в древесине. В настоящее время ледяная береза является флористической редкостью и, как правило, сопутствует карельской березе в популяциях северной части ее ареала (преимущественно в Швеции, Финляндии и России – в Республике Карелия и Ленинградской области), а также в семенном потомстве произрастающих здесь деревьев. Некоторые финские исследователи [Saarnio, 1976; Raulo, Sirén, 1978; Ruynänen, Ruynänen, 1986; Kosonen et al., 2004] относят ледяную березу к карельской и выделяют как особый тип (кольчатая).

Добавим, что в случае многоствольной (гнездовидной) формы роста у карельской березы при порослевом возобновлении на месте ранее спиленных или срубленных деревьев в сформированной группе могут присутствовать стволы, не только имеющие узорчатую текстуру в древесине (визуально проявляется в виде выпукло-

стей на поверхности ствола), но и без признаков «узорчатости» (выпуклости на поверхности ствола отсутствуют). Это объясняется тем, что кроме порослевых побегов карельской березы, которые всегда наследуют узорчатую древесину, в «гнезде» оказались стволы, происходящие из семян, случайно попавших в благоприятные условия на поверхность разлагающегося пня от стоящих рядом берез с обычной текстурой.

Возрастная структура популяций

Возрастные группы. Положение вида в биоценозе, как известно, определяет не только численность, но и возрастной состав популяции. Популяции березы повислой, как правило, представлены растениями всех возрастных групп – ювенильными (j), имматурными (im), виргинильными (v), молодыми генеративными (g₁), средневозрастными генеративными (g₂), старыми генеративными (g₃), постгенеративными субсенильными (ss) и сенильными (s) деревьями. Приблизительно равная доля деревьев разных возрастных групп обеспечивает успешное естественное возобновление березы повислой путем семенного размножения (редко отводками или порослью) и вполне устойчиво поддерживает пространственную структуру ее популяций (табл.).

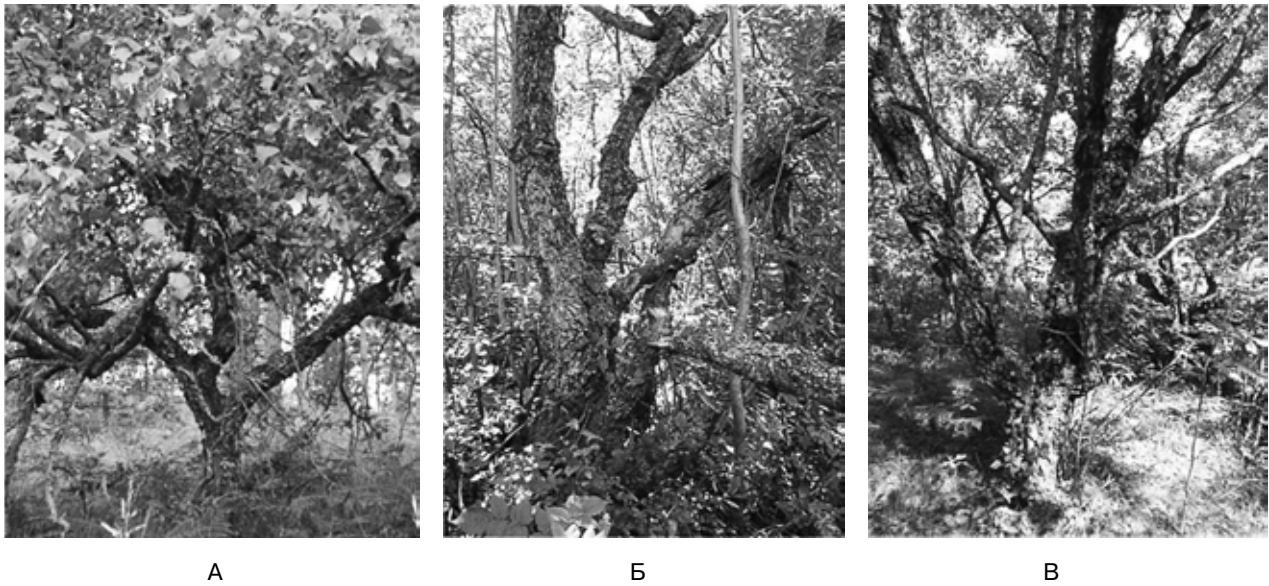


Рис. 6. Деревья карельской березы в возрасте 100 лет и более в условиях Швеции (провинция Смоланд, Småland) (А), России (Республика Карелия, Медвежьегорский район) (Б) и Республики Беларусь (Могилевская область) (В)

Fig. 6. Curly birch trees aged 100 years or more in Sweden (Småland Province) (A), Russia (Medvezhyegorsky District, Republic of Karelia) (Б), and Republic of Belarus (Mahilyow Region) (B)

В отличие от березы повислой, в природных популяциях карельской березы в настоящее время по возрастному составу преобладают средневозрастные (около 60%) и старые генеративные (более 30%) деревья. На протяжении всего ареала зафиксированы постгенеративные особи (субсенильные) и даже сенильные (табл., рис. 6). Высокая репродуктивная способность и большое количество семян могли бы способствовать активному семенному возобновлению карельской березы. Однако жизнеспособный подрост у карельской березы встречается очень редко. Это говорит о том, что ее естественное возобновление в природных условиях выражено слабо, а появляющиеся проростки и растения, по всей вероятности, погибают, находясь еще в ювенильном состоянии. Поэтому в естественных условиях фактически отсутствуют популяции карельской березы, включающие растения всех возрастных групп. При этом следует учитывать тот факт, что на ранних этапах развития выявить виргинильные особи удастся с трудом: хотя рисунок в древесине у карельской березы начинает формироваться уже в первый-второй год развития [Щетинкин, Щетинкина, 2018], но визуально он обычно проявляется только к 8–10 году развития, то есть при переходе растений от виргинильной стадии к генеративной (рис. 7).

Исходя из того, что соотношение численности прегенеративных растений и генеративных значительно меньше единицы, популяции

карельской березы являются сокращающимися [Одум, 1986]. На это же указывает факт отсутствия или малочисленность и виргинильных, и молодых генеративных растений.

Продолжительность жизни. По данным многих авторов, продолжительность жизненного цикла у березы повислой составляет от 100 лет и выше [Kleinschmit, 2002] (табл.), хотя рост в высоту у нее почти полностью останавливается, как правило, в возрасте 50–60 лет. Плодоношение у березы повислой наступает довольно рано, в возрасте 4–6 лет (в условиях свободного роста отдельно стоящих деревьев), а в насаждениях (при высокой плотности) – значительно позднее.

Обследование природных популяций карельской березы, проведенное нами в последние годы, показало, что на всей территории ее ареала встречаются деревья, возраст которых составляет 100 лет и более (рис. 6). Наличие довольно большого количества субсенильных и сенильных растений свидетельствует, что биологический возраст карельской березы в благоприятных условиях примерно соответствует большинству наиболее распространенных видов рода *Betula* (100–140 лет) и является не столь коротким, как считалось ранее (50–60 лет) [Raulo, Sirén, 1978; Ермаков, 1986; Mikkela, 1992; Сидор и др., 2016 и др.]. Однако подобная точка зрения вполне объяснима, поскольку в силу низкой конкурентоспособности карель-



А



Б

Рис. 7. Виргинильные особи карельской березы с характерными для нее внешними признаками ствола в природных условиях России (Республика Карелия, о. Кизи) (А) и на плантации в Швеции (населенный пункт Келарне, Kälärne) (Б)

Fig. 7. Virginia specimens of the curly birch with characteristic external features of the trunk in the natural conditions of Russia (Republic of Karelia, Kizhi Island) (A) and on plantations in Sweden (settlement of Kelärne, Kälärne) (B)

ской березы по сравнению с другими быстрорастущими лесными породами к 30–40 годам при возрастании плотности древостоя она начинает уступать в развитии другим деревьям и, как правило, постепенно полностью выпадает из лесного ценоза. Более того, вследствие полиморфизма жизненных форм у карельской березы скорость радиального прироста не соотносится с возрастом, в результате даже одновозрастные деревья по величине диаметра ствола могут сильно различаться. Заметим, что определенные трудности вызывает и прямой подсчет годичных колец у карельской березы из-за их волнисто-изгибающихся линий, характерных для узорчатой древесины.

Плодоношение у карельской березы начинается примерно в 10-летнем возрасте, а у привитых растений или полученных путем клонального микроразмножения оно может происходить уже на второй или третий год их выращивания.

Заключение

Леса, находящиеся на территории Европы, характеризуются значительным разнообразием древесных пород, но только пять из них имеют

широкий ареал [Лихачев, 1959]. Среди лиственных пород ведущее место здесь занимает береза, которая представлена березой повислой *Betula pendula* L. и березой пушистой *Betula pubescens* Ehrh. Уникальным представителем европейской лесной дендрофлоры является карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, которая в ботанической литературе к настоящему времени закрепилась как разновидность березы повислой.

Сведения о распространении березы повислой в пределах европейской тайги представлены во многих публикациях разных лет. Однако специальных исследований, характеризующих особенности ее распределения в ареале и возрастной структуре популяций, сравнительно немного. Еще менее изучена в этом плане карельская береза, хотя интерес к ней проявляют многие исследователи.

Результаты собственных исследований и анализ литературы позволили представить сравнительную характеристику пространственной и возрастной структуры природных популяций березы повислой и карельской березы, которая, как нам представляется, сложилась в результате эволюционных процессов, происходивших в роде *Betula*, и под влиянием

природно-климатических, фитоценологических и антропогенных факторов. В частности, если ареал березы повислой охватывает почти всю территорию лесной зоны Евразии, то карельская береза встречается только точечно (кроме Беларуси) и исключительно в северо-западной части континентальной Европы, что, по всей вероятности, прежде всего связано с природно-климатическими особенностями данной территории, которые способствовали формированию у нее собственных способов и механизмов приспособления к определенным местообитаниям, а также с фитоценологическими взаимоотношениями.

Широкому пространственному распределению березы повислой и поддержанию устойчивой возрастной структуры ее популяций способствовали обильное плодоношение, высокая скорость роста и конкурентоспособность. В частности, с увеличением плотности древостоев у березы повислой усиливается скорость вертикального роста на фоне торможения радиального, при этом крона становится более компактной, что повышает ее конкурентоспособность по отношению к другим сопутствующим породам и позволяет ей образовывать леса, поддерживая при этом в популяциях приблизительно равную долю деревьев разных возрастных групп. В отличие от березы повислой карельская береза не способна образовывать леса, расти в насаждениях с высокой плотностью и конкурировать с ней (и с другими сопутствующими породами) в местах их контакта. Особенностью карельской березы является и то, что при негативном воздействии на нее фитоценологической среды она способна «уходить» из лесного сообщества в менее благоприятные для других древесных пород экологические ниши и местообитания. Очевидно, этому способствует полиморфизм ее жизненных форм (от дерева до кустарника), а также в определенной мере и узорчатая текстура древесины, благодаря которой произошло усиление механической функции ствола и возникла возможность накопления большого количества запасных веществ и их использования при ухудшении внешних условий.

Фрагментированный ареал, низкая конкурентоспособность по отношению к березе повислой и другим сопутствующим древесным породам, а также неконтролируемые рубки (с целью заготовки высокоценной древесины) привели к значительному сокращению не только общей численности карельской березы в природных условиях [Hagqvist, Mikko-la, 2008; Щурова, 2011; Ветчинникова, Титов,

2018], но и к изменению возрастной структуры ее популяций. В природных популяциях карельской березы в настоящее время преобладают средневозрастные и старые генеративные деревья. В границах ареала можно встретить постгенеративные деревья, возраст которых составляет 100 лет и более, в то время как прегенеративные растения (виргинильные и молодые генеративные) обнаруживаются крайне редко. При ограниченном количестве деревьев-опылителей карельская береза в отдельные годы, когда «стираются» фенологические различия с наиболее близкородственными видами, легко скрещивается с березой повислой и березой пушистой, в результате чего число особей с узорчатой древесиной в потомстве резко уменьшается и может составлять всего 2–3%, редко достигая 25%. Наряду с другими причинами это обуславливает низкий уровень естественного возобновления карельской березы. Однако в искусственных условиях (в теплицах) и при контролируемом опылении в естественных условиях доля растений с характерными для нее признаками и свойствами составляет в потомстве 90% и более [Ветчинникова, Титов, 2021]. Это говорит о генетической детерминации и устойчивом наследовании признака «узорчатая древесина» не только при вегетативном, но и при семенном размножении карельской березы, подтверждая ее генетическую обособленность от березы повислой.

Таким образом, несмотря на близкое родство и то, что ареалы березы повислой и карельской березы во многом совпадают, пространственная и возрастная структура их популяций значительно различаются. Последнее, наряду с другими важными биологическими характеристиками [Ветчинникова, Титов, 2019], позволяет говорить не только о генетической обособленности карельской березы от березы повислой, но и подтверждает ранее сделанный вывод [Ветчинникова, Титов, 2020в] о правомерности рассмотрения ее в качестве самостоятельного вида.

Работа осуществлялась при поддержке научно-образовательного центра мирового уровня «Российская Арктика: новые материалы, технологии и методы исследования» и при финансовом обеспечении из средств федерального бюджета в рамках выполнения государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН – тема № 0185-2021-0018, Институт биологии КарНЦ РАН – тема № 0218-2019-0074, Отдел комплексных научных исследований КарНЦ РАН).

Литература

- Алтухов Ю. П., Салменкова Е. А., Курбатова О. Л., Политов Д. В., Евсюков А. Н., Жукова О. В., Захаров И. А., Моисеева И. Г., Столповский Ю. А., Пухальский В. А., Поморцев А. А., Упелниек В. П., Калабушкин Б. А. Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях / Под ред. Ю. П. Алтухова. М.: Наука, 2004. 620 с.
- Бажина Е. В., Скрипальщикова Л. Н., Барченков А. П. Особенности плодоношения березы повислой в красноярской лесостепи // Сибирский лесной журнал. 2018. № 6. С. 112–120.
- Богданов П. Л. Дендрология. М.: Лесн. пром-ть, 1974. 240 с.
- Василевич В. И. Незаболоченные березовые леса Северо-Запада Европейской России // Ботанический журнал. 1996. Т. 81, № 11. С. 1–13.
- Ветчинникова Л. В. Береза: вопросы изменчивости (морфо-физиологические и биохимические аспекты) / Ред. А. Ф. Титов. М.: Наука, 2004. 183 с.
- 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 // Ботан. журн. 2018. Т. 103, № 2. С. 256–265. doi: 10.1134/S0006813618020096
- Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Карельская береза – уникальный биологический объект // Успехи совр. биологии. 2019. Т. 139, № 5. С. 412–433.
- Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Особенности структуры популяций карельской березы // Успехи современной биологии. 2020а. Т. 140, № 6. С. 601–615. doi: 10.31857/S0042132420050087
- Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. О границах ареала карельской березы // Изв. вузов. Лесн. журн. 2020б. № 6. С. 9–21. doi: 10.37482/0536-1036-2020-6-9-21
- Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Карельская береза: разновидность или самостоятельный вид? // Изв. вузов. Лесн. журн. 2020в. № 1. С. 26–48. doi: 10.37482/0536-1036-2020-1-26-48
- 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.
- Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2020 г. / Министерство природных ресурсов и экологии Республики Карелия. Ред. А. Н. Громцев, О. Л. Кузнецов, А. Е. Курило, Е. В. Веденцова. Петрозаводск, 2021. С. 119–120.
- Гроздова Н. Б. Березы. М.: Лесн. пром-ть, 1979. 67 с.
- Гроздова Н. Б. Древесина различных форм березы бородавчатой и пушистой // Лесн. журн. 1965. № 2. С. 127–130.
- Данченко А. М. Популяционная изменчивость березы. Новосибирск: Наука, 1990. 204 с.
- Евдокимов А. П. Биология и культура карельской березы. Л.: Изд-во ЛГУ, 1989. 228 с.
- Ермаков В. И. Посевные качества семян березы карельской от свободного и контролируемого опыления // Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск: Карелия, 1970. С. 503–512.
- Ермаков В. И. Механизмы адаптации березы к условиям Севера. Л.: Наука, 1986. 144 с.
- Злобин Ю. А., Скляр В. Г., Клименко А. А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: Университетская книга, 2013. 439 с.
- Каледа В. М. Биология плодоношения березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в лесостепных районах Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Красноярск, 1985. 20 с.
- Красная книга Владимирской области. Владимир: Транзит-ИКС, 2010. С. 95.
- Красная книга Республики Карелия. Белгород: Константа, 2020. С. 86–87.
- Крючков В. В. Чуткая Субарктика. М.: Наука, 1976. 137 с.
- Курносоев Г. А. Возрастная изменчивость березы карельской в культурах центральной части зоны смешанных лесов: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. М., 1993. 18 с.
- Лихачев А. И. Некоторые данные по биологии березы пушистой и бородавчатой // Уч. зап. Орловск. пед. ин-та. 1959. Т. 14, вып. 5. С. 107–119.
- Любавская А. Я. Карельская береза. М.: Лесн. пром-ть, 1978. 158 с.
- Любавская А. Я. Селекция и семеноводство лиственных древесных пород. М., 1981. 119 с.
- Маслов А. А., Баранов О. Ю., Сирин А. А. Идентификация видов березы в заболоченных лесах Центра Русской равнины по результатам молекулярно-генетического анализа // Лесоведение. 2019. № 3. С. 177–187. doi: 10.1134/S0024114819020062
- Мегалинский П. Н. О некоторых лесоводственных свойствах берез в связи с характером коры // Труды ЛТА. 1950. Вып. 68. С. 39–48.
- Мигалина С. В., Иванова Л. А., Махнев А. К. Изменение морфологии листа *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh. вдоль зонально-климатической трансекты Урала и Западной Сибири // Экология. 2010. № 4. С. 257–265.
- Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. Т. 2. 376 с.
- Побирушко В. Ф. Распространение и изменчивость березы карельской в Беларуси // Ботаника. Минск, 1992. Вып. 31. С. 31–39.
- Попов С. Ю. Ценотическое распределение и экологические предпочтения *Betula pendula* и *Betula pubescens* в Центральной России // Журн. общ. биологии. 2017. Т. 78, № 2. С. 61–73.
- Пугачевский А. В. Карельская береза в Беларуси. Минск, 2008. 8 с.
- Сидор А. И., Ковалевич А. И., Луферова Н. С., Ревяко И. Д., Мальцева Л., Фомин Е. А. Карелка: Что имеем ... // Лесное и охотничье хозяйство. 2016. № 11. С. 18–23.
- Смирнова О. В., Бобровский М. В. Онтогенез дерева и его отражение в структуре и динамике растительного и почвенного покрова // Экология. 2001. № 3. С. 177–181.

Соколов Н. О. Карельская береза. Петрозаводск: Гос. издат. КФСР, 1950. 116 с.

Феклистов П. А., Амосова И. Б. Морфолого-физиологические и экологические особенности березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в таежной зоне. Архангельск: ИПЦ САФУ, 2013. 214 с.

Щетинкин С. В., Щетинкина Н. А. К формированию узорчатой древесины карельской березы // Актуальные проблемы лесного комплекса. 2018. № 51. С. 180–186.

Щурова М. Л. Состояние насаждений карельской березы в Республике Карелия // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2011. С. 306–309.

Чухина И. Г., Багмет Л. В. Дикие родичи культурных растений. Ареал *Betula pendula* Roth. (Березы повислой, бородавчатой) // Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их болезни, вредители и сорные растения [Электронный ресурс]. URL: http://www.agroatlas.ru/ru/content/related/Betula_pendula/map/index.html (дата обращения: 13.10.2021).

Agestam E. A Growth simulator for mixed stands of pine, spruce and birch in Sweden. Department of Forest Yield Research // Swedish Univ. of Agricultural Sci. Report 15. 1985. P. 1–150.

Cameron A. D. Managing birch woodlands for the production of quality timber // Forestry. 1996. Vol. 69. P. 357–371.

Consensus document on the biology of European white birch (*Betula pendula* Roth) // Series on Harmonisation of Regulatory Oversight in Biotechnology. 2003. No. 28. Environ. Directorate Organization for Economic Cooperation and Development. Paris. 46 p.

Dreimanis V. A. Die Bewirtschaftung von Birkenbeständen in Lettland // Forst und Holz. 2002. Vol. 57, no. 15/16. P. 465–470.

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

Hamrick J. L., Godt M. J. W., Sherman-Broyles S. L. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species // New Forests. 1992. Vol. 6. P. 95–124. doi: 10.1007/BF00120641

Hynynen J. Self-thinning models for even-aged stands of *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Betula pendula* // Scand. J. For. Res. 1993. Vol. 8. P. 326–336.

Hynynen J., Niemistö P., Viherä-Aarnio A., Brunner A., Hein S., Velling P. Silviculture of birch (*Betula pendula* Roth and *Betula pubescens* Ehrh.) in northern Europe // Forestry. 2010. Vol. 83, no. 1. P. 103–119. doi: 10.1093/forestry/cpp035

Fischer A., Lindner M., Abs C., Lasch P. Vegetation dynamics in central European forest ecosystems (near-natural as well as managed) after storm events // Folia Geobot. 2002. Vol. 37. P. 17–32.

Karlsson A., Albrektson A. Height development of *Betula* and *Salix* species following precommercial thinning at various stump heights: 3-year results // Scand. J. For. Res. 2000. Vol. 15. P. 359–367.

Kleinschmit J. Konsequenzen aus Birkenzüchtung für die forstliche Praxis // Forst und Holz. 2002. Vol. 57, no. 15/16. P. 470–475.

Koski V., Tallqvist R. Results of long-time measurements of the quantity of flowering and seed crop of forest trees // Folia For. 1978. Vol. 364. P. 1–60.

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

Meffe G. K., Carroll G. K. Principles of conservation biology. Sinauer Associates. 1994. 600 p.

Mielikäinen K. Effect of an admixture of birch on the structure and development of Norway spruce stands // Commun. Inst. For. Fenn. 1985. Vol. 133. P. 1–79.

Mielikäinen K., Valkonen S. Kaksijaksoisen kuusi-koivu sekametsän kasvu // Folia For. Metsätieteen aikakauskirja. 1995. P. 81–97.

Mikkelä H. Guide to the Montell trail in the Punkaharju experimental area // The Finnish Forest Research Institute. Helsinki, 1992. 27 p.

Niemistö P. Influence of initial spacing and row-to-row distance on the crown and branch properties and taper of silver birch (*Betula pendula*) // Scand. J. For. 1995a. Res. 10. P. 235–244.

Niemistö P. Influence of initial spacing and row-to-row distance on the growth and yield of silver birch (*Betula pendula*) // Scand. J. For. Res. 1995b. Vol. 10. P. 245–255.

Niemistö P. Effect of growing density on biomass and stem volume growth of downy birch stands on peatland in Western and Northern Finland // Silva Fennica. 2013. Vol. 47, no. 4. P. 1–24. doi: 10.14214/sf.1002

Niemistö P., Viherä-Aarnio A., Velling P., Heräjärvi H., Verkasalo E. Koivun karvatus ja käyttö. Hämeenlinna: Karisto Oy, 2008. 254 p.

Nilsson U., Gemmel P., Johansson U., Karlsson M., Welander T. Natural regeneration of Norway spruce, Scots pine and birch under Norway spruce shelterwoods of varying densities on a mesic-dry site in southern Sweden // For. Ecol. Manage. 2002. Vol. 16. P. 133–145.

Odland A. Bjørkeartenes spredning, etablering og samspill med naturmiljøet (*Betula pubescens*, *B. pendula*, and *B. nana*). Their distribution, establishment and response to the environment (in Norway). NINA Oppdragsmelding 292. 1994. 50 s.

Perala D. A., Alm A. A. Regeneration silviculture of birch – a review // For. Ecol. Manage. 1990. Vol. 32. P. 39–77.

Raulo J., Sirén G. Neljän visakoivikon päätehakkuun tuotos ja tuotto // Silva Fenn. 1978. Vol. 12, no. 4. P. 245–252.

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.

Sarvas R. A research on the regeneration of birch in South Finland // Commun. Inst. For. Fenn. 1948. Vol. 35. P. 1–91.

Velling V. P., Viherä-Aarnio A., Rautanen J. Züchtung und Anbau von Birke in Finland – eine Erfolgsstory? // Forst und Holz. 2002. Vol. 57, no. 15/16. P. 459–465.

Wielgolaski F. E. History and environment of the Nordic mountain birch // Plant Ecology, Herbivory, and Human Impact in Nordic Mountain Birch Forests / Caldwell M. M. et al. (eds). Ecological Studies. Vol. 180. Berlin; Heidelberg: Springer, 2005. P. 3–18.

Zalitis T., Zalitis P. Growth of young stands of silver birch (*Betula pendula* Roth) depending on pre-commercial thinning intensity // Balt For. 2007. Vol. 13. P. 61–67.

Поступила в редакцию 14.10.2021

References

Altukhov Yu. P., Salmenkova E. A., Kurbatova O. L., Politov D. V., Evsyukov A. N., Zhukova O. V., Zakharov I. A., Moiseeva I. G., Stolpovskii Yu. A., Pukhal'skii V. A., Pomortsev A. A., Upelniak V. P., Kalabushkin B. A. Dinamika populyatsionnykh genofondov pri antropogennykh vozdeistviyakh [Dynamics of population gene pools under anthropogenic pressures]. Ed. Yu. P. Altukhov. Moscow: Nauka, 2004. 620 p.

Bazhina E. V., Skripal'shchikova L. N., Barchenkova A. P. Osobennosti plodonosheniya berezy povisloi v krasnoyarskoi lesostepi [Fruiting specifics of drooping birch in the Krasnoyarsk forest-steppe]. *Sibirskii lesnoi zhurn.* [Sib. J. For. Sci.]. 2018. No. 6. P. 112–120. doi: 10.15372/SJFS20180610

Bogdanov P. L. Dendrologiya [Dendrology]. Moscow: Lesn. prom-t', 1974. 240 p.

Chukhina I. G., Bagmet L. V. Dikie rodichi kul'turnykh rastenii. Areal *Betula pendula* Roth. (Berezy povisloi, borodavchatoi) [Wild relatives of cultivated plants. Natural habitat of *Betula pendula* Roth. (silver birch, warty)]. *Agroekol. atlas Rossii i sopredel'nykh stran: ekonomicheski znachimye rast., ikh bolezni, vrediteli i sornye rasteniya* [Agroecol. atlas of Russia and neighboring countries: economically significant plants, their diseases, pests, and weeds]. URL: http://www.agroatlas.ru/ru/content/related/Betula_pendula/map/index.html (accessed: 13.10.2021).

Gosudarstvennyi doklad o sostoyanii okruzhayushchei sredy Respubliki Kareliya v 2020 g. [State report on the state of the environment in the Republic of Karelia in 2020]. *Ministerstvo prirod. resursov i ekol. Respubliki Kareliya* [Ministry of Nat. Resources and Ecol. of the Republic of Karelia]. Eds. A. N. Gromtsev, O. L. Kuznetsov, A. E. Kurilo, E. V. Vedentsova. Petrozavodsk, 2021. P. 119–120.

Grozdova N. B. Berezy [Birches]. Moscow: Lesn. prom-st', 1979. 67 p.

Grozdova N. B. Drevesina razlichnykh form berezy borodavchatoi i pushistoi [Wood of various forms of warty and downy birch]. *Lesn. zhurn.* [Forestry J.]. 1965. No. 2. P. 127–130.

Danchenko A. M. Populyatsionnaya izmenchivost' berezy [Population variability of birch]. Novosibirsk: Nauka, 1990. 204 p.

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

Ermakov V. I. Posevnye kachestva semyan berezy karel'skoi ot svobodnogo i kontroliruemogo opyleniya [Sowing qualities of seeds of Karelian birch from free and controlled pollination]. *Lesnaya genetika, selektsiya i semenovodstvo* [Forest genetics, selection, and seed production]. Petrozavodsk: Kareliya, 1970. P. 503–512.

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

Kaleda V. M. Biologiya plodonosheniya berezy povisloi (*Betula pendula* Roth.) v lesostepnykh raionakh Zapadnoi Sibiri [The biology of fruiting of silver birch (*Betula pendula* Roth.) in the forest-steppe regions of Western Siberia]: Summary of PhD (Cand. of Agr.) thesis. Krasnoyarsk, 1985. 20 p.

Krasnaya kniga Vladimirskei oblasti [The Red Data Book of the Vladimir Region]. Vladimir: Tranzit-IKS, 2010. P. 95.

Krasnaya kniga Respubliki Kareliya [The Red Data Book of the Republic of Karelia]. Belgorod: Constant, 2020. P. 86–87.

Kryuchkov V. V. Chutkaya Subarktika [Sensitive Subarctic]. Moscow: Nauka, 1976. 137 p.

Kurnosov G. A. Vozrastnaya izmenchivost' berezy karel'skoi v kul'turakh tsentral'noi chasti zony smeshannykh lesov [Age variability of the curly birch in the cultures of the central part of the mixed forest zone]: Summary of PhD (Cand. of Agr.) thesis. Moscow, 1993.

Likhachev A. I. Nekotorye dannye po biologii berezy pushistoi i borodavchatoi [Some data on the biology of downy and warty birches]. *Uch. zap. Orlovsk. ped. in-ta* [Proceed. Orel Pedagogical Inst.]. 1959. Vol. 14, iss. 5. P. 107–119.

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

Lyubavskaya A. Ya. Seleksiya i semenovodstvo listvennykh drevesnykh porod [Selection and seed production of deciduous tree species]. Moscow, 1981. 119 p.

Maslov A. A., Sirin A. A., Baranov O. Yu. A molecular genetics study of silver and downy birches in peatland and paludified forest types in the center of the east European plain. *Contemporary Probl. Ecol.* 2019. Vol. 12, no. 7. P. 703–710. doi: 10.1134/S1995425519070084

Megalinskii P. N. O nekotorykh lesovodstvennykh svoistvakh berez v svyazi s kharakterom kory [On some silvicultural properties of birches in connection with the nature of the bark]. *Trudy LTA* [Proceed. Forest Engineering Acad.]. 1950. Iss. 68. P. 39–48.

Migalina S. V., Ivanova L. A., Makhnev A. K. Changes of leaf morphology in *Betula pendula* Roth and *B. pubescens* Ehrh. along a zonal-climatic transect in the Urals and Western Siberia. *Russ. J. Ecol.* 2010. Vol. 41, no. 4. P. 293–301.

Odum E. P. Ecology. New York: Holt, Rinehart and Winston, 1963.

Pobirushko V. F. Rasprostranenie i izmenchivost' berezy karel'skoi v Belarusi [Distribution and variability of the Karelian birch in Belarus]. *Botanika* [Botany]. Minsk: Navuka i tekhnika, 1992. Iss. 31. P. 31–39.

Popov S. Yu. Tsenoticheskoe raspredelenie i ekologicheskie predpochteniya *Betula pendula* i *Betula pubescens* v Tsentral'noi Rossii [Coenotic distribution and ecological preferences of *Betula pendula* and *Betula pubescens* in Central Russia]. *Zhurn. obshchei biol.* [J. General Biol.]. 2017. Vol. 78, no. 2. P. 61–73.

Pugachevskii A. V. Karel'skaya bereza v Belarusi [The curly birch in Belarus]. Minsk, 2008.

Sidor A. I., Kovalevich A. I., Lufarova N. S., Revyakol D., Mal'tseva L., Fomin E. A. Karelka: Chto imeem... [Karelka: What we have...]. *Lesnoe i okhotnich'e khozyaistvo* [Forestry and Game Husbandry]. 2016. No. 11. P. 18–23.

Smirnova O. V., Bobrovskii M. V. Ontogenez dereva i ego otrazhenie v strukture i dinamike rastitel'nogo i pochvennogo pokrova [Ontogeny of a tree and its reflection in the structure and dynamics of vegetation and soil cover]. *Ekol.* [Ecol.]. 2001. No. 3. P. 177–181.

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

Feklistov P. A., Amosova I. B. Morfoloogo-fiziologicheskie i ekologicheskie osobennosti berezy povislvi (*Betula pendula* Roth.) v taezhnoi zone [Morphological, physiological and ecological features of silver birch (*Betula pendula* Roth.) in the taiga zone]. Arkhangel'sk: IPTS SAFU, 2013. 214 p.

Shchetinkina S. V., Shchetinkina N. A. K formirovaniyu uzorchatoi drevesiny karel'skoi berezy [Formation of patterned wood of the curly birch]. *Aktual. probl. lesn. kompl.* [Topical Iss. Forestry Complex]. 2018. No. 51. P. 180–186.

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. mezh-dunar. 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.

Vasilevich V. I. Nezabolochennyye berezovyye lesa Severo-Zapada Evropeiskoi Rossii [Non-boggy birch forests of the North-West of European Russia]. *Bot. zhurn.* [Bot. J.]. 1996. Vol. 81, no. 11. P. 1–13.

Vetchinnikova L. V. Bereza: voprosy izmenchivosti (morfo-fiziologicheskie i biokhimicheskie aspekty) [Birch: Variability problems (morpho-physiological and biochemical aspects)]. Ed. A. F. Titov. Moscow: Nauka, 2004. 183 p.

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 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. 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. 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. 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. Curly birch: a variety or a separate species? *Izv. vyssh. uchebn. zaved., lesn. zh.* [Proceed. Higher Ed. Inst. Forestry J.]. 2020b. No. 1. P. 26–48. doi: 10.37482/0536-1036-2020-1-26-48

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., 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.

Zlobin Yu. A., Sklyar V. G., Klimenko A. A. Populyatsii redkikh vidov rastenii: teoreticheskie osnovy i metodika izucheniya [Populations of rare plant species: Theory and research methods]. Sumy: Universitetskaya kniga, 2013. 432 p.

Agestam E. A Growth simulator for mixed stands of pine, spruce and birch in Sweden. Department of Forest Yield Research. Swedish Univ. of Agricultural Sci. Report 15. 1985. P. 1–150.

Cameron A. D. Managing birch woodlands for the production of quality timber. *Forestry*. 1996. Vol. 69. P. 357–371.

Consensus document on the biology of European white birch (*Betula pendula* Roth). *Series on Harmonisation of Regulatory Oversight in Biotechnology*. 2003. No. 28. Environ. Directorate Organization for Economic Cooperation and Development. Paris. 46 p.

Dreimanis V. A. Die Bewirtschaftung von Birkenbeständen in Lettland. *Forst und Holz*. 2002. Vol. 57, no. 15/16. P. 465–470. (In German)

Hagqvist R., Mikkola A. Visakoivun kasvatus ja käyttö. Metsäkustannus Oy. 2008. 168 p. (In Finnish)

Hamrick J. L., Godt M. J. W., Sherman-Broyles S. L. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests*. 1992. Vol. 6. P. 95–124. doi: 10.1007/BF00120641

Hynynen J. Self-thinning models for even-aged stands of *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Betula pendula*. *Scand. J. For. Res.* 1993. Vol. 8. P. 326–336.

Hynynen J., Niemistö P., Viherä-Aarnio A., Brunner A., Hein S., Velling P. Silviculture of birch (*Betula pendula* Roth and *Betula pubescens* Ehrh.) in northern Europe. *Forestry*. 2010. Vol. 83, no. 1. P. 103–119. doi: 10.1093/forestry/cpp035

Fischer A., Lindner M., Abs C., Lasch P. Vegetation dynamics in central European forest ecosystems (near-natural as well as managed) after storm events. *Folia Geobot.* 2002. Vol. 37. P. 17–32.

Karlsson A., Albrektson A. Height development of *Betula* and *Salix* species following precommercial thinning at various stump heights: 3-year results. *Scand. J. For. Res.* 2000. Vol. 15. P. 359–367.

Kleinschmit J. Konsequenzen aus Birkenzüchtung für die forstliche Praxis. *Forst und Holz*. 2002. Vol. 57, no. 15/16. P. 470–475. (In German)

Koski V., Tallqvist R. Results of long-time measurements of the quantity of flowering and seed crop of forest trees. *Folia For*. 1978. Vol. 364. P. 1–60.

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

Meffe G. K., Carroll G. K. Principles of conservation biology. *Sinauer Associates*. 1994. 600 p.

Mielikäinen K. Effect of an admixture of birch on the structure and development of Norway spruce stands. *Commun. Inst. For. Fenn*. 1985. Vol. 133. P. 1–79.

Mielikäinen K., Valkonen S. Kaksijaksoisen kuusi-koivu sekametsän kasvu. *Folia For*. Metsätieteen aikakauskirja. 1995. P. 81–97. (In Finnish)

Mikkelä H. Guide to the Montell trail in the Punkaharju experimental area. The Finnish Forest Research Institute. Helsinki, 1992. 27 p.

Niemistö P. Influence of initial spacing and row-to-row distance on the crown and branch properties and taper of silver birch (*Betula pendula*). *Scand. J. For*. 1995a. Res. 10. P. 235–244.

Niemistö P. Influence of initial spacing and row-to-row distance on the growth and yield of silver birch (*Betula pendula*). *Scand. J. For. Res*. 1995b. Vol. 10. P. 245–255.

Niemistö P. Effect of growing density on biomass and stem volume growth of downy birch stands on peatland in Western and Northern Finland. *Silva Fennica*. 2013. Vol. 47, no. 4. P. 1–24. doi: 10.14214/sf.1002

Niemistö P., Viherä-Aarnio A., Velling P., Heräjärvi H., Verkasalo E. Koivun karvatus ja käyttö. Hämeenlinna: Karisto Oy, 2008. 254 p. (In Finnish)

Nilsson U., Gemmel P., Johansson U., Karlsson M., Welander T. Natural regeneration of Norway spruce,

Scots pine and birch under Norway spruce shelterwoods of varying densities on a mesic-dry site in southern Sweden. *For. Ecol. Manage*. 2002. Vol. 16. P. 133–145.

Odland A. Bjørkeartenes spredning, etablering og samspill med naturmiljøet (*Betula pubescens*, *B. pendula*, and *B. nana*). Their distribution, establishment and response to the environment in Norway). *NINA Oppdragsmelding* 292. 1994. 50 p. (In Norway)

Perala D. A., Alm A. A. Regeneration silviculture of birch – a review. *For. Ecol. Manage*. 1990. Vol. 32. P. 39–77.

Raulo J., Sirén G. Neljän visakoivikon päätehakuun tuotos ja tuotto. *Silva Fenn*. 1978. Vol. 12, no. 4. P. 245–252. (In Finnish)

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. (In Finnish)

Sarvas R. A research on the regeneration of birch in South Finland. *Commun. Inst. For. Fenn*. 1948. Vol. 35. P. 1–91.

Velling V. P., Viherä-Aarnio A., Rautanen J. Züchtung und Anbau von Birke in Finland – eine Erfolgsstory? *Forst und Holz*. 2002. Vol. 57, no. 15/16. P. 459–465. (In German)

Wielgolaski F. E. History and environment of the Nordic mountain birch. *Caldwell M. M. et al. (eds). Plant Ecology, Herbivory, and Human Impact in Nordic Mountain Birch Forests. Ecological Studies*. Vol. 180. Berlin; Heidelberg: Springer, 2005. P. 3–18.

Zalitis T., Zalitis P. Growth of young stands of silver birch (*Betula pendula* Roth) depending on pre-commercial thinning intensity. *Balt For*. 2007. Vol. 13. P. 61–67.

Received October 14, 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

руководитель лаб. экологической физиологии растений,

чл.-корр. РАН, д. б. н., проф.

Институт биологии КарНЦ РАН

главный научный сотрудник

Отдел комплексных научных исследований 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

Institute of Biology, Karelian Research Centre,

Russian Academy of Sciences

Department for Multidisciplinary Scientific Research,

Karelian Research Centre,

Russian Academy of Sciences

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia

e-mail: titov@krc.karelia.ru

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 574.24

НЕЙРОТОКСИЧЕСКОЕ ДЕЙСТВИЕ ИНГИБИТОРОВ АЦЕТИЛХОЛИНЭСТЕРАЗЫ НА ОРГАНИЗМ ПОЧВЕННОЙ НЕМАТОДЫ *CAENORHABDITIS ELEGANS* MAUPAS

А. В. Егорова¹, Т. Б. Калинин¹, Д. М. Хакимова²,
Р. Р. Шагидуллин¹

¹ Институт проблем экологии и недропользования Академии наук Республики Татарстан,
Казань, Россия

² Казанский (Приволжский) федеральный университет, Россия

Проведено экспериментальное исследование влияния ингибиторов ацетилхолинэстеразы алдикарба и неостигмина на синусоидальные локомоторные движения почвенной нематоды *Caenorhabditis elegans*, индуцированные механическим стимулом. Кратковременная (15 минут) экспозиция нематод к алдикарбу (10–40 мкМ) и неостигмину (4–12 мМ) вызывала дозозависимые нарушения движения, но не приводила к полной потере двигательной активности. Эти результаты свидетельствуют о том, что частичное ингибирование ацетилхолинэстеразы в организме *C. elegans* нарушает регуляцию сокращения и расслабления мышц, необходимую для синусоидальных локомоторных движений тела. При этом сохраняется холинергическая синаптическая передача в нервно-мышечных синапсах. Октопамин, функциональный аналог норадреналина в организмах беспозвоночных, и нейротрансмиттер дофамин усиливали негативное влияние алдикарба на локомоцию нематод. Известно, что октопамин и дофамин в организме *C. elegans* не оказывают прямого действия на локомоторные мышцы, а их влияние на нарушенное алдикарбом поведение являлось результатом модуляции межнейронных, а не нервно-мышечных синапсов. Выявленные в работе нарушения локомоции *C. elegans* являются следствием аномального повышения уровня ацетилхолина в нервной системе, а не в нервно-мышечных синапсах. Наиболее вероятным механизмом нарушения функций нервной системы *C. elegans* частичным ингибированием ацетилхолинэстеразы была гиперактивация нейрональных никотиновых рецепторов ацетилхолина. Результаты работы показывают, что самой чувствительной мишенью токсического действия эндогенного ацетилхолина при превышении его оптимального уровня в организме *C. elegans* является нервная система.

Ключевые слова: *Caenorhabditis elegans*; ингибиторы ацетилхолинэстеразы; алдикарб; неостигмин; дофамин; октопамин.

**A. V. Egorova, T. B. Kalinnikova, D. M. Khakimova, R. R. Shagidullin.
NEUROTOXIC EFFECT OF ACETYLCHOLINESTERASE INHIBITORS ON THE
ORGANISM OF THE FREE-LIVING SOIL NEMATODE *CAENORHABDITIS
ELEGANS* MAUPAS**

The effect of acetylcholinesterase inhibitors aldicarb and neostigmine on sinusoidal locomotion of the soil nematode *Caenorhabditis elegans* induced by mechanical stimulus was experimentally studied. Short-term (15 min) exposure to aldicarb (10–40 μ M) or neostigmine (4–12 mM) caused dose-dependent dysfunction of *C. elegans* locomotion in all nematodes but without a complete loss of motor activity. These results indicate that partial acetylcholinesterase inhibition in *C. elegans* disturbs the muscle contraction-relaxation balance necessary for sinusoidal body movements during locomotion, but cholinergic synaptic transmission in neuro-muscular junctions is retained. Octopamine, a functional analogue of norepinephrine in invertebrate organisms, and neurotransmitter dopamine heightened the toxic effect of aldicarb on locomotion in nematodes. A known fact is that octopamine and dopamine in *C. elegans* organism have not direct effect on locomotor muscles, and their influence on behavioral sensitivity to aldicarb may be a consequence of the modulation of transneuronal synapses rather than neuromuscular junctions. The disruption of *C. elegans* locomotion observed in this study was caused by an anomalous rise of the acetylcholine level in the nervous system, not in neuromuscular junctions. The most likely mechanism of the disturbance of *C. elegans* nervous system function by partial acetylcholinesterase inhibition is hyperactivation of neuronal nicotinic acetylcholine receptors. Our results show that the most sensitive target for endogenous acetylcholine at above-optimal levels in *C. elegans* organism is the nervous system.

Keywords: *Caenorhabditis elegans*; acetylcholinesterase inhibitors; aldicarb; neostigmine; dopamine; octopamine.

Введение

Одной из задач экотоксикологии животных является выяснение механизмов нарушения функций организма токсикантами. Ингибиторы ацетилхолинэстеразы токсичны для организмов человека и животных, но по-прежнему широко используются не только в качестве инсектицидов и нематоцидов в сельском хозяйстве [Sikora, Hartwig, 1991; Baron, 1994; Assis et al., 2012; Čolović et al., 2013; Silva et al., 2013; Metcalf, Horowitz, 2014], но и как лекарственные средства при лечении заболеваний, вызванных дефицитом ацетилхолина в организме человека [Giacobini, 2004; Lane et al., 2006; Farlow et al., 2010; Tayeb et al., 2012; Čolović et al., 2013]. Универсальным механизмом токсического действия ингибиторов ацетилхолинэстеразы на организмы человека и животных является аномальное повышение концентрации эндогенного ацетилхолина, которое нарушает поведение, физиологическое состояние организма и может вызывать его гибель [Sikora, Hartwig, 1991; Baron, 1994; Assis et al., 2012; Tayeb et al., 2012; Čolović et al., 2013; Silva et al., 2013; Metcalf, Horowitz, 2014]. Известно также, что при ингибировании аце-

тилхолинэстеразы в организме человека, позвоночных животных и насекомых критическим является аномально высокий уровень ацетилхолина в нервной системе, а не в мышцах и внутренних органах [Baron, 1994; Savolainen, 2001; Gupta, 2006; Assis et al., 2012; Čolović et al., 2013; Silva et al., 2013; Metcalf, Horowitz, 2014]. В то же время в качестве причины токсического действия нематоцидов – ингибиторов ацетилхолинэстеразы на организмы как паразитических, так и свободноживущих почвенных нематод традиционно рассматривается аномально высокий уровень ацетилхолина не в нервной системе, а в нервно-мышечных синапсах [Charlie et al., 2006; Mahoney et al., 2006; Jospin et al., 2009; Petrash et al., 2013]. Поэтому целью работы была проверка гипотезы, предполагающей, что самой чувствительной мишенью токсического действия аномально высокого уровня ацетилхолина в организмах Metazoa независимо от сложности строения является нервная система. Для проверки этой гипотезы проведены эксперименты, в которых исследовалось токсическое действие ингибиторов ацетилхолинэстеразы на поведение свободноживущей почвенной нематоды *Caenorhabditis elegans*.

Материалы и методы

Эксперименты проводили в феврале–марте 2019 года с *C. elegans* линии дикого типа N2, предоставленной Caenorhabditis Genetics Center. Нематод выращивали при 22 °С в чашках Петри со стандартной средой выращивания нематод и *E. coli* OP50 для кормления [Brenner, 1974]. Эксперименты проводили с нематодами двухдневного возраста, инкубированными индивидуально в 1 мл NG буфера (0,3% NaCl, 1 mM CaCl₂, 1 mM MgSO₄, 25 mM калийфосфатного буфера (pH 7,0)) [Brenner, 1974]. Для определения чувствительности поведения к ингибиторам ацетилхолинэстеразы алдикарбу и неостигмину нематод двухдневного возраста трижды отмывали от среды выращивания, бактерий и метаболитов 10 мл NG буфера и переносили индивидуально в пробирки с 1 мл NG буфера с добавлением алдикарба или неостигмина. Нарушения двигательной активности червей, индуцированной механическим стимулом (встряхивание пробирки), вызванные действием алдикарба или неостигмина, наблюдали через 15 минут при температуре 22 °С с использованием стереоскопического микроскопа SMZ-05. Эти нарушения проявлялись в потере координации мышц, необходимой для синусоидальных движений, и в невозможности поддерживать способность к локомоции в течение 10 секунд после стимула. Концентрации алдикарба (10–40 мкМ) и неостигмина (4–12 мМ) подбирали таким образом, чтобы нормальная локомоция, индуцированная механическим стимулом, сохранялась не менее чем у 50% нематод после 15-минутной экспозиции к токсикантам. Для изучения возможности сенситизации локомоции *C. elegans* к ингибиторам ацетилхолинэсте-

разы нейрофармакологическими воздействиями проведены эксперименты, в которых исследовалось влияние биогенных аминов дофамина и октопамина на чувствительность поведения нематод к алдикарбу. В этих экспериментах в среду инкубации нематод помимо алдикарба добавляли дофамин или октопамин в концентрации 5 мМ, не оказывающей негативного влияния на локомоцию нематод. В контрольных экспериментах наблюдали поведение нематод, инкубированных в NG буфере. В каждом варианте эксперимента, проведенного в трех повторностях, использовано 30 животных. Статистическую обработку результатов проводили с использованием углового преобразования Фишера ϕ^* .

Результаты исследования

В обычных условиях *C. elegans*, помещенная в водную среду, после механического встряхивания пробирки начинает плавать, совершая синусоидальные движения тела. В наших экспериментах кратковременная (15 минут) экспозиция *C. elegans* к алдикарбу не вызвала паралич нематод при его концентрации 40 мкМ и ниже. В то же время эта экспозиция нематод к алдикарбу в диапазоне концентраций 10–40 мкМ вызывала дозозависимые нарушения типичных синусоидальных движений *C. elegans*, индуцированных механическим стимулом (табл.). Нематоды с такими нарушениями поведения полностью сохраняют способность к плаванию. Неостигмин в концентрации 4–12 мМ, так же как и алдикарб, вызывал нарушения синусоидальных движений тела нематод, индуцированных механическим стимулом, с сохранением способности к локомоции у всех особей (табл.).

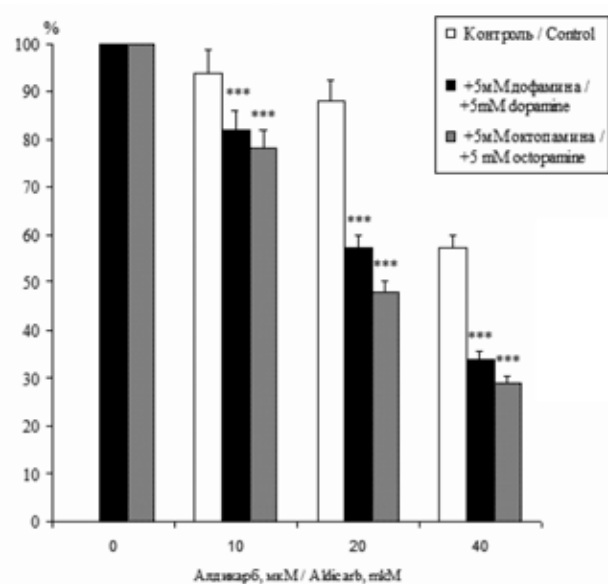
Влияние ингибиторов ацетилхолинэстеразы на локомоцию *Caenorhabditis elegans*

Acetylcholinesterase inhibitors impact on the locomotion of *Caenorhabditis elegans*

Алдикарб, мкМ Aldicarb, μM	Доля нематод без нарушений локомоции после 15-минутной экспозиции к алдикарбу, % Percentage of nematodes with unimpaired locomotion after 15-minute exposition to aldicarb, %	Неостигмин, мМ Neostigmine, mM	Доля нематод без нарушений локомоции после 15-минутной экспозиции к неостигмину, % Percentage of nematodes with unimpaired locomotion after 15-minute exposition to neostigmine, %
0	100	0	100
10	100	4	100
20	88 ± 3 ***	8	92 ± 3 ***
40	64 ± 4 ***	12	78 ± 4 ***

Примечание. *** – достоверность разницы между контролем (среда без алдикарба или неостигмина) и опытом (среда с алдикарбом или неостигмином) $p < 0,001$.

Note. *** – difference between the control (medium without aldicarb or neostigmine) and the experiment (medium with aldicarb or neostigmine) is significant at $p < 0.001$.



Результаты экспериментов, в которых исследовалось влияние дофамина и октопамина на чувствительность поведения нематод к токсическому действию алдикарба, представлены на рисунке. Октопамин и дофамин *per se* не оказывали негативного влияния на движение нематод, но повышали чувствительность локомоции *C. elegans* к действию алдикарба. Это проявлялось в достоверном снижении доли нематод, сохранивших координацию движений в среде с алдикарбом и дофамином или октопамином по сравнению со средой, не содержащей биогенных аминов.

Обсуждение результатов

Локомоция *C. elegans* осуществляется регуляцией мышц тела сетью нейронов, состоящей из холинергических и ГАМК-ергических моторных нейронов [Leung et al., 2008]. Холинергические моторные нейроны иннервируют не только мышцы тела, но и ГАМК-ергические моторные нейроны [Pereira et al., 2015], поэтому действие ингибиторов ацетилхолинэстеразы на локомоцию может происходить в результате аномального увеличения уровня ацетилхолина не только в нервно-мышечных синапсах, но и в нескольких типах межнейронных синапсов. Известным последствием действия аномально высокого уровня ацетилхолина на мышцы тела является их гиперсокращение, которое *in vivo* проявляется в параличе нематоды (полной потере способности как к спонтанной, так и к индуцированной локомоции). Из-за низкой проницаемости кутикулы *C. elegans* для токсикантов для паралича

Влияние дофамина и октопамина на чувствительность плавательного поведения *Caenorhabditis elegans* к алдикарбу ($M \pm SD$).

По оси ординат – доля нематод, сохранивших нормальное поведение после 15-минутной экспозиции к алдикарбу, %. По оси абсцисс – концентрация алдикарба, мкМ.

*** – достоверность разницы между контролем (среда без дофамина или октопамина) и опытом (среда с дофамином или октопамином) $p < 0,001$

Dopamine and octopamine impact on *Caenorhabditis elegans* swimming behavior sensitivity to aldicarb.

The ordinate shows the percentage of nematodes that retained normal behavior after 15-minute exposition to aldicarb, %. The abscissa shows aldicarb concentration, µM.

*** – difference between the control (medium without dopamine or octopamine) and the experiment (medium with dopamine or octopamine) is significant at $p < 0.001$

необходима экспозиция нематод к высоким концентрациям алдикарба (0,5–1,0 мМ) в течение нескольких десятков минут [Fleming et al., 1997; Nurrish et al., 1999; Andreson et al., 2004; Gottschalk et al., 2005].

В отличие от алдикарба, который является пестицидом, токсичным для человека и грызунов [Baron, 1994], неостигмин используется для лечения заболеваний человека, обусловленных дефицитом ацетилхолина в организме [Colović et al., 2013]. Различия концентраций алдикарба и неостигмина, эффективных для нарушения поведения *C. elegans* (табл.), могут быть следствием более низкой, по сравнению с алдикарбом, проницаемости кутикулы для неостигмина. Результаты наших экспериментов (табл.) свидетельствуют о том, что частичное ингибирование ацетилхолинэстеразы в организме *C. elegans*, подпороговое для нарушения функций нервно-мышечных синапсов, проявляющегося в параличе, нарушает сложную регуляцию сокращения и расслабления мышц, необходимую для синусоидальных движений тела.

Большие различия концентраций алдикарба и неостигмина, эффективных для нарушения локомоции *C. elegans* (табл.) и для паралича нематод [Charlie et al., 2006; Mahoney et al., 2006; Jospin et al., 2009; Petrash et al., 2013], могут объясняться тем, что превышение оптимального уровня ацетилхолина в межнейронных синапсах нарушает поведение *C. elegans* при концентрациях ингибиторов ацетилхолинэстеразы, подпороговых для нарушения холинергической синаптической трансмиссии в нервно-мышечных синапсах. В пользу

этого объяснения свидетельствуют и результаты экспериментов, в которых исследовалось влияние дофамина и октопамина на чувствительность поведения к токсическому действию алдикарба (рис.). Высокие действующие концентрации биогенных аминов в этих экспериментах обусловлены низкой проницаемостью кутикулы для них [Chase et al., 2004] и соответствуют концентрациям дофамина и октопамина, неэффективным для изменения поведения *C. elegans* при отсутствии алдикарба [Chase et al., 2004]. Дофамин является одним из модуляторов синаптических связей в нервной системе [Vidal-Gadea et al., 2011], поэтому возможно его участие как в нарушениях синаптической передачи токсическими воздействиями, так и в компенсации этих нарушений. Октопамин осуществляет в организмах беспозвоночных функции, сходные с функциями норадреналина в организмах позвоночных животных. В организме *C. elegans* дофамин и октопамин являются нейротрансмиттерами и нейромодуляторами, которые не оказывают прямого действия на локомоторные мышцы [Chase et al., 2004]. Поэтому сенситизация дофамином и октопamiном чувствительности поведения *C. elegans* к токсическому действию алдикарба объяснима модуляцией ими межнейронных, а не нервно-мышечных синапсов. В связи с тем, что в условиях частичного ингибирования ацетилхолинэстеразы аномально высокий уровень ацетилхолина в синапсах определяется не только концентрацией ингибитора, но и скоростью секреции ацетилхолина пресинаптическими нейронами [Charlie et al., 2006], очевидно, что дофамин и октопамин могут увеличивать чувствительность поведения к алдикарбу модуляцией холинергической синаптической передачи на пресинаптическом уровне.

Несмотря на то что алдикарб широко используется в мутантном анализе функций нервно-мышечных синапсов *C. elegans* [Charlie et al., 2006; Mahoney et al., 2006; Jospin et al., 2009; Petrash et al., 2013], в этих исследованиях не рассматривались нарушения поведения, вызванные подпороговыми для индукции паралича *C. elegans* концентрациями алдикарба. Очевидно, что выявленные нами нарушения локомоции *C. elegans*, индуцированной механическим стимулом, являются следствием аномального повышения уровня ацетилхолина в нервной системе *C. elegans*, а не в нервно-мышечных синапсах. В нервной системе *C. elegans* имеется два типа рецепторов ацетилхолина: никотиновые рецепторы ацетилхолина (н-холинорецепторы) – ионные каналы, формируемые пятью белковыми

субъединицами [Conti-Tronconi, Raftery, 1982], и метаболитные мускариновые рецепторы ацетилхолина (м-холинорецепторы), сопряженные с G-белками [Lanzafame et al., 2003]. Поэтому превышение оптимального уровня ацетилхолина в нервной системе *C. elegans*, вызванное частичным ингибированием ацетилхолинэстеразы, может вызывать нарушения поведения гиперактивацией обоих типов нейронных рецепторов ацетилхолина. Токсическое действие аномально высокого ацетилхолина на нервную систему человека и насекомых, как правило, рассматривается в связи с гиперактивацией н-холинорецепторов [Sattelle, 2009]. Поэтому наиболее вероятным механизмом нарушения функций нервной системы *C. elegans* частичным ингибированием ацетилхолинэстеразы является гиперактивация именно этих нейронных рецепторов. В нервной системе *C. elegans* экспрессируются 29 генов н-холинорецепторов [Chatzigeorgiou et al., 2010; Liu et al., 2012]. В связи с тем, что н-холинорецептор состоит из пяти субъединиц, существует огромное количество потенциально возможных вариантов н-холинорецепторов в нейронах *C. elegans* [Arneric et al., 2007]. Одним из основных методических подходов для идентификации н-холинорецепторов не только человека, но и *C. elegans* является эктопическая экспрессия композиций генов н-холинорецепторов в ооцитах шпорцевой лягушки с последующим фармакологическим анализом н-холинорецепторов с использованием электрофизиологических методов [Tomizawa, Casida, 2003; Sattelle, 2009; Lansdell et al., 2012]. Одним из немногих известных нейронных н-холинорецепторов *C. elegans* является рецептор ACR-2R, состоящий из трех α -субъединиц (UNC-38, UNC-63 и ACR-12) и из двух субъединиц (ACR-2 и ACR-3), которые не относятся к α -субъединицам, необходимым для связывания ацетилхолина и других агонистов н-холинорецепторов [Richmond, Jorgensen, 1999; Jospin et al., 2009]. Гены субъединиц ACR-2R экспрессируются в холинергических моторных нейронах, иннервирующих не только мышцы тела, но и ГАМК-ергические моторные нейроны [Tayeb et al., 2012]. Долгое время из-за методических сложностей не удавалось показать, что командные нейроны *C. elegans* являются холинергическими. Поэтому ACR-2R рассматривался как рецептор в холинергических моторных нейронах, с помощью которого осуществляется ауторегуляция секреции ацетилхолина [Richmond, Jorgensen, 1999]. В то же время в 2017 году были опубликованы результаты исследований,

свидетельствующих о том, что все командные нейроны *C. elegans* являются холинергическими [Belova et al., 2017]. Следовательно, аномальное повышение уровня ацетилхолина частичным ингибированием ацетилхолинэстераз происходит в синапсах между командными и моторными нейронами и, как следствие, может вызывать гипервозбуждение моторных нейронов гиперактивацией рецептора ACR-2R и других неидентифицированных н-холинорецепторов в этих нейронах.

В связи с тем, что ацетилхолин, секретруемый холинергическими мотонейронами, не только вызывает сокращение мышц, но и возбуждает ГАМК-ергические мотонейроны, сигналы из которых расслабляют мышцы тела [Rand, 2007], очевидно, что аномальное возбуждение ГАМК-ергических нейронов повышением уровня ацетилхолина может нарушать координацию процессов возбуждения и расслабления мышц тела, необходимую для синусоидальных движений при плавании.

Заключение

Результаты работы впервые показывают, что причиной токсического действия ингибиторов ацетилхолинэстеразы на организмы нематод *C. elegans* является нарушение интегративных функций нервной системы. В организмах Metazoa разных таксономических групп, от самых простых до высокоорганизованных, потенциальной причиной токсического действия ингибиторов ацетилхолинэстераз является аномально высокий уровень ацетилхолина в межнейронных или нервно-мышечных синапсах. В то же время известно, что причиной токсического действия этих ингибиторов на организмы человека и грызунов являются нарушения функций нервной системы, а не блокада нервно-мышечных синапсов [Baron, 1994; Savolainen, 2001; Gupta, 2006; Assis et al., 2012; Čolović et al., 2013; Silva et al., 2013; Metcalf, Horowitz, 2014]. У насекомых токсическое действие ингибиторов ацетилхолинэстеразы на организм также является следствием нарушения интегративных функций нервной системы. Механизмы токсического действия аномально высокого уровня ацетилхолина на организм эволюционно высококонсервативны, и самой чувствительной мишенью токсического действия эндогенного ацетилхолина при превышении его оптимального уровня не только в организмах человека, позвоночных и высших беспозвоночных, но и в простых организмах нематод является нервная система.

Литература

- Anderson G. L., Cole R. D., Williams P. L. Assessing behavioral toxicity with *Caenorhabditis elegans* // Environ. Toxicol. Chem. 2004. Vol. 23. P. 1235–1240. doi: 10.1897/03-264
- Americ S. P., Holladay M., Williams M. Neuronal nicotinic receptors: a perspective on two decades of drug discovery research // Biochem. Pharmacol. 2007. Vol. 74. P. 1092–1101. doi: 10.1016/j.bcp.2007.06.033
- Assis C. R. D., Linhares A. G., Oliveira V. M., França R. C. P., Carvalho E. V. M. M., Bezerra R. S., de Carvalho L. B. Jr. Comparative effect of pesticides on brain acetylcholinesterase in tropical fish // Sci. Total Environ. 2012. Vol. 441. P. 141–150. doi: 10.1016/j.scitotenv.2012.09.058
- Baron R. L. A carbamate insecticide: a case study of aldicarb // Environ. Health. Perspect. 1994. Vol. 102. P. 23–27. doi: 10.1289/ehp.94102s1123
- Belova E. B., Kolsanova R. R., Kalinnikova T. B., Khakimova D. M., Shagidullin R. R., Gainutdinov M. Kh. Serotonin-induced sensitization of nicotinic acetylcholine receptors in the soil nematode *Caenorhabditis elegans* // J. Evol. Biochem. Physiol. 2017. Vol. 53. P. 153–155. doi: 10.1134/s1234567817020082
- Brenner S. The genetics of *Caenorhabditis elegans* // Genetics. 1974. Vol. 77. P. 71–94.
- Charlie N. K., Schade M. A., Thomure A. M., Miller K. G. Presynaptic UNC-31 (CAPS) is required to activate the G alpha (s) pathway of the *Caenorhabditis elegans* synaptic signaling network // Genetics. 2006. Vol. 172. P. 943–961. doi: 10.1534/genetics.105.049577
- Chase D. L., Pepper J. S., Koelle M. R. Mechanism of extrasynaptic dopamine signaling in *Caenorhabditis elegans* // Nature Neurosci. 2004. Vol. 7. P. 1096–1103. doi: 10.1038/nn1316
- Chatzigeorgiou M., Yoo S., Watson J. D., Lee W.-H., Spencer W. C., Kindt K. S., Hwang S. W., Miller D. M., Treinin M., Driscoll M., Schafer W. R. Specific roles for DEG/ENaC and TRP channels in touch and thermosensation in *Caenorhabditis elegans* nociceptors // Nat. Neurosci. 2010. Vol. 13. P. 861–868. doi: 10.1038/nn.2581
- Čolović M. B., Krstić D. Z., Lazarević-Pašti T. D., Bondžić A. M., Vasić V. M. Acetylcholinesterase inhibitors: pharmacology and toxicology // Curr. Neuropharmacol. 2013. Vol. 11. P. 315–335. doi: 10.2174/1570159x11311030006
- Conti-Tronconi B. M., Raftery M. A. The nicotinic cholinergic receptor: correlation of molecular structure with functional properties // Annu. Rev. Biochem. 1982. Vol. 51. P. 491–530. doi: 10.1146/annurev.bi.51.070182.002423
- Farlow M. R., Salloway S., Tariot P. N., Yardley J., Moline M. L., Wang Q., Brand-Shieber E., Zou H., Hsu T., Satlin A. Effectiveness and tolerability of high-dose (23 mg/d) versus standard-dose (10 mg/d) donepezil in moderate to severe Alzheimer's disease: a 24-week, randomized, double-blind study // Clin. Ther. 2010. Vol. 32. P. 1234–1251. doi: 10.1016/j.clinthera.2010.06.019
- Fleming J. T., Squire M. D., Barnes T. M., Tornoe C., Matsuda K., Ahnn J., Fire A., Sulston J. E., Barnard E. A., Sattelle D. B., Lewis J. A. *Caenorhabditis elegans* levamisole resistance genes *lev-1*, *unc-29* and *unc-38* encode functional nicotinic acetylcholine receptor subunits

- // J. Neurosci. 1997. Vol. 17. P. 5843–5857. doi: 10.1523/jneurosci.17-15-05843.1997
- Giacobini E. Cholinesterase inhibitors: new roles and therapeutic alternatives // Pharmacol. Res. 2004. Vol. 50. P. 433–440. doi: 10.1016/s1043-6618(04)00085-4
- Gottschalk A., Almedom R. B., Schedletzky T., Anderson S. D., Yates III J. R., Schafer W. R. Identification and characterization of novel nicotinic receptor associated proteins in *Caenorhabditis elegans* // The EMBO J. 2005. Vol. 24. P. 2566–2578. doi: 10.1038/sj.emboj.7600741
- Gupta R. C. Classification and uses of organophosphates and carbamates // Toxicology of organophosphate and carbamate compounds. Amsterdam: Academic Press; Elsevier, 2006. P. 5–24. doi: 10.1016/b978-012088523-7/50003-x
- Jospin M., Qi Y. B., Stawicki T. M., Boulin T., Schuske K. R., Horvitz R., Bessereau J.-L., Jorgensen E. M., Jin Y. A neuronal acetylcholine receptor regulates the balance of muscle excitation and inhibition in *Caenorhabditis elegans* // PLoS Biology. 2009. Vol. 7. e1000265. doi: 10.1371/journal.pbio.1000265
- Lansdell S. J., Collins T., Goodchild J., Millar N. S. The *Drosophila* nicotinic acetylcholine receptor subunits Dα5 and Dα7 form functional homomeric and heteromeric ion channels // BMC Neurosci. 2012. Vol. 13. e73. doi: 10.1186/1471-2202-13-73
- Lane R. M., Potkin S. G., Enz A. Targeting acetylcholinesterase and butyrylcholinesterase in dementia // Int. J. Neuropsychoph. 2006. Vol. 9. P. 101–124. doi: 10.1017/s1461145705005833
- Lanzafame A. A., Christopoulos A., Mitchelson F. Cellular signaling mechanism for muscarinic acetylcholine receptors // Receptors and Channels. 2003. Vol. 9. P. 241–260. doi: 10.1080/10606820308263
- Leung M. C. K., Williams P. L., Benedetto A., Au K., Helmcke K. J., Aschner M., Meyer J. N *Caenorhabditis elegans*: an emerging model in biomedical and environmental toxicology // Toxicol. Sci. 2008. Vol. 106. P. 5–28. doi: 10.1093/toxsci/kfn121
- Liu S., Schulze E., Baumeister R. Temperature- and touch-sensitive neurons couple CNG and TRPV channel activities to control heat avoidance in *Caenorhabditis elegans* // PLoS ONE. 2012. Vol. 7. e32360. doi: 10.1371/journal.pone.0032360
- Mahoney T. R., Luo S., Nonet M. L. Analysis of synaptic transmission in *Caenorhabditis elegans* using an aldicarb-sensitivity assay // Nat. Protoc. 2006. Vol. 1. P. 1772–1777. doi: 10.1038/nprot.2006.281
- Metcalf R. L., Horowitz A. R. Insect control // Ullmann's Encyclopedia of industrial chemistry. Wiley-VCH Verlag GmbH&Co. KGaA, 2014. doi: 10.1002/14356007.s14_s01
- Nurrish S., Ségalat L., Kaplan J. M. Serotonin inhibition of synaptic transmission: Gα_o decreases the abundance of UNC-13 at release site // Neuron. 1999. Vol. 24. P. 231–242. doi: 10.1016/s0896-6273(00)80835-1
- Pereira L., Kratsios P., Serrano-Saiz E., Sheftel H., Mayo A. E., Hall D. H., White J. G., LeBoeuf B., Garcia L. R., Alon U., Hobert O. A cellular and regulatory map of the cholinergic nervous system of *C. elegans* // eLIFE. 2015. Vol. 4. e12432. doi: 10.7554/elife.12432
- Petrash H. A., Philbrook A., Haburcak M., Barbaggio B., Francis M. M. ACR-12 ionotropic acetylcholine receptor complexes regulate inhibitory motor neuron activity in *Caenorhabditis elegans* // J. Neurosci. 2013. Vol. 33. P. 5524–5532. doi: 10.1523/jneurosci.4384-12.2013
- Rand J. B. Acetylcholine // WormBook, ed. The C. elegans Research Community. 2007. doi: 10.1895/wormbook.1.131.1
- Richmond J. E., Jorgensen E. M. One GABA and two acetylcholine receptors function at the *C. elegans* neuromuscular junction // Nat. Neurosci. 1999. Vol. 2. P. 791–797. doi: 10.1038/12160
- Sattelle D. B. Invertebrate nicotinic acetylcholine receptors – targets for chemicals and drugs important in agriculture, veterinary medicine and human health // J. Pestic. Sci. 2009. Vol. 34. P. 233–240. doi: 10.1584/jpestics.r09-02
- Savolainen K. Understanding the toxic action of organophosphates. In: Handbook of pesticide toxicology / Eds. R. I. Krieger and W. C. Krieger. Academic Press, 2001. P. 1013–1043. doi: 10.1016/b978-012426260-7.50053-7
- Sikora R. A., Hartwig J. Mode-of-action of the carbamate nematocides cloethocarb, aldicarb and carbofuran on *Heterodera schachtii*. 2. Systemic activity // Revue Nématol. 1991. Vol. 14. P. 531–536.
- Silva K. C. C., Assis C. R. D., Oliveira V. M., Carvalho L. B. Jr., Bezerra R. S. Kinetic and physicochemical properties of brain acetylcholinesterase from the peacock bass (*Cichla ocellaris*) and in vitro effect of pesticides and metal ions // Aquat. Toxicol. 2013. Vol. 126. P. 191–197. doi: 10.1016/j.aquatox.2012.11.001
- Tayeb H. O., Yang H. D., Price B. H., Tarazi F. I. Pharmacotherapies for Alzheimer's disease: beyond cholinesterase inhibitors // Pharmacol. Therap. 2012. Vol. 134. P. 8–25. doi: 10.1016/j.pharmthera.2011.12.002
- Tomizawa M., Casida J. E. Selective toxicity of neonicotinoids attributable to specificity of insect and mammalian nicotinic receptors // Annu. Rev. Entomol. 2003. Vol. 48. P. 339–364. doi: 10.1146/annurev.ento.48.091801.112731
- Vidal-Gadea A., Topper S., Young L., Crisp A., Kressin L., Elbel E., Maples T., Brauner M., Erbguth K., Axelrod A., Gottschalk A., Siegel D., Pierce-Shimomura T. *Caenorhabditis elegans* selects distinct crawling and swimming gaits via dopamine and serotonin // PNAS. 2011. Vol. 108. P. 17504–17509. doi: 10.1073/pnas.1108673108

Поступила в редакцию 07.04.2021

References

Anderson G. L., Cole R. D., Williams P. L. Assessing behavioral toxicity with *Caenorhabditis elegans*. *Environ. Toxicol. Chem.* 2004. Vol. 23. P. 1235–1240. doi: 10.1897/03-264

Arneric S. P., Holladay M., Williams M. Neuronal nicotinic receptors: a perspective on two decades of drug discovery research. *Biochem. Pharmacol.* 2007. Vol. 74. P. 1092–1101. doi: 10.1016/j.bcp.2007.06.033

- Assis C. R. D., Linhares A. G., Oliveira V. M., França R. C. P., Carvalho E. V. M. M., Bezerra R. S., de Carvalho L. B. Jr. Comparative effect of pesticides on brain acetylcholinesterase in tropical fish. *Sci. Total Environ.* 2012. Vol. 441. P. 141–150. doi: 10.1016/j.scitotenv.2012.09.058
- Baron R. L. A carbamate insecticide: a case study of aldicarb. *Environ. Health. Perspect.* 1994. Vol. 102. P. 23–27. doi: 10.1289/ehp.94102s1123
- Belova E. B., Kolsanova R. R., Kalinnikova T. B., Khakimova D. M., Shagidullin R. R., Gainutdinov M. Kh. Serotonin-induced sensitization of nicotinic acetylcholine receptors in the soil nematode *Caenorhabditis elegans*. *J. Evol. Biochem. Physiol.* 2017. Vol. 53. P. 153–155. doi: 10.1134/s1234567817020082
- Brenner S. The genetics of *Caenorhabditis elegans*. *Genetics.* 1974. Vol. 77. P. 71–94.
- Charlie N. K., Schade M. A., Thomure A. M., Miller K. G. Presynaptic UNC-31 (CAPS) is required to activate the G alpha (s) pathway of the *Caenorhabditis elegans* synaptic signaling network. *Genetics.* 2006. Vol. 172. P. 943–961. doi: 10.1534/genetics.105.049577
- Chase D. L., Pepper J. S., Koelle M. R. Mechanism of extrasynaptic dopamine signaling in *Caenorhabditis elegans*. *Nature Neurosci.* 2004. Vol. 7. P. 1096–1103. doi: 10.1038/nn1316
- Chatzigeorgiou M., Yoo S., Watson J. D., Lee W.-H., Spencer W. C., Kindt K. S., Hwang S. W., Miller D. M., Treinin M., Driscoll M., Schafer W. R. Specific roles for DEG/ENaC and TRP channels in touch and thermosensation in *Caenorhabditis elegans* nociceptors. *Nat. Neurosci.* 2010. Vol. 13. P. 861–868. doi: 10.1038/nn.2581
- Čolović M. B., Krstić D. Z., Lazarević-Pašti T. D., Bondžić A. M., Vasić V. M. Acetylcholinesterase inhibitors: pharmacology and toxicology. *Curr. Neuropharmacol.* 2013. Vol. 11. P. 315–335. doi: 10.2174/1570159x11311030006
- Conti-Tronconi B. M., Raftery M. A. The nicotinic cholinergic receptor: correlation of molecular structure with functional properties. *Annu. Rev. Biochem.* 1982. Vol. 51. P. 491–530. doi: 10.1146/annurev.bi.51.070182.002423
- Farlow M. R., Salloway S., Tariot P. N., Yardley J., Moline M. L., Wang Q., Brand-Shieber E., Zou H., Hsu T., Satlin A. Effectiveness and tolerability of high-dose (23 mg/d) versus standard-dose (10 mg/d) donepezil in moderate to severe Alzheimer's disease: a 24-week, randomized, double-blind study. *Clin. Ther.* 2010. Vol. 32. P. 1234–1251. doi: 10.1016/j.clinthera.2010.06.019
- Fleming J. T., Squire M. D., Barnes T. M., Tornoe C., Matsuda K., Ahnn J., Fire A., Sulston J. E., Barnard E. A., Sattelle D. B., Lewis J. A. *Caenorhabditis elegans* levamisole resistance genes *lev-1*, *unc-29* and *unc-38* encode functional nicotinic acetylcholine receptor subunits. *J. Neurosci.* 1997. Vol. 17. P. 5843–5857. doi: 10.1523/jneurosci.17-15-05843.1997
- Giacobini E. Cholinesterase inhibitors: new roles and therapeutic alternatives. *Pharmacol. Res.* 2004. Vol. 50. P. 433–440. doi: 10.1016/s1043-6618(04)00085-4
- Gottschalk A., Almedom R. B., Schedletzky T., Anderson S. D., Yates III J. R., Schafer W. R. Identification and characterization of novel nicotinic receptor associated proteins in *Caenorhabditis elegans*. *The EMBO J.* 2005. Vol. 24. P. 2566–2578. doi: 10.1038/sj.emboj.7600741
- Gupta R. C. Classification and uses of organophosphates and carbamates. In: Toxicology of organophosphate and carbamate compounds. Amsterdam: Academic Press; Elsevier, 2006. P. 5–24. doi: 10.1016/b978-012088523-7/50003-x
- Jospin M., Qi Y. B., Stawicki T. M., Boulin T., Schuske K. R., Horvitz R., Bessereau J.-L., Jorgensen E. M., Jin Y. A neuronal acetylcholine receptor regulates the balance of muscle excitation and inhibition in *Caenorhabditis elegans*. *PLoS Biology.* 2009. Vol. 7. e1000265. doi: 10.1371/journal.pbio.1000265
- Lansdell S. J., Collins T., Goodchild J., Millar N. S. The Drosophila nicotinic acetylcholine receptor subunits Dα5 and Dα7 form functional homomeric and heteromeric ion channels. *BMC Neurosci.* 2012. Vol. 13. e73. doi: 10.1186/1471-2202-13-73
- Lane R. M., Potkin S. G., Enz A. Targeting acetylcholinesterase and butyrylcholinesterase in dementia. *Int. J. Neuropsychoph.* 2006. Vol. 9. P. 101–124. doi: 10.1017/s1461145705005833
- Lanzafame A. A., Christopoulos A., Mitchelson F. Cellular signaling mechanism for muscarinic acetylcholine receptors. *Receptors and Channels.* 2003. Vol. 9. P. 241–260. doi: 10.1080/10606820308263
- Leung M. C. K., Williams P. L., Benedetto A., Au K., Helmcke K. J., Aschner M., Meyer J. N. *Caenorhabditis elegans*: an emerging model in biomedical and environmental toxicology. *Toxicol. Sci.* 2008. Vol. 106. P. 5–28. doi: 10.1093/toxsci/kfn121
- Liu S., Schulze E., Baumeister R. Temperature- and touch-sensitive neurons couple CNG and TRPV channel activities to control heat avoidance in *Caenorhabditis elegans*. *PLoS ONE.* 2012. Vol. 7. e32360. doi: 10.1371/journal.pone.0032360
- Mahoney T. R., Luo S., Nonet M. L. Analysis of synaptic transmission in *Caenorhabditis elegans* using an aldicarb-sensitivity assay. *Nat. Protoc.* 2006. Vol. 1. P. 1772–1777. doi: 10.1038/nprot.2006.281
- Metcalfe R. L., Horowitz A. R. Insect control. *Ullmann's Encyclopedia of industrial chemistry.* Wiley-VCH Verlag GmbH&Co. KGaA, 2014. doi: 10.1002/14356007.s14_s01
- Nurrish S., Ségalat L., Kaplan J. M. Serotonin inhibition of synaptic transmission: Gα_o decreases the abundance of UNC-13 at release site. *Neuron.* 1999. Vol. 24. P. 231–242. doi: 10.1016/s0896-6273(00)80835-1
- Pereira L., Kratsios P., Serrano-Saiz E., Sheftel H., Mayo A. E., Hall D. H., White J. G., LeBoeuf B., Garcia L. R., Alon U., Hobert O. A cellular and regulatory map of the cholinergic nervous system of *C. elegans*. *eLIFE.* 2015. Vol. 4. e12432. doi: 10.7554/elife.12432
- Petrash H. A., Philbrook A., Haburcak M., Barbagallo B., Francis M. M. ACR-12 ionotropic acetylcholine receptor complexes regulate inhibitory motor neuron activity in *Caenorhabditis elegans*. *J. Neurosci.* 2013. Vol. 33. P. 5524–5532. doi: 10.1523/jneurosci.4384-12.2013
- Rand J. B. Acetylcholine. *Wormbook*, ed. The *C. elegans* Research Community. 2007. doi: 10.1895/wormbook.1.131.1
- Richmond J. E., Jorgensen E. M. One GABA and two acetylcholine receptors function at the *C. elegans* neu-

romuscular junction. *Nat. Neurosci.* 1999. Vol. 2. P. 791–797. doi: 10.1038/12160

Sattelle D. B. Invertebrate nicotinic acetylcholine receptors – targets for chemicals and drugs important in agriculture, veterinary medicine and human health. *J. Pestic. Sci.* 2009. Vol. 34. P. 233–240. doi: 10.1584/jpestics.r09-02

Savolainen K. Understanding the toxic action of organophosphates. In: *Handbook of pesticide toxicology*. Eds. R. I. Krieger and W. C. Krieger. Academic Press, 2001. P. 1013–1043. doi: 10.1016/b978-012426260-7.50053-7

Sikora R. A., Hartwig J. Mode-of-action of the carbamate nematocides cloethocarb, aldicarb and carbofuran on *Heterodera schachtii*. 2. Systemic activity. *Revue Nématol.* 1991. Vol. 14. P. 531–536.

Silva K. C. C., Assis C. R. D., Oliveira V. M., Carvalho L. B. Jr., Bezerra R. S. Kinetic and physicochemical properties of brain acetylcholinesterase from the peacock bass (*Cichla ocellaris*) and in vitro effect of pes-

ticides and metal ions. *Aquat. Toxicol.* 2013. Vol. 126. P. 191–197. doi: 10.1016/j.aquatox.2012.11.001

Tayeb H. O., Yang H. D., Price B. H., Tarazi F. I. Pharmacotherapies for Alzheimer's disease: beyond cholinesterase inhibitors. *Pharmacol. Therap.* 2012. Vol. 134. P. 8–25. doi: 10.1016/j.pharmthera.2011.12.002

Tomizawa M., Casida J. E. Selective toxicity of neonicotinoids attributable to specificity of insect and mammalian nicotinic receptors. *Annu. Rev. Entomol.* 2003. Vol. 48. P. 339–364. doi: 10.1146/annurev.ento.48.091801.112731

Vidal-Gadea A., Topper S., Young L., Crisp A., Kresin L., Elbel E., Maples T., Brauner M., Erbguth K., Axelrod A., Gottschalk A., Siegel D., Pierce-Shimomura T. *Caenorhabditis elegans* selects distinct crawling and swimming gaits via dopamine and serotonin. *PNAS.* 2011. Vol. 108. P. 17504–17509. doi: 10.1073/pnas.1108673108

Received April 07, 2021

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Егорова Анастасия Васильевна

младший научный сотрудник
лаб. экспериментальной экологии
Институт проблем экологии и недропользования
Академии наук Республики Татарстан
ул. Даурская, 28, Казань, Республика Татарстан,
Россия, 420087
эл. почта: egorovanastassia@gmail.com

Калинникова Татьяна Борисовна

заведующая лаб. экспериментальной экологии, к. б. н.
Институт проблем экологии и недропользования
Академии наук Республики Татарстан
ул. Даурская, 28, Казань, Республика Татарстан,
Россия, 420087
эл. почта: tbkalinnikova@gmail.com

Хакимова Диляра Махмутриевна

доцент, к. м. н.
Казанский (Приволжский) федеральный университет
ул. Кремлевская, 18, Казань, Республика Татарстан,
Россия, 420008
эл. почта: diazkn@mail.ru

Шагидуллин Рифгат Роальдович

директор, чл.-корр. АН РТ, д. х. н.
Институт проблем экологии и недропользования
Академии наук Республики Татарстан
ул. Даурская, 28, Казань, Республика Татарстан,
Россия, 420087
эл. почта: shagidullin_@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Egorova, Anastasia

Research Institute for Problems of Ecology
and Mineral Wealth Use,
Tatarstan Academy of Sciences
28 Daur'skaya St., 420087 Kazan, Republic of Tatarstan, Russia
e-mail: egorovanastassia@gmail.com

Kalinnikova, Tatyana

Research Institute for Problems of Ecology
and Mineral Wealth Use,
Tatarstan Academy of Sciences
28 Daur'skaya St., 420087 Kazan, Republic of Tatarstan, Russia
e-mail: tbkalinnikova@gmail.com

Khakimova, Dilyara

Kazan Federal University
18 Kremlyovskaya St., 420008 Kazan, Republic of Tatarstan,
Russia
e-mail: diazkn@mail.ru

Shagidullin, Rifgat

Research Institute for Problems of Ecology
and Mineral Wealth Use,
Tatarstan Academy of Sciences
28 Daur'skaya St., 420087 Kazan, Republic of Tatarstan, Russia
e-mail: shagidullin_@mail.ru

УДК 599.323.45:591.185.6:661.12:577.1

ВЛИЯНИЕ ПОСТОЯННОЙ ТЕМНОТЫ И ЛУЗИНДОЛА НА ВИТАМИНЫ А И Е В ОРГАНАХ МОЛОДЫХ И СТАРЫХ КРЫС

Т. Н. Ильина, И. В. Баишникова, Е. А. Хижкин

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

В работе исследовали влияние постоянной темноты и антагониста рецепторов мелатонина лузиндола на содержание витаминов А и Е в органах молодых и старых крыс линии Вистар. Две группы крыс с момента рождения содержались в условиях стандартного освещения (12 часов свет / 12 часов темнота; LD) или в полной постоянной темноте (DD). В 5 месяцев крыс каждой группы разделили на две подгруппы: одна получала лузиндол (LD+луз, DD+луз) с питьевой водой в дозе 0,22 мг/кг веса, другая – плацебо. В 6 месяцев часть животных выводили из эксперимента, а оставшиеся крысы находились в соответствующих условиях до 24-месячного возраста. Содержание витаминов определяли в сердечной и скелетной мышцах, печени и почках методом ВЭЖХ. Результаты экспериментов показали, что действие лузиндола в темноте и при стандартном освещении имело разную направленность. В печени, сердечной и скелетной мышцах крыс выявлено возрастное увеличение содержания витамина А при обоих световых режимах. Уровень витамина Е в органах старых крыс по сравнению с молодыми изменялся незначительно в условиях стандартного освещения. Значительные изменения содержания витаминов А и Е обнаружены в сердечной и скелетной мышечных тканях, печень оказалась наименее подвержена воздействию темноты и лузиндола. В условиях световой депривации лузиндол приводил к более выраженным изменениям уровня витаминов у старых крыс. Нарушение светового ритма вызывало изменения уровня витаминов А и Е, выраженность которых зависела от вида ткани, возраста животных и продолжительности воздействия. В тканях крыс, содержавшихся в разных световых условиях, обнаружены тканеспецифические изменения содержания витаминов, которые наиболее отчетливо проявлялись у старых животных.

Ключевые слова: циркадный ритм; ретинол, токоферол; антиоксиданты; старение.

T. N. Ilyina, I. V. Baishnikova, E. A. Hizhkin. EFFECT OF CONSTANT DARKNESS AND LUZINDOLE ON VITAMINS A AND E IN ORGANS YOUNG AND OLD RATS

The study investigated the effect of constant darkness and the melatonin receptor antagonist luzindol on the vitamins A and E content in the organs of young and old Wistar rats. Two groups of rats were kept from the moment of birth in standard lighting conditions (12 hours of light / 12 hours of darkness; LD) or in constant darkness (DD). At 5 months, the rats of each group were divided into two subgroups: one received luzindol (LD+luz, DD+luz) with drinking water at a dose of 0.22 mg/kg of weight, the

other group – placebo. At 6 months, some of the animals were removed from the experiment, and the remaining ones were kept in appropriate conditions until the 24 months age. The vitamins content was determined in the heart and skeletal muscles, liver and kidneys by HPLC. The results of the experiments showed that the effect of luzindol in the dark and under standard lighting had different directions. In the liver, heart and skeletal muscles of rats, an age-related increase in the vitamin A content was revealed in both light conditions. The vitamin E level in the organs of old rats compared to young changed slightly under standard lighting. Significant changes in the vitamins A and E contents were found in the heart and skeletal muscle tissues, the liver was least affected by darkness and luzindol. Under conditions of light deprivation, luzindol led to more pronounced changes in the vitamins level in old rats. Violation of the light rhythm caused changes in the level of vitamins A and E, the severity of which depended on the type of tissue, the age of the animals and the duration of exposure. In the tissues of rats kept in different light conditions, tissue-specific changes in the vitamins content were found, which were most clearly manifested in old animals.

Keywords: circadian rhythm; retinol; tocopherol; antioxidants; ageing.

Введение

Физиологические процессы млекопитающих демонстрируют суточные ритмы, которые находятся под контролем эндогенной циркадной системы синхронизации, регулируемой светом. Изменение обычного светового режима может приводить к рассогласованности эндогенных циклов, лежащих в основе суточного ритма. Постоянная темнота, как и постоянный свет, рассматривается как форма экологического стресса [Ruby et al., 2002; Мичурина и др., 2005; Lee, 2007; Yuksel, 2008]. Фотопериод значительно влияет на содержание в организме гормона эпифиза мелатонина, основной функцией которого является регуляция биологических ритмов. При нарушении светового ритма интенсивность синтеза эндогенного мелатонина, обладающего антиоксидантным эффектом, может меняться, оказывая влияние на состояние всей антиоксидантной системы организма. Антиоксидантное действие мелатонина направлено на защиту макромолекул клетки от окислительного повреждения, поэтому гормон играет значительную роль в отсрочке ряда свободнорадикальных заболеваний и некоторых патофизиологических изменений, связанных со старением [Reiter, 2000; Анисимов, 2008]. Организм в процессе старения постепенно теряет внутренние защитные механизмы, которые предохраняют его от окислительного повреждения. Мелатонин является единственным антиоксидантом, синтез которого с возрастом снижается у всех видов, что контрастирует с возрастной динамикой других антиоксидантов. Так, выявлено возрастное увеличение общего количества витаминов А и Е [Van der Loo et al., 2002; König

et al., 2016], низкомолекулярных антиоксидантов, недостаток которых может приводить к снижению устойчивости клеток к прооксидантному воздействию. Основными механизмами действия мелатонина являются стимуляция эндогенных антиоксидантных ферментов и повышение эффективности других антиоксидантов, с которыми мелатонин работает синергически [Montilla et al., 2003; Reiter et al., 2004; Меньщикова и др., 2006]. Витамины А и Е играют важную роль во многих физиологических процессах в организме. Витамин Е является основным природным антиоксидантом, а одним из важнейших направлений действия витамина А является контроль биологических ритмов. Установлено, что витамин А необходим для функционирования эпифиза, где был обнаружен высокий уровень ретинола, дефицит которого приводит к снижению ночного пика мелатонина [Hollander, Dadufalza, 1990; Ortega et al., 2002; Ashton et al., 2015; Takahashi et al., 2017].

Гормональное действие мелатонина, включающее регуляцию циркадных ритмов, реализуется через мелатонинчувствительные клеточные рецепторы. Специфическим синтетическим антагонистом мелатонина является блокатор его рецепторов лузиндол (N-acetyl-2-benzyltryptamine). Лузиндол значительно ослабляет влияние гормона, а его действие имеет противоположную действию мелатонина направленность. Применение в экспериментальных исследованиях лузиндола, имеющего высокое сродство с мелатонином, позволяет исследовать функции гормона, которые осуществляются через его рецепторы [Hunt et al., 2001; Reiter et al., 2007; Requintina, Oxenkrug, 2007; Das et al., 2010; Adamah-Biassi et al., 2013].

Целью работы было исследование содержания витаминов А и Е в органах молодых и старых крыс в условиях блокады рецепторов мелатонина лузиндолом на фоне гиперфункции эпифиза, вызванной постоянной темнотой.

Материалы и методы

В эксперименте использовали крыс линии Вистар (72 особи), полученных из питомника лабораторных животных «Пушино». Животных содержали в помещениях вивария при температуре воздуха 20 ± 2 °С. Крысы получали гранулированный корм и воду без ограничения. Работа выполнена в соответствии с этическими стандартами, утвержденными правовыми актами РФ, принципами Базельской декларации и рекомендациями этического комитета Института биологии КарНЦ РАН.

Для проведения исследования две группы крыс с момента рождения содержались в условиях стандартного освещения (12 часов свет 750 лк / 12 часов темнота; LD) или в полной постоянной темноте (0–0,5 лк; DD). Крысы каждой группы в 5 месяцев были разделены на две подгруппы: одна получала лузиндол (LD+луз, DD+луз) с питьевой водой в дозе 0,22 мг/кг веса, другая – плацебо. В 6 месяцев часть крыс (n=6 в каждой группе) выводили из эксперимента путем декапитации, оставшиеся животные находились в соответствующих условиях до 24-месячного возраста. Для проведения исследования производили отбор образцов тканей (сердечная и скелетная мышцы, печень, почки), которые замораживали и хранили в морозильной камере до проведения анализа. Содержание витаминов А (ретинол) и Е (α -токоферол) определяли методом ВЭЖХ [Скурихин, Двинская, 1989]. Хроматографическое разделение осуществляли на микроколоночном хроматографе с ультрафиолетовым детектором. В качестве элюента использовали смесь гексана с изопропанолом. Стандартом для построения калибровочных кривых служили ретинол и α -токоферол фирмы Sigma (США). Полученные данные обрабатывали общепринятыми методами вариационной статистики, сравнение между группами проводили с применением непараметрического критерия Вилкоксона – Манна – Уитни. Исследования выполнены с использованием научного оборудования Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Результаты и обсуждение

Результаты исследований показали, что влияние темноты на содержание витаминов А и Е в органах зависело от продолжительности воздействия и возраста животных. Направленность и выраженность действия лузиндола в условиях световой депривации и при стандартном освещении различались. В печени, сердечной и скелетной мышцах крыс выявлено возрастное увеличение содержания витамина А при обоих световых режимах (рис. 1). Нагрузка лузиндолом не отразилась на содержании витамина А в органах 6-мес. крыс. В то же время применение лузиндола и длительная световая депривация выявили у 24-мес. крыс достоверные различия между группами LD+луз и DD+луз ($p \leq 0,05$) в сердце, скелетной мышце и почках. Однако если в сердце старых крыс лузиндол снижал витамин А, то в скелетной мышце и почках содержание ретинола повышалось. Возрастное увеличение содержания витамина А обнаружено в печени старых крыс LD. Темнота и лузиндол не влияли на содержание витамина А в печени, в то же время в почках крыс эффект совместного воздействия темноты и лузиндола наблюдался как в 6, так и в 24 месяца.

Изменений содержания витамина Е в сердце 24-мес. крыс LD по сравнению с 6-мес. животными не обнаружено, в то время как возрастные изменения уровня токоферола в сердце крыс DD проявились достаточно отчетливо (рис. 2). Содержание токоферола в сердце 24-мес. крыс DD превышало уровень у 6-мес. животных ($p < 0,05$). Лузиндол достоверно увеличивал содержание витамина Е у крыс DD+луз по сравнению с DD в 6 месяцев ($p < 0,05$). Наибольшие изменения содержания витамина Е обнаружены в скелетной мышце, причем как в темноте, так и при стандартном освещении. У крыс LD выявлено увеличение α -токоферола в мышце в 24 месяца по сравнению с 6-мес. возрастом, тогда как у крыс DD уровень токоферола с возрастом, напротив, снижался. Лузиндол достоверно увеличивал содержание токоферола у крыс DD+луз по сравнению с LD+луз ($p < 0,05$) в мышце молодых 6-мес. крыс. У старых крыс DD токоферол снижался по сравнению с 6-мес. возрастом, при этом применение лузиндола достоверно увеличивало содержание токоферола в скелетной мышце при обоих световых режимах ($p < 0,05$).

Продолжительное нахождение крыс в полной темноте не повлияло на содержание витамина Е в печени, а применение лузиндола приводило к небольшому снижению токоферола у крыс DD, которое отчетливее проявилось

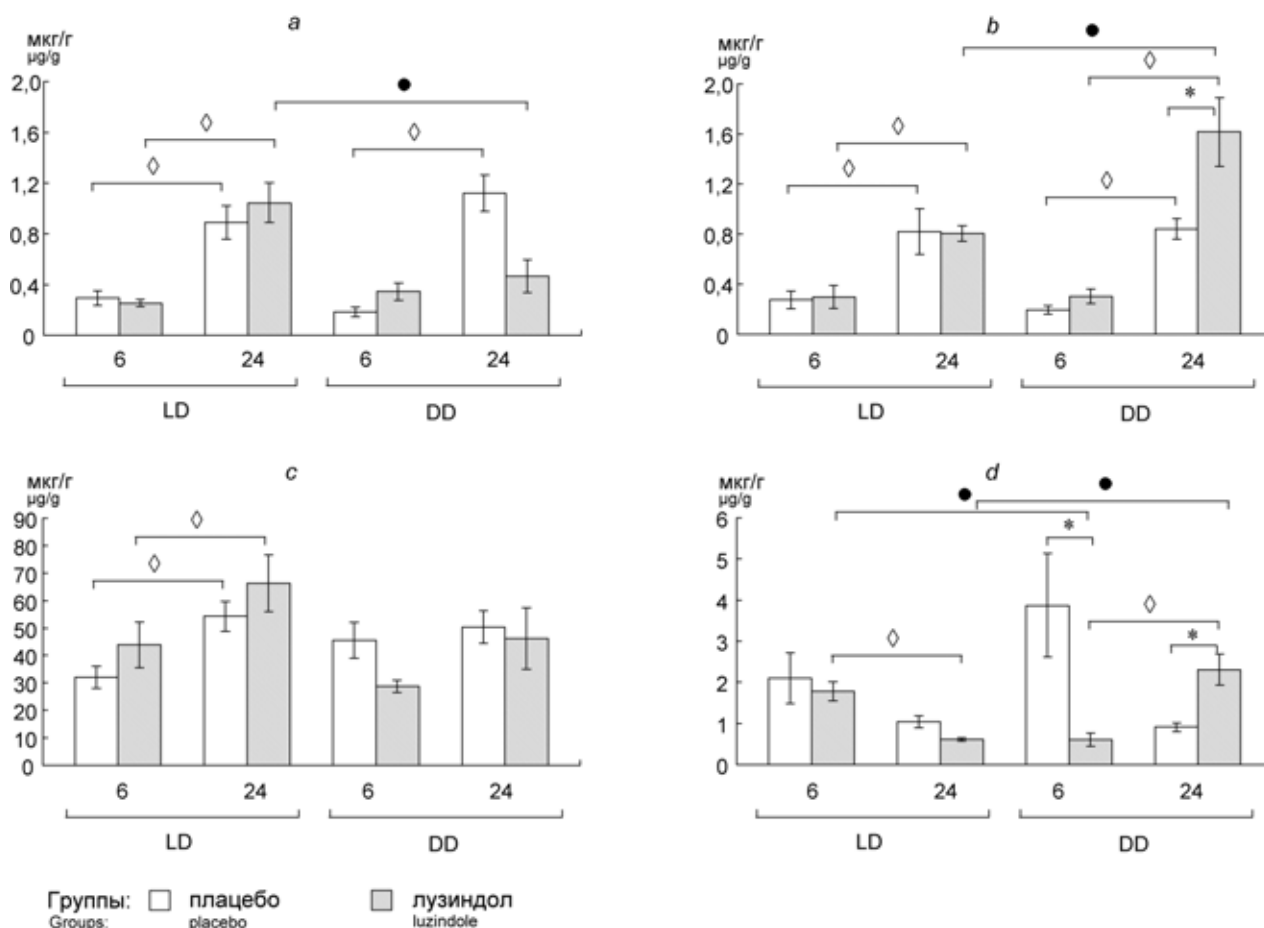


Рис. 1. Влияние постоянной темноты и лузиндола на содержание витамина А в органах молодых и старых крыс.

Здесь и на рис. 2: LD – стандартный световой режим; DD – постоянная полная темнота; а – сердечная мышца; б – скелетная мышца; в – печень; д – почки;

● – различия достоверны между режимами освещения; * – различия достоверны между группами с применением лузиндола и плацебо ($p < 0,05$); ◇ – различия достоверны по отношению к 6-мес. возрасту; по оси абсцисс – возраст в месяцах

Fig. 1. The effect of constant darkness and luzindol on the vitamin A content in the organs of young and old rats.

Here and in Fig. 2: LD – standard light; DD – constant darkness; а – heart; б – skeletal muscle; в – liver; д – kidneys;

● – the differences are significant between the lighting condition; * – the differences were significant between the groups having luzindol and placebo ($p < 0.05$); ◇ – the differences are significant compared to the age of 6 months; on the abscissa axis – age in months

у старых животных, однако эти изменения не были достоверны. В почках 24-мес. крыс DD лузиндол достоверно увеличивал содержание токоферола ($p < 0,05$), но по сравнению с 6-мес. животными уровень α -токоферола снижался в два раза. В группе LD возрастные изменения витамина Е в почках не выявлены, а действие лузиндола имело обратную направленность по сравнению с крысами, содержащимися в полной темноте. Применение лузиндола приводило к снижению содержания витамина Е у старых крыс LD.

Многие физиологические функции млекопитающих демонстрируют существенные циркадные колебания. Свет является основным синхронизатором, необходимым для стабиль-

ной работы биологических часов. Центральные циркадные часы, расположенные в супрахиазматическом ядре (СХЯ) гипоталамуса, находятся под влиянием фотопериода, поэтому ритм выработки мелатонина эпифизом также модулируется фотопериодом [Reiter, 2000; Анисимов, 2008]. Помимо центральных часов СХЯ циркадная система состоит из многочисленных периферических часов, расположенных в разных органах, механизмы действия которых могут отличаться. Если свет является модулятором циркадианного ритма и экспрессии часовых генов, то постоянная темнота вызывает в организме свободное течение циркадных ритмов. Также циркадный ритм чувствителен к эффектам смещения световой фазы под влияни-

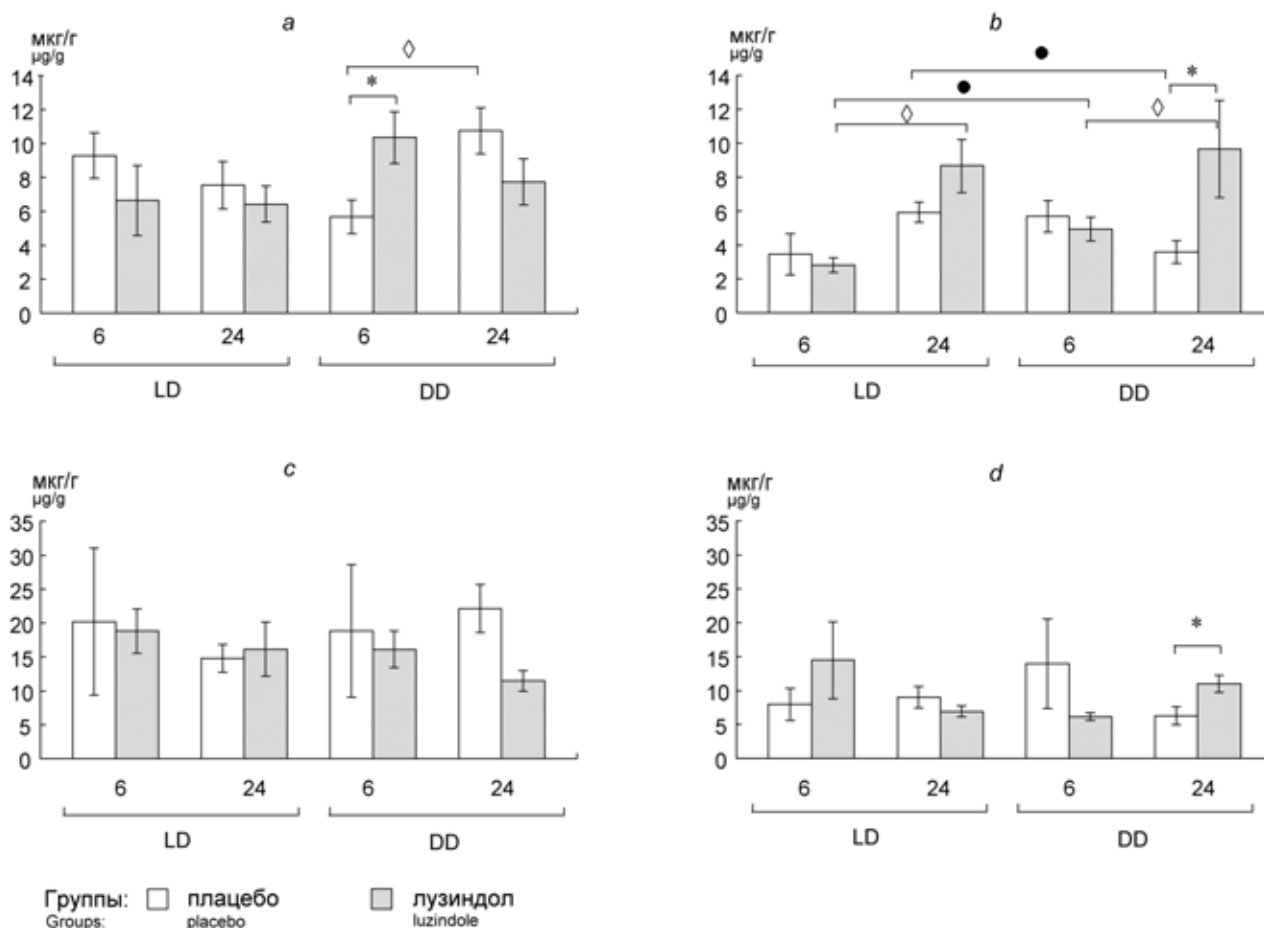


Рис. 2. Влияние постоянной темноты и лузиндола на содержание витамина Е в органах молодых и старых крыс
 Fig. 2. The effect of constant darkness and luzindole on the vitamin E content in the organs of young and old rats

ем различных химических и фармакологических факторов [Sugawara et al., 1998; Sosniyenko et al., 2010; López-Armas et al., 2016].

Витамин А и его активные метаболиты ретиноиды необходимы для многих физиологических процессов. Действие ретинола в организме опосредовано его метаболитом ретиноевой кислотой, которая функционирует как лиганд семейства ядерных рецепторов ретиноевой кислоты. Считается, что ретиноевая кислота вырабатывается в основном типе клеток шишковидной железы пинеалоцитах, синтезирующих мелатонин [Ashton et al., 2018]. Ядерные рецепторы мелатонина относятся к семейству орфановых ядерных ретиноидных рецепторов и обнаружены в трех принципиальных органах млекопитающих, определяющих суточные ритмы организма, – в сетчатке глаза, эпифизе и СХЯ. Ядерные рецепторы связываются непосредственно с ДНК и активируют гены с помощью специфических нейтральных молекул, которые влияют на рецепторы поведения, половые гормоны, а также на действие

витамина А в организме [Adamah-Biassi et al., 2013; Ashton et al., 2015]. Очевидно, что мелатонин и витамин А, как компоненты циркадных часов, являются частями единой системы.

Вместе с важными физиологическими функциями, выполняемыми в организме, витамины А и Е являются низкомолекулярными антиоксидантами, свойствами которых обладает также и мелатонин. Имеются данные, что по сравнению с витамином Е гормон менее эффективно ингибирует окислительную модификацию липопротеинов, однако на модели гемолиза эритроцитов, вызванного пероксильными радикалами, было показано, что мелатонин является более эффективным протектором, чем витамин Е, аскорбиновая кислота и восстановленный глутатион [Pieri et al., 1995]. В темноте функция образования мелатонина эпифизом и его антиоксидантная активность усиливаются, что может влиять на содержание других антиоксидантов [Montilla et al., 2003; Меньщикова и др., 2006; Анисимов, 2008; Донцов и др., 2017]. Лузиндол значительно

снижает защитный эффект мелатонина, являясь антагонистом его мембранных рецепторов MT₁ и MT₂ с более высоким сродством к подтипу MT₂ [Hunt et al., 2001; Reiter et al., 2007; Pashalieva et al., 2012; López-Armas et al., 2016]. Путем блокирования мембранных рецепторов мелатонина лизиндол может полностью устранить защитное действие гормона при его низкой концентрации, однако при высокой концентрации мелатонина лизиндол только снижает защитный эффект [Reiter, 2000; Rosen et al., 2012]. Различные экспериментальные модели показывают, что при окислительном стрессе некоторые из защитных эффектов мелатонина не опосредованы рецепторами. Исследования с применением лизиндола говорят в основном о том, что он является антагонистом рецепторов мелатонина, но в то же время в некоторых работах показано, что лизиндол может иметь другие свойства. В исследованиях *in vitro* лизиндол ингибировал железо- и липополисахарид-индуцированную перекисидацию липидов в мозге и гомогенате почек крыс, защищал фоторецепторы сетчатки глаза от повреждения светом, демонстрируя этим собственное антиапоптотическое действие. Полученные результаты представляют доказательства защитного эффекта лизиндола от стрессовых раздражителей, вследствие чего высказывается мнение о возможности использования лизиндола как антиоксиданта [Requintina, Oxenkrug, 2007; Rosen et al., 2012]. Результаты нашего исследования показали, что применение лизиндола вызывает изменения уровня витаминов А и Е в органах, которые зависят от режима освещения, вида ткани, возраста животных. Характерно, что лизиндол вызывал достоверные изменения только у крыс DD, содержащихся в темноте, вызывающей усиленный синтез мелатонина. Более значимые изменения содержания обоих витаминов в тканях под воздействием лизиндола наблюдались у старых крыс по сравнению с молодыми, что может быть связано как с продолжительным воздействием, так и с возрастными различиями в чувствительности животных к препарату [Анисимов, 2008].

У млекопитающих тесная связь между циркадными и метаболическими циклами поддерживается влиянием ритмов питания на фазу часов во многих периферических тканях, включая печень, сердце, скелетные мышцы и почки [Turek et al., 2005; Asher, Schibler, 2011]. В отличие от регулируемых светом часов СХЯ периферические часы в тканях, на которые свет прямо не действует, устанавливаются ежедневным питанием, способствуя метаболической регуляции. Метаболизм витаминов А и Е

в организме тесно связан с обменом липидов, на который может значительно влиять нарушение суточных ритмов [Gooley, 2016], так как ряд процессов, регулирующих абсорбцию и транспорт липидов, демонстрируют циркадную ритмичность и регулируются часовыми генами. Содержание витаминов А и Е зависит от вида ткани. Наиболее высокий уровень витаминов обнаруживается в печени, являющейся главным депонирующим органом, и от доставки печеночных липопротеинов зависит содержание витаминов в периферических тканях [Leonard et al., 2002]. Печень работает в строго определенном ритме, и нарушение циркадного ритма может вызывать состояние десинхроноза. Однако данные показывают, что избыточный синтез мелатонина и применение лизиндола не влияли на содержание витаминов в печени крыс, где наблюдалось только возрастное увеличение витамина А, связанное с усилением у стареющих особей абсорбционной способности витамина [Hollander, Dadufalza, 1990; Reiter, 2000]. Работа почек в значительной степени обеспечивается окислением жирных кислот, а потребление кислорода зависит от уменьшения содержания этих кислот, так как он расходуется на образование пероксида в фосфолипидах. Известно, что концентрация витамина Е зависит от интенсивности этих процессов в почках, так как в нормальных условиях он расходуется в реакции с пероксильными радикалами жирных кислот [Schneider, 2005; Меньщикова и др., 2006]. Применение лизиндола привело к достоверному увеличению содержания витаминов А и Е в почках крыс DD в 24 месяца, что может являться результатом продолжительной избыточной нагрузки на орган у старых животных. Длительная световая депривация и подавление усиленной секреции мелатонина лизиндолом привели к отчетливым сдвигам уровня витаминов в почках, которые отражают дисрегуляцию циркадных ритмов. Влияние световых условий играет важную роль в настройке часов различных периферических органов, в том числе печени и почек. На мышах с повреждением СХЯ было выяснено, что животные сохраняли регулярную периодичность в печени и почках, но не в скелетных мышцах и сердце, что свидетельствует о тканеспецифической реакции в ответ на нарушение. Так, сердце является более аэробной тканью, чем печень, и, следовательно, больше подвержено окислительному повреждению [Estornell et al., 2000; Gnocchi et al., 2015].

Наиболее значительные изменения содержания витаминов А и Е обнаружены в сердечной и скелетной мышечных тканях. При дли-

тельном пребывании крыс в темноте и применении лузиндола изменения витамина А в сердечной и скелетной мышцах имели тканеспецифические различия, так как в различных типах мышц циркадная регуляция зависит от состава волокон, метаболизма ткани и уровня ее активности. Обнаружено, что существует циркадная разница в росте мышц в течение дня и ночи – днем рост мышечной ткани примерно вдвое больше, чем ночью. Скелетная мышца является основной метаболической тканью, которая представляет собой важнейший орган хранения необходимых для организма субстратов. Изменения в освещении, смещение фаз приема пищи и отдыха могут значительно влиять на баланс липидов и мышечного белка, с которыми тесно связан метаболизм витамина А [Dyar et al., 2015; Gnocchi et al., 2015; Chang et al., 2016]. Интересно отметить, что лузиндол увеличивал витамин Е в мышцах старых крыс при обоих световых режимах.

Исследования показывают, что старение организма сопряжено с окислительным стрессом, вызываемым различными агентами, и большинство физиологических процессов не могут избежать таких последствий [Hollander, Dadufalza, 1990; Ortega et al., 2002; Анисимов, 2008; Takahashi et al., 2017]. В липидах старение вызывает значительное увеличение содержания гидропероксида и снижение текучести мембраны эритроцитов, что с возрастом приводит к уменьшению поглощения α -токоферола мембраной эритроцитов [Yanagawa et al., 2001]. Изменения уровня α -токоферола, обнаруженные в скелетной мышце старых крыс, могут быть связаны с участием витамина Е в митохондриальных функциях. Витамин Е стабилизирует мембраны митохондрий, которые являются основным физиологическим источником активных форм кислорода, однако у короткоживущих крыс с возрастом в скелетных мышцах обнаруживается дегградация системы митохондриального ретикулула, что отличает их от долгоживущих грызунов [Хольтце и др., 2016]. В процессе старения у животных наблюдается изменение стратегии энергообеспечения работающих мышц и уровня их антиоксидантной защиты, снижение физической выносливости, причем при различном освещении темпы изменений неодинаковы [Виноградова и др., 2007; Ding et al., 2019]. В темноте и в цикле LD разнонаправленные возрастные изменения наблюдались у крыс как в скелетной, так и в сердечной мышцах. В различных типах мышц циркадная регуляция зависит от состава волокон, метаболизма ткани и уровня ее активности, что

определяется различными тканеспецифическими функциями.

Процесс старения кроме многочисленных своих проявлений связан с нарушением циркадных ритмов, вызывающих у грызунов изменение светочувствительности. Исследования показали, что у стареющих мышей в СХЯ наблюдаются значительные изменения как в условиях свет-темнота, так и в условиях постоянной темноты [Hollander, Dadufalza, 1990]. В длительных условиях постоянной темноты у мышей маскируется влияние старения на клеточные часы СХЯ и вследствие этого увеличивается уязвимость его циркадного ансамбля. Это связано с тем, что долговременная световая депривация может приводить к истощению пинеалоцитов и снижению активности эпифиза, в результате чего ритмическая секреция мелатонина становится нарушенной и нечувствительной к различным фотопериодическим состояниям [Bishnupuri, Haldar, 2000; Nakamura et al., 2015]. С возрастом реактивность организма меняется, поэтому резистентность по отношению к одним факторам среды может увеличиваться, а по отношению к другим – снижаться. Возрастное снижение продукции мелатонина на фоне функционального ослабления эпифиза в комплексе с продолжительной световой депривацией приводит к изменению циркадной регуляции, которая важна в периферических тканях для поддержания нормальных клеточных функций. Очевидно, что антиоксидантная система, частью которой являются низкомолекулярные антиоксиданты, участвует в профилактике нарушений метаболизма, которые могут быть связаны с нарушением циркадных ритмов.

Заключение

Результаты исследования продемонстрировали действие постоянной темноты на содержание витаминов А и Е в тканях молодых и старых крыс в условиях угнетения мелатониновых рецепторов лузиндолом. Нарушение светового ритма вызывало изменения уровня витаминов А и Е, выраженность которых зависела от вида ткани, возраста животных и продолжительности воздействия. В тканях крыс, содержащихся в разных световых условиях, обнаружены тканеспецифические изменения содержания витаминов, которые наиболее отчетливо проявлялись у старых животных. Выявленные эффекты постоянной темноты на содержание витаминов А и Е в тканях связаны с функциональной активностью эпифиза и изменением суточного ритма синтеза мелатонина.

Проведенное исследование приближает к выяснению роли и степени участия витаминов А и Е в тканеспецифической циркадной и метаболической регуляции у млекопитающих.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0218-2019-0073).

Литература

- Анисимов В. Н. Молекулярные и физиологические механизмы старения. СПб.: Наука, 2008. 434 с.
- Виноградова И. А., Илюха В. А., Федорова А. С., Хижкин Е. А., Унжаков А. Р., Юнаш В. Д. Возрастные изменения физической работоспособности и некоторых биохимических показателей мышц крыс под влиянием световых режимов и препаратов эпифиза // Успехи геронтол. 2007. № 20. С. 66–73.
- Донцов А. Е., Воспелникова Н. Д., Зак П. П., Островский М. А. Антигликирующее действие мелатонина // ДАН. 2017. № 475. С. 588–591.
- Меньщикова Е. Б., Ланкин В. З., Зенков Н. К., Бондарь И. А., Круговых Н. Ф., Труфакин В. А. Окислительный стресс. Проксиданты и антиоксиданты. М.: Слово, 2006. 556 с.
- Мичурина С. В., Шурлыгина А. В., Белкин А. Д., Вакулин Г. М., Вербицкая Л. В., Труфакин В. А. Изменения печени и некоторых органов иммунной системы животных в условиях круглосуточного освещения // Морфология. 2005. № 128. С. 65–68.
- Скурихин В. Н., Двинская Л. М. Определение α-токоферола и ретинола в плазме крови сельскохозяйственных животных методом микроколоночной высокоэффективной жидкостной хроматографии // С.-х. биология. 1989. № 4. С. 127–129.
- Хольтце С., Эльдаров Ч. М., Вайс В. Б., Вангели И. М., Высоких М. Ю., Бакеева Л. Е., Скулачев В. П., Хильдебрандт Т. В. Изучение возрастных особенностей структурно-функциональных изменений митохондрий скелетных мышц и сердца голого землекопа (*Heterocephalus glaber*) // Биохимия. 2016. № 81. С. 1703–1712.
- Adamah-Biassi E. B., Zhang Y., Jung H., Vissapragada S., Miller R. J., Dubocovich M. L. Distribution of MT1 melatonin receptor promoter-driven RFP expression in the brains of BAC C3H/HeN transgenic mice // J. Histochem. Cytochem. 2013. No. 62. P. 70–84. doi: 10.1369/0022155413507453
- Asher G., Schibler U. Crosstalk between Components of Circadian and Metabolic Cycles in Mammals // Cell Metab. 2011. No. 13. P. 125–137. doi: 10.1016/j.cmet.2011.01.006
- Ashton A. J., Stoney P. N., McCaffery P. J. Investigating the role of vitamin A in melatonin production in the pineal gland // Proceedings of the Nutrition Society. 2015. Vol. 74 (OCE3). E195. doi: 10.1017/S0029665115002219
- Ashton A., Stoney P. N., Ransom J., McCaffery P. Rhythmic Diurnal Synthesis and Signaling of Retinoic Acid in the Rat Pineal Gland and Its Action to Rapidly Downregulate ERK Phosphorylation // Mol. Neurobiol. 2018. No. 55. P. 8219–8235. doi: 10.1007/s12035-018-0964-5
- Bishnupuri K. S., Haldar C. Impact of photoperiodic exposures during late gestation and lactation periods on the pineal and reproductive physiology of the Indian palm squirrel, *Funambulus pennanti* // J. Reprod. Fertil. 2000. No. 118. P. 295–301. doi: 10.1530/jrf.0.1180295
- Chang S., Yoshihara T., Machida S., Naito H. Circadian rhythm of intracellular protein synthesis signaling in rat cardiac and skeletal muscles // Biochem. Biophys. Rep. 2016. No. 9. P. 153–158. doi: 10.1016/j.bbrep.2016.12.005
- Das A., McDowell M., Pava M. J., Smith J. A., Reiter R. J., Woodward J. J., Varma A. K., Ray S. K., Banik N. L. The inhibition of apoptosis by melatonin in VSC4.1 motoneurons exposed to oxidative stress, glutamate excitotoxicity, or TNF-α toxicity involves membrane melatonin receptors // J. Pineal Res. 2010. No. 48. P. 157–169. doi: 10.1111/j.1600-079X.2009.00739.x
- Ding K., Zhang L., Zhang T., Yang H., Brinkman R. The effect of melatonin on locomotor behavior and muscle physiology in the sea cucumber *Apostichopus japonicus* // Frontiers in Physiology. 2019. No. 10. Art. 221. doi: 10.3389/fphys.2019.00221
- Dyar K. A., Ciciliot S., Tagliazucchi G. M., Pallafacchina G., Tothova J., Argentini C., Agatea L., Abraham R., Ahdesmäki M., Forcato M., Biccato S., Schiaffino S., Blaauw B. The calcineurin-NFAT pathway controls activity-dependent circadian gene expression in slow skeletal muscle // Mol. Metab. 2015. No. 4. P. 823–833. doi: 10.1016/j.molmet.2015.09.004
- Estornell E., Tormo J. R., Mañin P., Renau-Piqueras J., Timoneda J., Barber T. Effects of vitamin A deficiency on mitochondrial function in rat liver and heart // Br. J. Nutr. 2000. No. 84. P. 927–934.
- Gnocchi D. фы, Pedrelli M., Hurt-Camejo E., Parini P. Lipids around the Clock: Focus on Circadian Rhythms and Lipid Metabolism // Biology. 2015. No. 4. P. 104–132. doi: 10.3390/biology4010104
- Gooley J. J. Circadian regulation of lipid metabolism // Proc. Nutr. Soc. 2016. No. 75. P. 440–450. doi: 10.1017/S0029665116000288
- Hollander D., Dadufalza V. Influence of aging on vitamin A transport into the lymphatic circulation // Exp. Gerontol. 1990. No. 25. P. 61–65.
- Hunt A. E., Al-Ghoul W. M., Gillette M. U., Dubocovich M. L. Activation of MT 2 melatonin receptors in rat suprachiasmatic nucleus phase advances the circadian clock // Am. J. Physiol. Cell Physiol. 2001. No. 280. P. 110–118.
- König J., Besoke F., Stuetz W., Malarski A., Jahreis G., Grune T., Höhn A. Quantification of age-related changes of α-tocopherol in lysosomal membranes in murine tissues and human fibroblasts // BioFactors. 2016. No. 42. P. 307–315. doi: 10.1002/biof.1274
- Lee C. C. Constant darkness is a mammalian biological signal // Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 2007. No. 72. P. 287–291. doi: 10.1101/sqb.2007.72.051
- Leonard S. W., Terasawa Y., Farese Jr. R. V., Traber M. G. Incorporation of deuterated RRR- or all-rac-α-tocopherol in plasma and tissues of α-tocopherol transfer protein-null mice // Am. J. Clin. Nutr. 2002. No. 75. P. 555–560.

López-Armas G., Flores-Soto M. E., Chaparro-Huerta V., Jave-Suarez L. F., Soto-Rodríguez S., Rusanova I., Acuña-Castroviejo D., González-Perez O., González-Castañeda R. E. Prophylactic role of oral melatonin administration on neurogenesis in adult Balb/C mice during REM sleep deprivation // *Oxid. Med. Cell. Longev.* 2016. Vol. 2016. Art. ID 2136902. doi: 10.1155/2016/2136902

Montilla P., Feijóo M., Muñoz M. C., Muñoz-Castañeda J. R., Bujalance I., Túnez I. Effect of melatonin on the oxidative stress in N1E-115 cells is not mediated by mt₁ receptors // *J. Physiol. Biochem.* 2003. No. 59. P. 263–268.

Nakamura T. J., Nakamura W., Tokuda I. T., Ishikawa T., Kudo T., Colwell C. S., Gene D. Block age-related changes in the circadian system unmasked by constant conditions // *eNeuro.* 2015. No. 2(4)ENEURO.0064-15.2015. doi: 10.1523/ENEURO.0064-15.2015

Ortega R. M., Requejo A. M., López-Sobaler A. M., Andrés P., Navia B., Perea J. M., Robles F. Cognitive function in elderly people is influenced by vitamin E status // *J. Nutrition.* 2002. No. 132. P. 2065–2068. doi: 10.1093/jn/132.7.2065

Pashalieva I., Stancheva E., Decheva L., Nyagolov Y., Negrev N. Experimental data about melatonin effects on platelet count and functional activity // *Compt. Rend. Acad. Bulg. Sci.* 2012. No. 65. P. 855–860.

Pieri C., Moroni F., Marra M., Marcheselli F., Recchioni R. Melatonin is an efficient antioxidant // *Arch. Gerontol. Geriatr.* 1995. No. 20. P. 150–165.

Reiter R. J. Melatonin: lowering the high price of free radicals // *News Physiol. Sci.* 2000. Vol. 15, no. 5. P. 246–250. doi: 10.1152/physiologyonline.2000.15.5.246

Reiter R. J., Tan D. X., Gitto E., Sainz R. M., Mayo J. C., Leon J., Manchester L. C., Vijayalaxmi, Kilic E., Kilic Ü. Pharmacological utility of melatonin in reducing oxidative cellular and molecular damage // *Pol. J. Pharmacol.* 2004. No. 56. P. 159–170.

Reiter R. J., Tan D. X., Manchester L. C., Terzon P. M., Flores L. J., Koppisepe S. Medical implication of melatonin: receptor-mediated and receptor-independent actions // *Adv. Med. Sci.* 2007. No. 52. P. 11–28.

Requintina P. J., Oxenkrug G. F. Effect of luzindole and other melatonin receptor antagonists on iron- and lipopoly-saccharide-induced lipid peroxidation in vitro // *Annals of the New York Academy of Sciences.* 2007. No. 1122. P. 289–294.

Ruby N. F., Joshi N., Heller H. G. Constant darkness restores entrainment to phase-delayed Siberian hamsters // *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 2002. No. 283. P. 1314–1320. doi: 10.1152/ajpregu.00362.2002

Rosen R. B., Dan-Ning H., Chen M., McCormick S. A., Walsh J., Roberts J. E. Effect of melatonin and its receptor antagonist on retinal pigment epithelial cells against hydrogen peroxide damage // *Mol. Vis.* 2012. No. 18. P. 1640–1648.

Schneider C. Chemistry and biology of vitamin E // *Mol. Nutr. Food Res.* 2005. No. 49. P. 7–30. doi: 10.1002/mnfr.200400049

Sosniyenko S., Parkanová D., Illnerová H., Sládek M., Sumová A. Different mechanisms of adjustment to a change of the photoperiod in the suprachiasmatic and liver circadian clocks // *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 2010. No. 298. P. 959–971. doi: 10.1152/ajpregu.00561.2009

Sugawara T., Sieving P. A., Iuvone P. M., Bush R. A. The melatonin antagonist luzindole protects retinal photoreceptors from light damage in the rat // *Investig. Ophthalmol. Vis. Sci.* 1998. No. 39. P. 2458–2465.

Takahashi K., Takisawa S., Shimokado K., Kono N., Arai H., Ishigami A. Age-related changes of vitamin E: α -tocopherol levels in plasma and various tissues of mice and hepatic α -tocopherol transfer protein // *Eur. J. Nutr.* 2017. No. 56. P. 1317–1327. doi: 10.1007/s00394-016-1182-4

Turek F. W., Joshu C., Kohsaka A., Lin E., Ivanova G., McDearmon E., Laposky A., Losee-Olson S., Easton A., Jensen D. R., Eckel R. H., Takahashi J. S., Bass J. Obesity and metabolic syndrome in circadian *Clock* mutant mice // *Science.* 2005. No. 308. P. 1043–1045. doi: 10.1126/SCIENCE.1108750

Van der Loo B., Labugger R., Aebischer C. P., Skepper J. N., Bachschmid M., Spitzer V., Kilo J., Altwegg L., Ullrich V., Lüscher T. F. Cardiovascular aging is associated with vitamin E increase // *Circulation.* 2002. No. 105. P. 1635–1638. doi: 10.1161/01.CIR.0000014986.29834.71

Yanagawa K., Takeda H., Egashira T., Matsu-miya T., Shibuya T., Takasaki M. Changes in antioxidative mechanisms in elderly patients with non-insulin-dependent diabetes mellitus. Investigation of the redox dynamics of alpha-tocopherol in erythrocyte membranes // *Gerontology.* 2001. No. 47. P. 150–157. doi: 10.1159/000052789

Yuksel S. Altered adrenomedullin levels of the rats exposed to constant darkness and light stress // *J. Photochem. Photobiol. B. Biol.* 2008. No. 91. P. 20–23. doi: 10.1016/j.jphotobiol.2008.01.007

Поступила в редакцию 16.07.2021

References

Anisimov V. N. Molekulyarnye i fiziologicheskie mekhanizmy stareniya [Molecular and physiological mechanisms of aging]. St. Petersburg: Nauka, 2008. 434 p.

Dontsov A. E., Vospelnikova N. D., Zak P. P., Ostrovskiy M. A. Antiglikiruyushchee deistvie melatonina [Antiglycating effect of melatonin]. *DAN [Rep. Acad. Sci.]*. 2017. No. 475. P. 588–591.

Holtse S., Eldarov Ch. M., Vays V. B., Vangeli I. M., Vysokih M. Yu., Bakeeva L. E., Skulachev V. P., Hildebrandt T. V. Izuchenie vozrastnykh osobennostei struk-

turno-funktsional'nykh izmenenii mitokhondrii skeletnykh myshts i serdtsa gologo zemlekopa (*Heterocephalus glaber*) [Study of age-related features of structural and functional changes in the mitochondria of skeletal muscles and the heart of a naked mole rat (*Heterocephalus glaber*)]. *Bio-khimiya [Biochemistry]*. 2016. No. 81. P. 1703–1712.

Men'shchikova E. B., Lankin V. Z., Zenkov N. K., Bondar I. A., Krugovykh N. F., Trufakin V. A. Okislitel'nyi stress. Prooksidanty i antioksidanty [Oxidative stress. Pro-oxidants and antioxidants]. Moscow: Slovo, 2006. 556 p.

- Michurina S. V., Shurlygina A. V., Belkin A. D., Vaku-
lin G. M., Verbitskaya L. V., Trufakin V. A. Izmeneniya
pecheni i nekotorykh organov immunnou sistemy zhi-
votnykh v usloviyakh kruglosutochnogo osveshcheniya
[Changes in the liver and some organs of the immune sys-
tem of animals in the conditions of round-the-clock light-
ing]. *Morfologiya* [Morphology]. 2005. No. 128. P. 65–68.
- Skurikhin V. N., Dvinskaya L. M. Opre-
delenie α -tokoferola i retinola v plazme krovi
sel'skokhozyaistvennykh zivotnykh metodom mikro-
kolonochnoi vysokoeffektivnoi zhidkostnoi khromato-
grafii [Determination of α -tocopherol and retinol in the
blood plasma of farm animals by microcolumn high-per-
formance liquid chromatography]. *S.-kh. biologiya* [Agr.
biology]. 1989. No. 4. P. 127–129.
- Vinogradova I. A., Ilyukha V. A., Fedorova A. S., Hi-
zhkin E. A., Unzhakov A. R., Yunash V. D. Vozrastnye
izmeneniya fizicheskoi rabotosposobnosti i nekotorykh
biokhimeskikh pokazatelei myshts krysa pod vliyaniem
svetovyykh rezhimov i preparatov epifiza [Age-related
changes in physical performance and some biochemical
parameters of rat muscles under the influence of light
modes and epiphysis preparations]. *Uspekhi gerontol.*
[Adv. in Gerontol.]. 2007. No. 20. P. 66–73.
- Adamah-Biassi E. B., Zhang Y., Jung H., Vissapraga-
da S., Miller R. J., Dubocovich M. L. Distribution of
MT1 melatonin receptor promoter-driven RFP expres-
sion in the brains of BAC C3H/HeN transgenic mice.
J. Histochem. Cytochem. 2013. No. 62. P. 70–84. doi:
10.1369/0022155413507453
- Asher G., Schibler U. Crosstalk between Components
of Circadian and Metabolic Cycles in Mammals. *Cell Metab.*
2011. No. 13. P. 125–137. doi: 10.1016/j.cmet.2011.01.006
- Ashton A. J., Stoney P. N., McCaffery P. J. Investigat-
ing the role of vitamin A in melatonin production in the pi-
neal gland. *Proceedings of the Nutrition Society.* 2015.
Vol. 74 (OCE3). E195. doi: 10.1017/S0029665115002219
- Ashton A., Stoney P. N., Ransom J., McCaffery P. Rhyth-
mic Diurnal Synthesis and Signaling of Retinoic Acid in
the Rat Pineal Gland and Its Action to Rapidly Downregu-
late ERK Phosphorylation. *Mol. Neurobiol.* 2018. No. 55.
P. 8219–8235. doi: 10.1007/s12035-018-0964-5
- Bishnupuri K. S., Haldar C. Impact of photoperiodic
exposures during late gestation and lactation periods
on the pineal and reproductive physiology of the Indian
palm squirrel, *Funambulus pennant.* *J. Reprod. Fertil.*
2000. No. 118. P. 295–301. doi: 10.1530/jrf.0.1180295
- Chang S., Yoshihara T., Machida S., Naito H. Circadian
rhythm of intracellular protein synthesis signaling in rat car-
diac and skeletal muscles. *Biochem. Biophys. Rep.* 2016.
No. 9. P. 153–158. doi: 10.1016/j.bbrep.2016.12.005
- Das A., McDowell M., Pava M. J., Smith J. A., Rei-
ter R. J., Woodward J. J., Varma A. K., Ray S. K.,
Banik N. L. The inhibition of apoptosis by melatonin in
VSC4.1 motoneurons exposed to oxidative stress, glu-
tamate excitotoxicity, or TNF- α toxicity involves mem-
brane melatonin receptors. *J. Pineal Res.* 2010. No. 48.
P. 157–169. doi: 10.1111/j.1600-079X.2009.00739.x
- Ding K., Zhang L., Zhang T., Yang H., Brink-
man R. The effect of melatonin on locomotor behavior
and muscle physiology in the sea cucumber *Aposticho-
pus japonicas.* *Frontiers in Physiology.* 2019. No. 10.
Art. 221. doi: 10.3389/fphys.2019.00221
- Dyar K. A., Ciciliot S., Tagliazucchi G. M., Pallafac-
china G., Tothova J., Argentini C., Agatea L., Abra-
ham R., Ahdesmäki M., Forcato M., Bicciato S., Schiaffi-
no S., Blaauw B. The calcineurin-NFAT pathway controls
activity-dependent circadian gene expression in slow
skeletal muscle. *Mol. Metab.* 2015. No. 4. P. 823–833.
doi: 10.1016/j.molmet.2015.09.004
- Estornell E., Tormo J. R., Mañin P., Renau-Piqueras J.,
Timoneda J., Barber T. Effects of vitamin A deficien-
cy on mitochondrial function in rat liver and heart.
Br. J. Nutr. 2000. No. 84. P. 927–934.
- Gnocchi D., Pedrelli M., Hurt-Camejo E., Pa-
rini P. Lipids around the Clock: Focus on Circadian
Rhythms and Lipid Metabolism. *Biology.* 2015. No. 4.
P. 104–132. doi: 10.3390/biology4010104
- Gooley J. J. Circadian regulation of lipid metabolism.
Proc. Nutr. Soc. 2016. No. 75. P. 440–450. doi: 10.1017/
S0029665116000288
- Hollander D., Dadufalza V. Influence of aging on vi-
tamin A transport into the lymphatic circulation. *Exp.*
Gerontol. 1990. No. 25. P. 61–65.
- Hunt A. E., Al-Ghoul W. M., Gillette M. U., Duboco-
vich M. L. Activation of MT 2 melatonin receptors in rat
suprachiasmatic nucleus phase advances the circa-
dian clock. *Am. J. Physiol. Cell Physiol.* 2001. No. 280.
P. 110–118.
- König J., Besoke F., Stuetz W., Malarski A., Jah-
reis G., Grune T., Höhn A. Quantification of age-related
changes of α -tocopherol in lysosomal membranes in
murine tissues and human fibroblasts. *BioFactors.* 2016.
No. 42. P. 307–315. doi: 10.1002/biof.1274
- Lee C. C. Constant darkness is a mammalian biolog-
ical signal. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 2007.
No. 72. P. 287–291. doi: 10.1101/sqb.2007.72.051.
- Leonard S. W., Terasawa Y., Farese Jr. R. V., Tra-
ber M. G. Incorporation of deuterated RRR- or all-rac-
 α -tocopherol in plasma and tissues of α -tocopherol
transfer protein-null mice. *Am. J. Clin. Nutr.* 2002.
No. 75. P. 555–560.
- López-Armas G., Flores-Soto M. E., Chaparro-
Huerta V., Jave-Suarez L. F., Soto-Rodríguez S., Ru-
sanova I., Acuña-Castroviejo D., González-Perez O.,
González-Castañeda R. E. Prophylactic role of oral
melatonin administration on neurogenesis in adult
Balb/C mice during REM sleep deprivation. *Oxid.*
Med. Cell. Longev. 2016. Vol. 2016. Art. ID 2136902.
doi: 10.1155/2016/2136902
- Montilla P., Feijóo M., Muñoz M. C., Muñoz-Casta-
ñeda J. R., Bujalance I., Túnez I. Effect of melatonin
on the oxidative stress in N1E-115 cells is not medi-
ated by mt₁ receptors. *J. Physiol. Biochem.* 2003. No. 59.
P. 263–268.
- Nakamura T. J., Nakamura W., Tokuda I. T., Ishi-
kawa T., Kudo T., Colwell C. S., Gene D. Block age-
related changes in the circadian system unmasked
by constant conditions. *eNeuro.* 2015. Vol. 2(4)
ENEURO.0064-15.2015. doi: 10.1523/ENEURO.0064-
15.2015
- Ortega R. M., Requejo A. M., López-Sobaler A. M.,
Andrés P., Navia B., Perea J. M., Robles F. Cognitive
function in elderly people is influenced by vitamin E
status. *J. Nutrition.* 2002. No. 132. P. 2065–2068.
doi: 10.1093/jn/132.7.2065

Pashalieva I., Stancheva E., Decheva L., Nyagolov Y., Negrev N. Experimental data about melatonin effects on platelet count and functional activity. *Compt. Rend. Acad. Bulg. Sci.* 2012. No. 65. P. 855–860.

Pieri C., Moroni F., Marra M., Marcheselli F., Recchioni R. Melatonin is an efficient antioxidant. *Arch. Gerontol. Geriatr.* 1995. No. 20. P. 150–165.

Reiter R. J. Melatonin: lowering the high price of free radicals. *News Physiol. Sci.* 2000. Vol. 15, no. 5. P. 246–250. doi: 10.1152/physiologyonline.2000.15.5.246

Reiter R. J., Tan D. X., Gitto E., Sainz R. M., Mayo J. C., Leon J., Manchester L. C., Vijayalaxmi, Kilic E., Kilic Ü. Pharmacological utility of melatonin in reducing oxidative cellular and molecular damage. *Pol. J. Pharmacol.* 2004. No. 56. P. 159–170.

Reiter R. J., Tan D. X., Manchester L. C., Terzon P. M., Flores L. J., Koppisepi S. Medical implication of melatonin: receptor-mediated and receptor-independent actions. *Adv. Med. Sci.* 2007. No. 52. P. 11–28.

Requintina P. J., Oxenkrug G. F. Effect of luzindole and other melatonin receptor antagonists on iron- and lipopolysaccharide-induced lipid peroxidation in vitro. *Annals of the New York Academy of Sciences.* 2007. No. 1122. P. 289–294.

Ruby N. F., Joshi N., Heller H. G. Constant darkness restores entrainment to phase-delayed Siberian hamsters. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 2002. No. 283. P. 1314–1320. doi: 10.1152/ajpregu.00362.2002

Rosen R. B., Dan-Ning H., Chen M., McCormick S. A., Walsh J., Roberts J. E. Effect of melatonin and its receptor antagonist on retinal pigment epithelial cells against hydrogen peroxide damage. *Mol. Vis.* 2012. No. 18. P. 1640–1648.

Schneider C. Chemistry and biology of vitamin E. *Mol. Nutr. Food Res.* 2005. No. 49. P. 7–30. doi: 10.1002/mnfr.200400049

Sosniyenko S., Parkanová D., Illnerová H., Sládek M., Sumová A. Different mechanisms of adjust-

ment to a change of the photoperiod in the suprachiasmatic and liver circadian clocks. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 2010. No. 298. P. 959–971. doi: 10.1152/ajpregu.00561.2009

Sugawara T., Sieving P. A., Iuvone P. M., Bush R. A. The melatonin antagonist luzindole protects retinal photoreceptors from light damage in the rat. *Investig. Ophthalmol. Vis. Sci.* 1998. No. 39. P. 2458–2465.

Takahashi K., Takisawa S., Shimokado K., Kono N., Arai H., Ishigami A. Age-related changes of vitamin E: α -tocopherol levels in plasma and various tissues of mice and hepatic α -tocopherol transfer protein. *Eur. J. Nutr.* 2017. No. 56. P. 1317–1327. doi: 10.1007/s00394-016-1182-4

Turek F. W., Joshu C., Kohsaka A., Lin E., Ivanova G., McDearmon E., Laposky A., Losee-Olson S., Easton A., Jensen D. R., Eckel R. H., Takahashi J. S., Bass J. Obesity and metabolic syndrome in circadian Clock mutant mice. *Science.* 2005. No. 308. P. 1043–1045. doi: 10.1126/SCIENCE.1108750

Van der Loo B., Labugger R., Aebischer C. P., Skepper J. N., Bachschmid M., Spitzer V., Kilo J., Altwegg L., Ullrich V., Lüscher T. F. Cardiovascular aging is associated with vitamin E increase. *Circulation.* 2002. No. 105. P. 1635–1638. doi: 10.1161/01.CIR.0000014986.29834.71

Yanagawa K., Takeda H., Egashira T., Matsumiya T., Shibuya T., Takasaki M. Changes in antioxidative mechanisms in elderly patients with non-insulin-dependent diabetes mellitus. Investigation of the redox dynamics of alpha-tocopherol in erythrocyte membranes. *Gerontology.* 2001. No. 47. P. 150–157. doi: 10.1159/000052789

Yuksel S. Altered adrenomedullin levels of the rats exposed to constant darkness and light stress. *J. Photochem. Photobiol. B. Biol.* 2008. No. 91. P. 20–23. doi: 10.1016/j.jphotobiol.2008.01.007

Received July 16, 2021

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ильина Татьяна Николаевна

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: ilynatn59@mail.ru

Баишникова Ирина Валерьевна

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: iravbai@mail.ru

Хижкин Евгений Александрович

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: hizhkin84@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Ilyina, Tatyana

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: ilynatn59@mail.ru

Baishnikova, Irina

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

Hizhkin, Evgeniy

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: hizhkin84@mail.ru

УДК 599.323:591.445 – 026.12:57.04:536.5:539.16

ВЛИЯНИЕ ДЛИТЕЛЬНОГО НИЗКОИНТЕНСИВНОГО ИОНИЗИРУЮЩЕГО ИЗЛУЧЕНИЯ И ХОЛОДОВОГО ФАКТОРА НА МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ КОРЫ НАДПОЧЕЧНИКА МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ

О. В. Ермакова

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федеральный исследовательский центр «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук», Сыктывкар, Россия

Надпочечник занимает одно из центральных мест в регуляции и реализации таких жизненно важных процессов, как рост, развитие, репродуктивное поведение и адаптация организма к изменяющимся условиям существования, ему принадлежит важнейшая роль в сохранении сопротивляемости организма к неблагоприятным воздействиям. Морфологические показатели активности коры надпочечника (КН) многие авторы рассматривают как индикаторы функциональной напряженности. Структура КН чувствительна к воздействию различных экологических факторов, и это показано во многих работах, но данные об изменении структуры КН у животных, подвергающихся хроническому воздействию низкоинтенсивного радиационного фактора, немногочисленны. Проблема хронического воздействия радиации на живые организмы в среде обитания имеет особую значимость в связи с многообразием экологических, химических и физических факторов, которые в сочетании с ионизирующим излучением (ИИ) могут вызывать широкий спектр биологических эффектов. Предсказать результаты взаимодействий множества факторов весьма сложно, недостаточно изучены даже эффекты их раздельного влияния. В связи с этим важным становится изучение усиления или ослабления биологического эффекта при одновременном воздействии нескольких факторов. С целью выяснения особенностей морфологического состояния КН при комбинированном действии хронического ИИ в малых дозах и фактора холода у полевки-экономки (*Alexandromys oeconomus* Pall.), обитающей в северотаежной подзоне, проведены эксперименты в виварии Института биологии Коми НЦ УрО РАН на 43 особях – потомках полевок-экономок, отловленных на участках с нормальным радиационным фоном (подзона северной тайги, Ухтинский радиевый стационар Республики Коми). В первом варианте экспериментов полевок подвергали хроническому γ -облучению в течение 4 мес., поглощенная доза за все время эксперимента составляла 5,2–7,3 сГр. Во втором – охлаждению при температурах 0 и -10°C , в третьем варианте осуществляли комбинированное воздействие. Контрольные группы полевок находились в виварии при нормальном радиационном фоне и температуре $+20^{\circ}\text{C}$. Исследование морфологических изменений в КН позволило оценить и структурно-функциональные резервы надпочечников. Установлено, что в динамике изолированного действия фактора хронического облучения и фактора низких температур, а также их комбинированного действия выраженность морфологических показате-

лей активности надпочечника возрастает пропорционально силе и длительности воздействия. Сделан вывод о возможной значимости синергического взаимодействия переохлаждения организма в усилении последствий хронического облучения. Результаты нашего исследования способствуют пониманию клеточных механизмов адаптации полевков-экономок к радиоактивному загрязнению в условиях севера, а также зависимости морфологических показателей от дополнительных воздействий в условиях среды обитания. Важность адаптивных перестроек, комплекса структурных изменений различных систем организма, его адекватное функционирование и выживание при хроническом действии стрессирующих факторов определяет приоритетное направление подобных исследований.

Ключевые слова: кора надпочечника; хроническое низкоинтенсивное облучение; низкие температуры.

O. V. Ermakova. EFFECTS OF CHRONIC LOW-DOSE-RATE IONIZING RADIATION AND COLD ON MORPHOLOGICAL PARAMETERS OF THE ADRENAL CORTEX IN MURIDS

The adrenal gland has a central role in the regulation and implementation of such vital processes as growth, development, reproductive behavior, and adaptation of the body to changes in the environment; it plays an important part in maintaining the body's resistance to adverse impacts. Any change in external conditions that requires intensification of the metabolism has some effect on the functional activity of adrenal glands. So, changes in the morphological parameters of adrenal activity can be viewed as an indicator of functional tension in the body. The structure of adrenal glands is sensitive to the effects of various environmental factors, as has been shown in many studies, but data on changes in the structure of adrenal glands in animals chronically exposed to low-intensity radiation are extremely scarce. The problem of chronic exposure of living organisms to radiation is important also because there is a variety of environmental, chemical and physical factors that, when combined with ionizing radiation, can cause a wide range of biological effects. It is hard to predict the results of such interactions; even their separate effects have not been sufficiently studied. It is therefore important to study the heightening or weakening of the biological effect under simultaneous action of several factors. Our aim was to reveal the histo-functional characteristics of adrenal glands under the combined effect of chronic low-dose ionizing radiation and cold exposure. In the first treatment, voles were chronically exposed to γ -irradiation for 4 months. The absorbed dose was 5.2–7.31 cGy. In the second treatment, voles were exposed to cooling at 0 and $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$, after which they were taken out of the experiment. In the third treatment, we combined the two types of exposure. The control groups of voles stayed in the vivarium under normal radiation background and temperature of $+20\text{ }^{\circ}\text{C}$. The study of morphological changes in the adrenal glands allowed us to reveal the structural and functional changes in response to the investigated impacts, and to assess the functional reserves of the adrenal glands. The experiments were carried out with sexually mature males – descendants of voles captured in areas with normal and elevated background radiation (northern taiga subzone, Uhtinskiy radium monitoring station, Komi Republic). Analysis of the experimental data revealed a general pattern, manifested as elevation of the secretory activity of the adrenal cortex. The expression of the morpho-functional parameters of adrenal glands was found to rise in line with the strength and duration of exposure to ionizing radiation and to low temperatures acting separately, as well as to the combination thereof. The conclusion is that the synergistic action of hypothermia may promote the effects of chronic exposure to radiation. The results contribute to the understanding of the cellular mechanisms of adaptation of root voles to radioactive pollution in the north, as well as the dependence of morphological parameters on additional impacts in the environment. The importance of adaptive rearrangements, the set of structural changes in various systems of the body, namely its adequate functioning and survival under chronic stresses define the priority vectors for such studies.

Keywords: adrenal cortex; chronic low-dose irradiation; low temperatures.

Введение

Изучение эффектов хронического низкоинтенсивного излучения на биологические объекты в условиях естественной среды их обитания является одной из наиболее актуальных проблем современной радиоэкологии. Известно, что значительные территории подвергаются повышенному воздействию ионизирующей радиации в результате развития горнодобывающей и перерабатывающей отраслей промышленности, в зонах вокруг предприятий по добыче, переработке и хранению радиоактивных материалов, в районах аварийного радиоактивного загрязнения. Особую актуальность данная проблема имеет для Республики Коми, характеризующейся наличием участков с повышенным радиационным фоном естественного и техногенного происхождения, а также экстремальными климатическими условиями (низкие среднегодовые температуры, повышенная влажность, короткий летний период и др.).

Общеизвестно, что основополагающая роль в формировании защитно-приспособительных и адаптивных реакций организма принадлежит органам эндокринной регуляции, и в первую очередь коре надпочечника. В связи с этим морфофункциональные параметры этого органа давно используются в эколого-физиологических исследованиях. Любое изменение внешних условий, требующее интенсификации метаболизма, определенным образом сказывается на структурно-функциональной активности надпочечника. Доказано, что морфологическое состояние коры надпочечника (КН) отражает ее функциональную активность и может меняться в зависимости от возраста, физиологического состояния животного, сезона года, фазы популяционного цикла [Шварц и др., 1968; Чернявский, Ткачев, 1982; Ермакова, 2008; Djordjevic et al., 2012; Ивантер, 2018; Зольникова, 2021], а также при воздействии многих антропогенных факторов, в том числе и ионизирующего излучения (ИИ). В более ранних наших исследованиях показано, что у полевок-экономок, обитающих на участках с повышенным содержанием тяжелых естественных радионуклидов (ТЕРН) и подвергавшихся в течение многих поколений действию малых доз внутреннего и внешнего облучения, изменяются морфологические показатели активности надпочечника [Ермакова, 2008]. Известно, что при комплексном воздействии влияние одного или нескольких факторов может изменять (усиливать или ослаблять) характер воздействия другого [Петин и др., 1999, 2012; Ермакова, 2008; Liang, 2013]. Также показано, что малые дозы ИИ из-

меняют чувствительность биомолекул, клеток и органов к действию других повреждающих факторов [Бурлакова и др., 1999]. Есть мнение, что клетки, претерпевшие облучение в малых дозах, могут приобретать повышенную чувствительность и к повреждению генетического аппарата, и к некоторым мутагенам, усиливая канцерогенный риск [Бычковская и др., 2002]. Проблема хронического воздействия радиации на живые организмы в среде обитания имеет особую значимость в связи с многообразием экологических, химических и физических факторов, которые в сочетании с ИИ могут вызывать широкий спектр биологических эффектов [Маслов и др., 1980; Тяжелые..., 1990; Taulavuori et al., 2005; Ермакова, 2008; Петин и др., 2012; Liang, 2013; Евсеева и др., 2014]. При совместном действии с другими агентами эффекты радиации могут становиться более опасными и выражаться в усилении многих реакций. Одним из следствий взаимодействия ионизирующей радиации с другими физическими факторами является снижение способности клеток к пострадиационному восстановлению [Петин и др., 1999]. Поэтому проблема оценки одновременного действия на организм нескольких факторов актуальна и своевременна. В природных условиях обитания животных обычно присутствует множество факторов, способных в сочетании вызвать эффекты, которые невозможно оценить на основе однофакторных экспериментов. Повышенный радиационный фон может модифицировать клеточные и тканевые процессы, приводить к нестабильности генома, изменению метаболических процессов, проявляющихся на всех уровнях структурной организации, что в конечном итоге ведет к изменению чувствительности организма к действию дополнительных факторов [Аклеев, 2019]. В связи с вышеизложенным представляется весьма актуальным изучение влияния хронического воздействия ИИ на структуру периферических эндокринных желез именно в тех дозах и интенсивностях, которые реально существуют на загрязненных территориях. В настоящей работе представлены материалы изучения КН мышевидных грызунов (потомков отловленных в природной среде) в лабораторных опытах при комбинированном воздействии длительного ионизирующего излучения (моделирующего антропогенное влияние) и фактора низких температур (один из наиболее распространенных климатических факторов в условиях обитания полевок в северотаежной подзоне). Подобный комплексный подход (природные исследования и лабораторные эксперименты) дает возможность получить более реалистические оценки влияния ИИ

на животных, обитающих в условиях радиоактивного загрязнения, позволяет избежать ошибок, возникающих при анализе изменений, наблюдаемых в природных популяциях.

Проводя эксперименты с дополнительными нагрузками и учитывая существенную роль надпочечника в механизмах адаптации, а также развивающиеся представления об их высокой радиочувствительности, мы придаем большое значение и изучению резервных возможностей этого органа у животных, обитающих в условиях повышенного радиационного фона.

Материалы и методы

Объект исследований – полевка-экономка (*Alexandromys oeconomicus* Pallas), которая является широко распространенным видом мелких грызунов на участках с повышенным содержанием ТЕРН (Ухтинский район Республики Коми). Исследования проводили на половозрелых самцах третьего и четвертого поколения от отловленных на участках с нормальным радиационным фоном (виварий Института биологии Коми НЦ УрО РАН, «Научная коллекция экспериментальных животных» (<http://www.ckp-rf.ru/usu/471933/>)). Всех животных содержали на стандартном рационе. При планировании и постановке эксперимента принимали во внимание возраст, пол, массу тела, половозрелость мышечных грызунов.

В первом варианте экспериментов полевок ($n=16$) подвергали хроническому γ -излучению в течение 4 мес. Общее облучение проводили в «домике хронического облучения». Источником γ -излучения были две ампулы со стальной оболочкой, содержавшие $0,474 \cdot 10^6$ и $0,451 \cdot 10^6$ кБк ^{226}Ra , разнесенные на расстояние 2,5 м. Дозовая нагрузка на организм зверьков определялась мощностью экспозиционной дозы (измерения проводили радиометром ДРГЗ-01Т 1) и сроками содержания животных в условиях облучения. Суммарную поглощенную дозу облучения определяли по показаниям термолюминесцентного дозиметра (ДТУ), который используется в составе ТЛД-систем с загрузкой детекторов в тракт считывания дозиметрического измерителя ДВГ-02ТМ.

Данный уровень облучения имитировал условия внешнего γ -облучения на радиевом участке (бывший завод радиевого промысла, Ухтинский район Республики Коми). Поглощенная доза за все время эксперимента составляла соответственно 5,2–7,3 сГр. В качестве контроля использовали одновозрастных половоз-

релых самцов полевок-экономок, постоянно находившихся в виварии в условиях естественного радиационного фона.

Во втором варианте эксперимента полевок ($n=14$) подвергали общему охлаждению организма (2–3 часа в морозильной камере при температурах 0 и -10 °С), после чего выводили из эксперимента. В третьем варианте осуществляли комбинированное воздействие: после облучения в дозе 5,2–7,3 сГр одну группу животных помещали на 2–3 часа в морозильную камеру с температурой 0 °С, другую – с температурой -10 °С, после чего выводили из эксперимента. Контрольные группы полевок находились в виварии при нормальном радиационном фоне и температуре $+20$ °С.

Зверьков декапитировали в одно и то же время суток (с 8 до 10 часов) для исключения влияния суточной периодичности интенсивности гормонообразовательных процессов на изучаемые показатели. После декапитации животных взвешивали, вскрывали, надпочечники препарировали от окружающих тканей, помещали в фиксирующий раствор и готовили парафиновые срезы. Для оценки функционального состояния коры надпочечников применяли морфометрические методы исследования тканевых компонентов. Морфологические методы располагают широкой информативностью не только при выявлении ранних изменений на уровне клеточно-тканевых и субклеточных структур, но и дают представление о функциональном состоянии исследуемых органов и тканей [Структурные..., 1987; Автандилов, 1990], авторы полагают, что любому уровню функциональной активности соответствует эквивалентное число структур, обеспечивающих данную функцию.

В работе мы применяли гисто-цитоморфологические и морфометрические методы. На препаратах, окрашенных гематоксилин-эозином, измеряли ширину клубочковой, пучковой и сетчатой зон коркового вещества надпочечника. Кариометрию и регистрацию морфометрических показателей надпочечников (в частности, ширины коры надпочечника и отдельных ее зон) проводили с помощью объект-микрометра с измерительной линейкой. Также определяли индекс надпочечника, рассчитывали процентное соотношение зон коры в каждой группе животных. Ядра измеряли в двух взаимно перпендикулярных сечениях в 100–200 клетках пучковой зоны у 4–6 животных в каждой группе [Автандилов, 1990]. Всего в эксперименте использовано 43 полевки.

Оценку значимости различий совокупностей выполняли с помощью t -критерия Стьюдента с учетом степеней свободы. Статис-

тически значимыми считали показатели при $p < 0,05$. Все манипуляции с животными проводили с соблюдением требований международных принципов Хельсинкской декларации о гуманном отношении к животным для экстирпации органов.

Результаты и обсуждение

Результаты эксперимента показали, что хроническое облучение в дозе 5,2–7,3 сГр вызывает морфологические изменения надпочечника, количественные соотношения клубочковой, пучковой и сетчатой зон меняются по сравнению с контролем (8, 82, 10 и 9, 78, 13% соответственно). Исходя из процентного соотношения и размеров зон коры надпочечника было установлено, что в большей степени в адаптивную реакцию вовлекалась пучковая зона (рис. 1).

На воздействие низкой температуры 0 °С надпочечные железы также отвечали повышением размеров пучковой зоны (рис. 1), что, вероятно, связано с повышением ее глюкокортикоидной активности и согласуется с данными литературы, полученными на различных биологических моделях [Обут и др., 2006; Солодкова, 2008; Алябьев и др., 2014; Ленчер, 2016]. Авторы множества работ по функциональной морфологии желез внутренней секреции используют морфологические показатели для характеристики уровня активности изучаемых объектов [Шмурун, 1975; Баранова, 2008; Волков, 2014]. Ими проведены морфометрические исследования органов эндокринной системы и обнаружена корреляция их функциональных и структурных параметров. Показано, что гиперплазия и гипертрофия гормонпродуцирующих клеток и их ядер свидетельствуют об их повышенной секреторной активности [Баранова, 2008; Солодкова, 2008; Каргина, 2013; Суханов, Карманова, 2014; Волков, 2014; Зольникова, 2021] и отражают уровень их функционирования. В более ранних наших исследованиях с применением хроматографического метода [Черкасова, Федоров, 2001] также был проведен анализ содержания гормонов в гомогенатах ткани надпочечников белых беспородных мышей при хроническом облучении в малых дозах (20,0–22,6 сГр при мощности 400 мкГр/ч). Использованный режим облучения вызвал выраженный подъем уровня кортикостерона (с 44 ± 11 нг в контроле до 76 ± 13 нг, $p \leq 0,01$), обнаруженные изменения хорошо коррелируют с результатами морфометрического анализа: показано значительное увеличение толщины пучковой зоны КН за счет гипертрофии эпителиальных клеток и их ядер [Ермакова, 2008].

Учитывая влияние гормонов надпочечника на обменные процессы в организме, активацию пучковой зоны при хроническом облучении и при холодовом воздействии можно объяснить с позиции физиологического действия этих гормонов. Известно, что глюкокортикоиды запускают процессы глюконеогенеза и расщепления триглицеридов, это приводит к повышению уровня глюкозы и свободных жирных кислот в крови и обеспечивает организм энергетическими материалами [Барабой, 2006; Суханов, Карманова, 2014].

У животных, испытывающих влияние температуры –10 °С, наблюдается статистически значимое увеличение толщины коры, пучковой, а также сетчатой зон по сравнению с контролем (рис. 1 и 2). Известно, что сетчатая зона коры надпочечника продуцирует стероид-

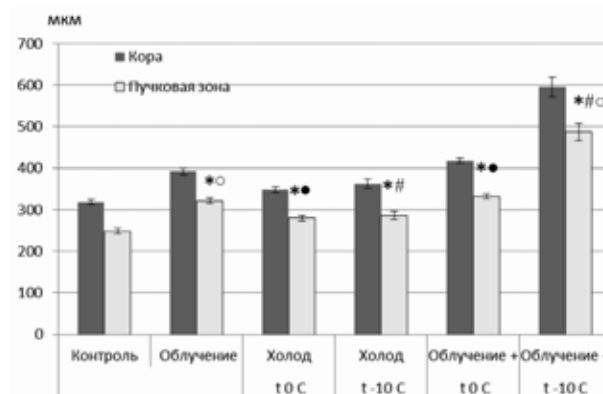


Рис. 1. Толщина коры надпочечника и пучковой зоны при воздействии хронического облучения и низких температур.

Условные обозначения:

* – здесь и на рис. 2 различия с контрольной группой статистически значимы при $p < 0,05$

● – различия статистически значимы при $p < 0,05$ между вариантами «холод 0°» и «облучение + холод 0°»

– различия статистически значимы при $p < 0,05$ между вариантами «холод 10°» и «облучение + холод 10°»

○ – различия статистически значимы при $p < 0,05$ между вариантами «облучение» и «облучение + холод 10°»

Fig. 1. The size of the adrenal cortex and fascicular zone when exposed to chronic irradiation and low temperatures.

Legend:

* – here and in Fig. 2 differences with the control group are statistically significant at $p < 0.05$

● – differences are significant at $p < 0.05$ between the options “cold 0°” and “irradiation + cold 0°”

– differences are significant at $p < 0.05$ between the options “cold 10°” and “irradiation + cold 10°”

○ – differences are significant at $p < 0.05$ between the options “irradiation” and “irradiation + cold 10°”

ные гормоны, основным из которых является дегидроэпиандростерон-сульфат (ДЭАС). Полагают, что назначение ДЭАС состоит в обеспечении оптимального течения адаптационного процесса, который обуславливает стрессоустойчивость организма и предотвращает развитие ряда стресс-индуцируемых патологий [Обут и др., 2006], увеличение размеров этой зоны свидетельствует о резервных возможностях органа.

В природных условиях северотаежной подзоны полевки не испытывают воздействия столь низких температур ($-10\text{ }^{\circ}\text{C}$) – под высоким снежным покровом, где они обитают в зимний период, температура не опускается ниже $0\text{ }^{\circ}\text{C}$, таким образом, $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ для них, в отличие от $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$, не является стрессовым фактором. Принято считать, что чем сильнее стрессовый фактор, тем активнее на него ответная реакция [Алябьев и др., 2014].

Фермент липофусцин, обнаруженный нами в секреторных клетках сетчатой зоны надпочечника после холодового воздействия $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$, указывает на развитие напряженного адаптивного ответа, что согласуется с данными, имеющимися в литературе, о прямой взаимосвязи выраженности липофусцина и силы стрессорного воздействия [Рыжавский, 1979; Алябьев и др., 2014].

Особого рассмотрения заслуживает эффект комбинированного действия хронического облучения и низких температур (0 и $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$). При воздействии облучения и последующего охлаждения до $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ наблюдается статистически значимое повышение морфофункциональной активности пучковой зоны по сравнению

с контролем (рис. 1). При охлаждении полевок после облучения до $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ помимо статистически значимого увеличения ширины пучковой и сетчатой зон надпочечника достигают более высоких значений и размеры ядер адренокортикоцитов пучковой зоны, что свидетельствует о нарастании морфофункциональной активности [Волков, 2014]. Из литературы известно, что к повышению размеров ядер в пучковой зоне приводят многие неблагоприятные воздействия, в том числе и низкие температуры [Бонашевская и др., 1984]. Кроме того, в клетках сетчатой зоны обнаруживались признаки вакуолизации цитоплазмы различной степени выраженности. Увеличение размеров пучковой и сетчатой зон коры надпочечника, а также ядер адренокортикоцитов пучковой зоны при комбинированном воздействии убедительно свидетельствует о напряженном функционировании железы по сравнению с контролем и с животными первого и второго вариантов эксперимента (раздельным влиянием хронического облучения и переохлаждения).

Таким образом, исследования показали, что при изолированном действии факторов хронического облучения и общего переохлаждения организма, а также в условиях комбинированного действия облучения и низких температур морфофункциональные изменения коры надпочечника возрастают пропорционально силе и длительности воздействия. Более ранние наши работы с дополнительными нагрузками [Ермакова, 1993] на полевках из природных популяций, испытывающих хроническое облучение в малых дозах в течение многих поколений (в отличие от экспериментальных исследований на потомках этих животных, облученных в лабораторных условиях и представленных в данной работе), показывают, что дополнительное воздействие холодом вызывает понижение резервных возможностей надпочечника по сравнению с таковыми у животных с чистых территорий. Очевидно, что ИИ, как и любое воздействие, имеет определенный дозозависимый эффект. Величина и продолжительность воздействия может приводить к активации и увеличению сопротивления к данному фактору или к снижению устойчивости организма не только к этому фактору, но и к любому другому (как у полевок из природных популяций при дополнительном переохлаждении).

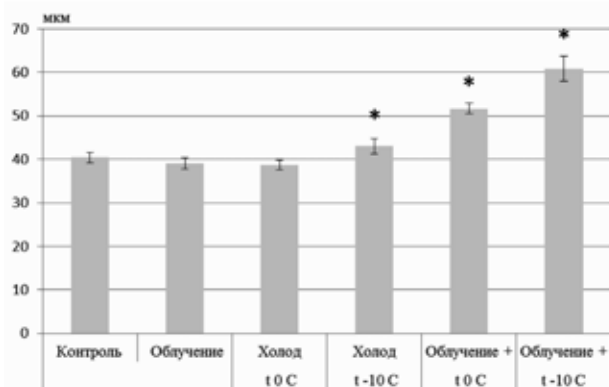


Рис. 2. Толщина сетчатой зоны коры надпочечника при воздействии хронического облучения и низких температур

Fig. 2. The size of the mesh area of the adrenal cortex when exposed to chronic irradiation and low temperatures

Заключение

Наблюдаемые гистологические проявления функциональной активности свидетельствуют о том, что кора надпочечника полевок чувстви-

тельна к действию хронического γ -излучения в дозах 5,2–7,3 сГр, а также низких температур 0 и -10°C . У зверьков, испытывающих комбинированное действие хронического облучения и низкой температуры (-10°C), морфометрические показатели коры надпочечника максимальны. Описанная морфологическая картина состояния коры надпочечника свидетельствует об эффекте синергизма при действии хронического облучения в условиях эксперимента и дополнительного холодого воздействия. Можно предположить значимость синергического взаимодействия переохлаждения организма в усилении последствий хронического облучения. Это еще раз подтверждает тот факт, что хроническое облучение в диапазоне низких доз способно модифицировать клеточные и тканевые процессы, что в конечном итоге может привести к нарушению многих жизненно важных функций организма.

Важность адаптивных перестроек, комплекса структурных изменений различных систем организма, его адекватное функционирование и выживание при хроническом действии стрессующих факторов определяет приоритетное направление подобных исследований [Аклеев, 2019; Когарко и др., 2021].

Работа является частью комплексного исследования, проводимого в отделе радиэкологии Института биологии Коми НЦ УрО РАН, выполнена в рамках государственного задания по теме «Механизмы биогенной миграции радионуклидов и закономерности возникновения отдаленных последствий, индуцированных у растений и животных в условиях хронического радиационного и химического воздействия» (регистрационный номер АААА-А18-118011190102-7).

Литература

Автаңдилов Г. Г. Медицинская морфометрия. М.: Медицина, 1990. 382 с.

Аклеев А. А. Иммунный статус у лиц, подвергшихся хроническому радиационному воздействию, в период реализации отдаленных последствий: Автореф. дис. ... докт. мед. наук. Челябинск, 2019. 46 с.

Алябьев Ф. В., Арбыкин Ю. А., Серебров Т. В., Яушев Т. Р., Вогнерубов Р. Н., Мельникова С. Ю., Воронков С. В., Логвинов С. В. Морфофункциональные изменения внутренних органов и некоторых биохимических показателей в динамике общего переохлаждения организма // Сибирский мед. журн. 2014. Т. 29, № 2. С. 71–74.

Барабой В. А. Стресс: природа, биологическая роль, механизмы, исходы. Киев, 2006. 424 с.

Баранова Т. Ю. Функциональная морфология гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы при остром инфаркте миокарда: Автореф. дис. ... канд. мед. наук. М., 2008. 22 с.

Бонашевская Т. Н., Беляева Н. Н., Кумпан Н. Б., Панасюк Л. В. Морфофункциональные исследования в гигиене. М.: Медицина, 1984. 160 с.

Бурлакова Е. Б., Голощапов Н. В., Жижина Г. П., Конрадов А. А. Новые аспекты закономерностей действия низкоинтенсивного облучения в малых дозах // Радиационная биология. Радиоэкология. 1999. Т. 39, № 1. С. 26–34.

Бычковская И. Б., Степанов Р. П., Федорцева Р. Ф. Особые долговременные изменения клеток при воздействии радиации в малых дозах // Радиационная биология. Радиоэкология. 2002. Т. 42, № 1. С. 20–35.

Волков В. П. Новый подход к оценке морфофункционального состояния эндокринных желез // Universum: медицина и фармакология: электрон. научн. журн. 2014. No. 9 (10). URL: <https://7universum.com/ru/med/archive/item/1589> (дата обращения: 01.03.2021).

Евсеева Т. И., Гераськин С. А., Вахрушева О. М. Оценка вклада факторов радиационной и химической природы в формирование биологических эффектов в популяции горошка мышиноного с территории складирования отходов радиевого производства (пос. Водный, Республика Коми) // Радиационная биология. Радиоэкология. 2014. Т. 54, № 1. С. 85–96.

Ермакова О. В. Структурно-функциональные показатели щитовидной железы и надпочечников полевок-экономок с радиоактивных территорий при дополнительном холодом воздействии // Радиэкологические исследования в 30-километровой зоне аварии на Чернобыльской АЭС. Тр. Коми НЦ УрО РАН. № 127. Сыктывкар, 1993. С. 20–26.

Ермакова О. В. Структурные перестройки периферических эндокринных желез мышевидных грызунов в условиях хронического облучения в малых дозах: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2008. 45 с.

Зольникова И. Ф. Структурно-функциональная оценка адаптации щитовидной железы и надпочечников ондатры в естественных условиях Байкальского региона и при антропогенном воздействии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Благовещенск, 2021. 23 с.

Ивантер Э. В. Очерки популяционной экологии мелких млекопитающих на северной периферии ареала. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2018. 770 с.

Каргина М. В. Морфометрические показатели функционального состояния надпочечников белых крыс и их изменение в условиях кадмиевой интоксикации при естественном и измененном фоторежиме: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань, 2013. 24 с.

Когарко И. Н., Аклеев А. В., Петушкова В. В., Нейфах Е. А., Когарко Б. С., Ктиторова О. В., Ганеев И. И. К вопросу о формировании адаптивного ответа под действием природного и профессионального факторов хронического облучения. Обзор литературы // Радиация и риск (Бюллетень национального радиационно-эпидемиологического регистра). 2021. Т. 30, № 3. С. 134–148. doi: 10.21870/0131-3878-2021-30-3-134-148

Ленчер О. С. Состояние гормональных и морфологических показателей активности надпочечников при холодной адаптации // Научное обозрение. Биологические науки. 2016. № 5. С. 5–11.

Маслов В. И., Маслова К. И., Груздев В. И. Изменение интенсивности размножения полевок-экономок под влиянием радиоэкологических и других природных факторов // Миграция и биологическое действие естественных радионуклидов в условиях северных биогеоценозов. Сыктывкар, 1980. С. 91–100. (Тр. Коми фил. АН СССР, № 46).

Обут Т. А., Овсякова М. В., Черкасова О. П. Пролонгированный лимитирующий стресс-реактивность эффект дегидроэпиандростеронсульфата // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. 2006. Т. 141, № 5. С. 507–510.

Петин В. Г., Жураковская Г. П., Пантюхина А. Г., Рассохина А. В. Малые дозы и проблемы синергетического взаимодействия факторов окружающей среды // Радиационная биология. Радиозология. 1999. Т. 39, № 1. С. 113–126.

Петин В. Г., Жураковская Г. П., Комарова Л. Н. Радиобиологические основы синергических взаимодействий в биосфере. М.: ГЕОС, 2012. 219 с.

Рыжавский Б. Я. Изменения коры надпочечников в процессе старения и некоторые способы воздействия на нее: Автореф. дис. ... докт. мед. наук. Новосибирск, 1979. С. 30–31.

Солодкова О. А. Морфофункциональная характеристика надпочечников крыс при холодном стрессе на фоне приема экстракта и гидролизата из кукумарии японской: Автореф. дис. ... канд. мед. наук. Владивосток, 2008. 22 с.

Структурные основы адаптации и компенсации нарушенных функций: Руководство АН СССР, АМН СССР / Ред. Д. С. Саркисова. М.: Медицина, 1987. 445 с.

Суханов С. Г., Карманова Л. В. Морфо-физиологические особенности эндокринной системы у жителей арктических регионов Европейского Севера России. Архангельск: Изд-во САФУ, 2014. 107 с.

Тяжелые естественные радионуклиды в биосфере: миграция и биологическое действие на популяцию и биогеоценозы / Ред. Р. М. Алексахина. М.: Наука, 1990. 368 с.

Черкасова О. П., Федоров В. И. Одновременное исследование содержания кортикостерона и 11-дегидрокортикостерона в надпочечниках и плазме крови при остром стрессе // Пробл. эндокринологии. 2001. Т. 47, № 1. С. 37–39. doi: 10.14341/probl11315

Чернявский Ф. Б., Ткачев А. В. Популяционные циклы леммингов в Арктике: экологические и эндокринные аспекты. М.: Наука, 1982. 164 с.

Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологии индикаторов в экологии наземных позвоночных // Труды Института экологии растений и животных / АН СССР. Уральский филиал. 1968. Вып. 58. 386 с.

Шмурун Р. И. Функциональное состояние надпочечников человека по данным морфологического анализа и некоторые замечания к методике их исследования // Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии. 1975. Т. 69, № 9. С. 84–91.

Djordjevic J., Djordjevic A., Adzic M., Radojicic M. B. Effects of chronic social isolation on Wistar rat behavior and brain plasticity markers // Neuropsychobiology. 2012. No. 66. P. 112–119. doi: 10.1159/000338605

Liang H., Wang H. B., Liu H. Z., Wen X. J., Zhou Q. L., Yang Ch. X. The effect of combined treatment with sevoflurane and cisplatin on growth and invasion of human adenocarcinoma cell line A549 // Biomed. Pharmacother. 2013. Vol. 67. P. 503–509. doi: 10.1016/j.biopha.2013.03.005

Taulavuori K., Prasad M. N. V., Taulavuori E., Laine K. Metal stress consequences on frost hardiness of plants at northern high latitudes: a review and hypothesis // Environ. Pollution. 2005. Vol. 135. P. 209–220. doi: 10.1016/j.envpol.2004.11.006

Поступила в редакцию 10.03.2021

References

Avtandilov G. G. Meditsinskaya morfometriya [Medical morphometry]. Moscow: Meditsina, 1990. 382 p.

Akleev A. A. Immunnyi status u lits, podvergshikh-sya khronicheskomu radiatsionnomu vozdeistviyu, v period realizatsii otdalennykh posledstviy [Immune status in persons exposed to chronic radiation exposure during the implementation of long-term consequences]: DSc (Dr. of Biol.) thesis. Chelyabinsk, 2019. 46 p.

Alyab'ev F. V., Arbykin Yu. A., Serebrov T. V., Yaushev T. R., Vognerubov R. N., Mel'nikova S. Yu., Voronkov S. V., Logvinov S. V. Morfofunktsional'nye izmeneniya vnutrennikh organov i nekotorykh biokhimicheskikh pokazatelei v dinamike obshchego pereokhlazhdeniya organizma [Morphological and functional changes in internal organs and some biochemical parameters in the dynamics of general hypothermia]. *Sibirskii med. zhurn.* [Siberian Med. J.]. 2014. Vol. 29, no. 2. P. 71–74.

Baraboi V. A. Stress: priroda, biologicheskaya rol', mekhanizmy, iskhody [Stress: nature, biological role, mechanisms, and outcomes]. Kiev, 2006. 424 p.

Baranova T. Yu. Funktsional'naya morfologiya gipotalamo-gipofizarno-nadpochechnikovoi sistemy pri ostrom infarkte miokarda [Functional morphology of the hypothalamic-pituitary-adrenal system in acute myocardial infarction]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow, 2008. 22 p.

Bonashevskaya T. N., Belyaeva N. N., Kumpan N. B., Panasyuk L. V. Morfofunktsional'nye issledovaniya v gigiene [Morphofunctional research in hygiene]. Moscow: Meditsina, 1984. 160 p.

Burlakova E. B., Goloshchapov N. V., Zhizhina G. P., Konradov A. A. Novye aspekty zakonomernostei deistviya nizkointensivnogo oblucheniya v malykh dozakh [New aspects of low-intensity irradiation patterns]. *Radi-*

atsionnaya biol. Radioekol. [Radiation Biol. Radioecol.]. 1999. Vol. 39, no. 1. P. 26–34.

Bychkovskaya I. B., Stepanov R. P., Fedortseva R. F. Osobyte dolgovremennye izmeneniya kletok pri vozdeistvii radiatsii v malykh dozakh [Special long-term changes in cells when exposed to low dose irradiation]. *Radiatsionnaya biol. Radioekol.* [Radiation Biol. Radioecol.]. 2002. Vol. 42, no. 1. P. 20–35.

Cherkasova O. P., Fedorov V. I. Odnovremennoe issledovanie sodержaniya kortikosterona i 11-degidrokortikosterona v nadpochechnikakh i plazme krovi pri ostrom stresse [Simultaneous study of the content of corticosterone and 11-dehydrocorticosterone in the adrenal glands and blood plasma in acute stress]. *Probl. endokrinologii* [Probl. Endocrinology]. 2001. Vol. 47, no. 1. P. 37–39.

Chernyavskii F. B., Tkachev A. V. Populyatsionnye tsikly lemmingov v Arktike: ekologicheskie i endokrinnye aspekty [Population cycles of lemmings in the Arctic: ecological and endocrine aspects]. Moscow: Nauka, 1982. 164 p.

Evseeva T. I., Geras'kin S. A., Vakhrusheva O. M. Otsenka vklada faktorov radiatsionnoi i khimicheskoi prirody v formirovanie biologicheskikh effektov v populyatsii goroshka myshinogo s territorii skladirovaniya otkhodov radiyevogo proizvodstva (pos. Vodnyi, Respublika Komi) [Assessment of the contribution of radiation and chemical factors to the formation of biological effects in the tufted vetch population from the territory of storage of radium production waste (Vodny village, Komi Republic)]. *Radiatsionnaya biol. Radioekol.* [Radiation Biol. Radioecol.]. 2014. Vol. 54, no. 1. P. 85–96.

Ermakova O. V. Strukturno-funktional'nye pokazateli shchitovidnoi zhelezy i nadpochechnikov polevok-ekonomok s radioaktivnykh territorii pri dopolnitel'nom kholodovom vozdeistvii [Structural and functional parameters of the thyroid gland and adrenal glands of root voles from radioactive territories under additional cold exposure]. *Radioekol. issled. v 30-kilometrovoy zone avarii na Chernobyl'skoi AES* [Radioecol. studies in the 30-km zone of the accident at the Chernobyl nuclear power plant]. *Tr. Komi NTs UrO RAN*, No. 127. Syktyvkar, 1993. P. 20–26.

Ermakova O. V. Strukturnye perestroiki perifericheskikh endokrinnykh zhelez myshevidnykh gryzunov v usloviyakh khronicheskogo oblucheniya v malykh dozakh [Structural rearrangements of the peripheral endocrine glands of small rodents under chronic low-dose irradiation]: DSc (Dr. of Biol.) thesis. Moscow, 2008. 45 p.

Ivanter E. V. Ocherki populyatsionnoi ekologii melkikh mlekopitayushchikh na severnoi periferii areala [Essays on the population ecology of small mammals in the northern periphery of the range]. Moscow: KMK, 2018. 770 p.

Kargina M. V. Morfometricheskie pokazateli funkcional'nogo sostoyaniya nadpochechnikov belykh krysov i ikh izmenenie v usloviyakh kadmievoi intoksikatsii pri estestvennom i izmenennom fotorezhime [Morphometric indicators of the functional state of the adrenal glands of white rats and their change under conditions of cadmium intoxication with natural and altered photoregime]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Astrakhan, 2013. 24 p.

Kogarko I. N., Akleev A. V., Petushkova V. V., Neifakh E. A., Kogarko B. S., Ktitorova O. V., Ganeev I. I.

K voprosu o formirovanii adaptivnogo otveta pod deistviem prirodnogo i professional'nogo faktorov khronicheskogo oblucheniya. Obzor literatury [On the formation of an adaptive response under the influence of natural and occupational factors of chronic exposure. A literature review]. *Radiatsiya i risk (Byull. nats. radiatsionno-epidemiol. registra)* [Radiation and Risk (Bull. National Radiation Epidemiol. Register)]. 2021. Vol. 30, no. 3. P. 134–148. doi: 10.21870/0131-3878-2021-30-3-134-148

Lencher O. S. Sostoyanie gormonal'nykh i morfologicheskikh pokazatelei aktivnosti nadpochechnikov pri kholodovoi adaptatsii [The state of hormonal and morphological indicators of the activity of the adrenal glands during cold adaptation]. *Nauch. obozrenie. Biol. nauki* [Scientific Review. Biol. Sci.]. 2016. No. 5. P. 5–11.

Maslov V. I., Maslova K. I., Gruzdev V. I. Izmenenie intensivnosti razmnozheniya polevok-ekonomok pod vliyaniem radioekologicheskikh i drugikh prirodnnykh faktorov [Changes in the breeding intensity of root voles under the influence of radioecological and other natural factors]. *Migratsiya i biol. deistvie estestv. radionuklidov v usloviyakh severnykh biogeotsenozov* [Migration and biol. action of natural radionuclides in the conditions of northern biogeocenoses]. *Tr. Komi fil. AN SSSR, № 46* [Proceed. Komi Br. AS of the USSR, no. 46]. Syktyvkar, 1980. P. 91–100.

Obut T. A., Ovsyukova M. V., Cherkasova O. P. Prolongirovannyi limitiruyushchii stress-reaktivnost' effekt degidroepiandrosteronsul'fata [Prolonged stress-reactivity-limiting effect of dehydroepiandrosterone sulfate]. *Byull. eksperimental'noi biol. i meditsiny* [Bull. Experimental Biol. and Medicine]. 2006. Vol. 141, no. 5. P. 507–510.

Petin V. G., Zhurakovskaya G. P., Pantyukhina A. G., Rassokhina A. V. Malye dozy i problemy sinergeticheskogo vzaimodeistviya faktorov okruzhayushchei sredy [Low doses and problems of synergistic interaction of environmental factors]. *Radiatsionnaya biol. Radioekol.* [Radiation Biol. Radioecol.]. 1999. Vol. 39, no. 1. P. 113–126.

Petin V. G., Zhurakovskaya G. P., Komarova L. N. Radiobiologicheskie osnovy sinergeticheskikh vzaimodeistvii v biosfere [Radiobiological bases of synergistic interactions in the biosphere]. Moscow: GEOS, 2012. 219 p.

Ryzhavskii B. Ya. Izmeneniya kory nadpochechnikov v protsesse stareniya i nekotorye sposoby vozdeistviya na nee [Changes in the adrenal cortex during aging and some ways of affecting it]: DSc (Dr. of Med.) thesis. Novosibirsk, 1979. P. 30–31.

Solodkova O. A. Morfofunktsional'naya kharakteristika nadpochechnikov krysov pri kholodovom stresse na fone priema ekstrakta i gidrolizata iz kukumarii yaponskoi [Morphofunctional characteristics of the adrenal glands of rats under cold stress while receiving an extract and hydrolyzate from Japanese cucumaria]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Vladivostok, 2008. 22 p.

Strukturnye osnovy adaptatsii i kompensatsii narushennykh funktsii: Rukovodstvo AN SSSR, AMN SSSR [Structural foundations of adaptation and compensation of impaired functions: Guide of the USSR Academy of Sciences, USSR Academy of Medical Sciences]. Ed. D. S. Sarkisova. Moscow: Meditsina, 1987. 445 p.

Sukhanov S. G., Karmanova L. V. Morfo-fiziologicheskie osobennosti endokrinnoi sistemy u zhitel'ei arkticheskikh regionov Evropeiskogo Severa Rossii [Morpho-physiological features of the endocrine system in residents of the Arctic regions of the European North of Russia]. Arkhangel'sk: SAFU, 2014. 107 p.

Tyazhelye estestvennye radionuklidy v biosfere: migratsiya i biologicheskoe deystvie na populyatsii i biogeotsenozy [Heavy natural radionuclides in the biosphere: migration and biological effect on populations and biogeocenoses]. Ed. R. M. Aleksakhina. Moscow: Nauka, 1990. 368 p.

Shmurun R. I. Funktsional'noe sostoyanie nadpocheknikov cheloveka po dannym morfologicheskogo analiza i nekotorye zamechaniya k metodike ikh issledovaniya [The functional state of the human adrenal glands according to the data of morphological analysis and some comments on the method of their study]. *Arkh. anatomii, gistologii i embriologii* [Arch. Anatomy, Histology and Embryology]. 1975. Vol. 69, no. 9. P. 84–91.

Shvarts S. S., Smirnov V. S., Dobrinskii L. N. Metod morfofiziologii indikatorov v ekologii nazemnykh pozvonochnykh [Method of morphophysiology of indicators in the ecology of terrestrial vertebrates]. *Trudy Inst. ekol. rast. i zhivotnykh*. AN SSSR. Ural'skii fil. [Proceed. Inst. Ecol. Plants Animals. AS of the USSR. Ural Br.]. 1968. Iss. 58. 386 p.

Volkov V. P. Novyi podkhod k otsenke morfofunktsional'nogo sostoyaniya endokrinnykh zhelez [A new approach to assessing the morphofunctional

state of the endocrine glands]: *Elektron. nauchn. zhurn Universum: Meditsina i farmakologiya* [E-journal Universum: medicine and pharmacology]. 2014. No. 9(10). URL: <https://7universum.com/ru/med/archive/item/1589> (accessed: 01.03.2021).

Zol'nikova I. F. Strukturno-funktsional'naya otsenka adaptatsii shchitovidnoi zhelezy i nadpocheknikov ondatry v estestvennykh usloviyakh Baikalskogo regiona i pri antropogennom vozdeystvii [Structural and functional assessment of the adaptation of the thyroid gland and adrenal glands of the muskrat in the natural conditions of the Baikal region and under man-induced impact]: Summary of PhD (Cand. of Biol.). Blagoveshchensk, 2021. 23 p.

Djordjevic J., Djordjevic A., Adzic M., Radojic M. B. Effects of chronic social isolation on Wistar rat behavior and brain plasticity markers. *Neuropsychobiology*. 2012. No. 66. P. 112–119. doi: 10.1159/000338605

Liang H., Wang H. B., Liu H. Z., Wen X. J., Zhou Q. L., Yang Ch. X. The effect of combined treatment with sevoflurane and cisplatin on growth and invasion of human adenocarcinoma cell line A549. *Biomed. Pharmacother*. 2013. Vol. 67. P. 503–509. doi: 10.1016/j.biopha.2013.03.005

Taulavuori K., Prasad M. N. V., Taulavuori E., Laine K. Metal stress consequences on frost hardiness of plants at northern high latitudes: a review and hypothesis. *Environ. Pollution*. 2005. Vol. 135. P. 209–220. doi: 10.1016/j.envpol.2004.11.006

Received March 10, 2021

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Ермакова Ольга Владимировна

ведущий научный сотрудник, д. б. н.
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Коми научный центр УрО РАН»
ул. Коммунистическая, 28, ГСП-2, Сыктывкар,
Республика Коми, Россия, 167982
эл. почта: ermakova@ib.komisc.ru
тел.: (8212) 312875

CONTRIBUTOR:

Ermakova, Olga

Institute of Biology, Komi Scientific Centre,
Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
28 Kommunisticheskaya St., 167982 Syktyvkar, Russia
e-mail: ermakova@ib.komisc.ru
tel.: (8212) 312875

УДК 597.556.253:591.133.2:591.524 (268.46)

УЧАСТИЕ КИСЛЫХ ГИДРОЛАЗ В АДАПТАЦИЯХ МОЛОДИ ТРЕХИГЛОЙ КОЛЮШКИ *GASTEROSTEUS ACULEATUS* L. БЕЛОГО МОРЯ

Р. У. Высоцкая¹, Е. А. Буэй¹, М. Ю. Крупнова¹, Н. Н. Немова¹,
Д. Л. Лайус²

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

² Санкт-Петербургский государственный университет, Россия

Исследована активность лизосомальных ферментов у молоди трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L. из трех биотопов Кандалакшского залива Белого моря (губа Сельдяная, лагуна Колюшковая, пролив Сухая Салма), различающихся температурным режимом, соленостью, интенсивностью водообмена, плотностью водной растительности и другими параметрами. Мальков для исследований отлавливали дважды за летний период: в конце июля и в августе. В пробах определяли активность шести кислых гидролаз (кислой фосфатазы, РНКазы, ДНКазы, β-глюкуронидазы, катепсина В и катепсина D). Выявлены некоторые различия в активности изученных ферментов в тканях развивающейся молоди колюшки из разных биотопов и в зависимости от времени отбора проб. Активность кислой фосфатазы у мальков из всех акваторий практически не зависела от срока отбора проб. При этом достоверно более высоким был ее уровень в пробах из Колюшковой лагуны, отобранных в августе. Активность РНКазы наиболее высокой была у мальков из всех трех биотопов, отловленных в августе, по сравнению с мальками, отобранными в июле, что косвенно свидетельствует об интенсивно происходящих процессах биосинтеза у растущей молоди рыб в этот период. Заметное повышение активности ДНКазы в группе мальков из Сухой Салмы, отловленных в августе, позволяет предположить у них включение более долгосрочных механизмов адаптивных перестроек метаболизма, затрагивающих геном. Судя по размерно-массовым характеристикам, эта группа представлена мальками более поздней генерации по сравнению с группами из других биотопов и у них недавно завершены морфогенетические преобразования, связанные с переходом на мальковый период развития, в которых участвуют ферменты лизосом. У мальков из лагуны Колюшковая, по сравнению с мальками из других биотопов, обнаружена сравнительно более высокая активность β-глюкуронидазы и катепсина В. Оба эти фермента участвуют в процессах синтеза компонентов, регулирующих метаболизм. Можно полагать, что основной фактор, вызывающий необходимость корректировки метаболизма у молоди рыб к августу в лагуне Колюшковая, – обеднение разнообразия и численности пищевых компонентов в этом биотопе. Таким образом, показано активное участие лизосомальных гидролаз в адаптивных перестройках обмена веществ молоди колюшки под влиянием абиотических (температура, соленость, приливно-отливные циклы) и биотических (характер питания) факторов среды.

Ключевые слова: колюшка *Gasterosteus aculeatus* L.; лизосомальные ферменты; раннее развитие; условия среды; Белое море.

R. U. Vysotskaya, E. A. Buoy, M. Yu. Krupnova, N. N. Nemova, D. L. Lajus. PARTICIPATION OF ACID HYDROLASES IN ADAPTATIONS OF JUVENILE THREESPINE STICKLEBACKS *GASTEROSTEUS ACULEATUS* L. IN THE WHITE SEA

We studied the activity of lysosomal enzymes in juveniles of the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. from three habitats in the Gulf of Kandalaksha, White Sea (Seldyanaya Inlet, Kolyushkovaya Lagoon, Sukhaya Salma Strait), differing in temperature conditions, salinity, water exchange rate, density of aquatic vegetation, and other parameters. Fry for the study were captured twice during the summer period: in the end of July and in August. The samples were analyzed for the activity of six acid hydrolases (acid phosphatase, RNase, DNase, β -glucuronidase, cathepsin B, and cathepsin D). Some differences were revealed in the activity of the studied enzymes in tissues of stickleback fry from different habitats and depending on the time of sampling. The acid phosphatase activity in fry from all water areas was almost independent of the sampling time. Yet, its level was significantly higher in the samples taken from Kolyushkovaya Lagoon in August. The RNase activity in fry from all the three habitats was higher in August samples compared to July, which indirectly indicates the intensive biosynthesis processes in growing juveniles during this period. A noticeable increase in DNase activity in the group of juveniles from Sukhaya Salma captured in August suggests that they employed longer-term mechanisms of adaptive metabolic rearrangements that affect the genome. Judging by the size and weight characteristics, this group was represented by fry of a later generation than in the other localities, and they have recently completed the morphogenetic transformations associated with the transition to the juvenile period of development, in which lysosomal enzymes are involved. Compared to fish from other habitats, juveniles from Kolyushkovaya Lagoon had a relatively higher activity of β -glucuronidase and cathepsin B. Both of these enzymes are involved in the synthesis of components that regulate metabolism. It can be assumed that the main factor for the juvenile fish in Kolyushkovaya Lagoon to adjust its metabolism by August is the diversity and abundance of food items in this habitat. Thus, the study has demonstrated that lysosomal hydrolases actively participate in the adaptive metabolic rearrangements of stickleback fry in response to abiotic (temperature, salinity, tidal cycles) and biotic (feeding patterns) environmental factors.

Keywords: stickleback *Gasterosteus aculeatus* L.; lysosomal enzymes; early development; environmental conditions; White Sea.

Введение

Колюшка трехиглая *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758 (Gasterosteidae) – обычный для бассейнов северной части Атлантического и Тихого океанов представитель ихтиофауны. Благодаря эвригалинности и высокой пластичности колюшка хорошо приспособилась к жизни в морских, солоноватых и пресных водоемах. В ихтиофауне Белого моря в настоящее время трехиглая колюшка является самым распространенным видом [Ivanova et al., 2016]. Промыслового значения сам по себе вид не имеет, однако, учитывая, что взрослые особи и молодь колюшки составляют существенную часть рациона многих хищных промысловых рыб и некоторых птиц [Bakhvalova et al., 2016], он занимает ключевое положение в экосистемах Белого моря [Лайус и др., 2020].

В ходе жизненного цикла колюшка трехиглая совершает значительные миграции из от-

крытого моря, где проводит основную часть жизни, в прибрежные районы со свойственными им абиотическими и биотическими условиями жизни, к изменению которых организм рыб вынужден постоянно приспосабливаться. Массовый заход колюшки в прибрежье на нерест происходит в мае–июне. Самые большие скопления колюшки во время нереста отмечены в Кандалакшском заливе Белого моря [Лайус и др., 2013]. Для устройства гнезд колюшка предпочитает места с густыми зарослями морской травы zostеры *Zostera marina*. Появляющиеся во второй половине июля личинки, а затем мальки держатся возле гнезда, здесь они находят защиту от хищников, в течение нескольких недель нагуливаются, быстро растут и в конце августа – начале сентября мигрируют из прибрежной части в открытое море [Bakhvalova et al., 2016]. Спектр питания молоди колюшки довольно широк, в рационе мальков отмечены многие планктонные и бентосные организмы [Демчук и др., 2019].

Все сказанное позволяет говорить о том, что трехиглая колюшка играет роль связующего звена между разными трофическими уровнями в экосистеме, а также является переносчиком вещества и энергии между разными районами моря.

Переход организма от одной стадии развития к другой, а также изменения условий в среде обитания обычно сопровождаются адаптивными преобразованиями на всех уровнях, в том числе перестройками метаболизма на внутриклеточном уровне. В адаптивных реакциях на воздействие различных эндогенных и экзогенных факторов значительная роль принадлежит ферментным системам лизосом [Высоцкая, Немова, 2008]. Сведений об участии лизосомальных гидролаз в адаптивных реакциях молоди колюшки в доступной нам литературе не обнаружено. Учитывая, что состояние популяции рыб во многом зависит от их выживаемости и формирования способности адаптироваться к изменению факторов среды на самых ранних этапах развития, в настоящей работе изучили участие ряда ос-

новных ферментов лизосом в этих адаптациях у молоди колюшки из разных биотопов Канда-лакшского залива Белого моря. Биотопы различались температурным режимом, соленостью, интенсивностью водообмена, плотностью водной растительности и другими параметрами.

Материалы и методы

В качестве объекта исследований использовали подростую после выклева молодь колюшки трехиглой *G. aculeatus*, отловленную на тех же станциях в Кандалакшском заливе Белого моря, где производили отбор взрослых особей, приходящих в эти места на нерест [Высоцкая и др., 2019]. Отлов мальков производили дважды за лето: 31.07.2017 г. и 18.08.2017 г., используя для этого равнокрылый мальковый невод или сачок, в прибрежной зоне с глубины 0,5–2,5 м [Демчук и др., 2017]. Географические координаты и некоторые характеристики мест нагула молоди в исследованных биотопах приведены ниже и в таблице 1.

Таблица 1. Характеристика мест отбора проб молоди трехиглой колюшки *G. aculeatus* в Кандалакшском заливе Белого моря

Table 1. Characteristics of the sampling places of the threespine stickleback juveniles *G. aculeatus* in the Gulf of Kandalaksha of the White Sea

Географические координаты Geographical coordinates	Дата отбора проб Date of sampling	Температура, °C Temperature, °C	Соленостный режим Salinity regime
Сельдяная губа Seldyanaya Inlet 66°33'80.66"N, 33°62'25.16"E	31.07.2017 18.08.2017	13 14	Распреснение почти отсутствует Almost no freshening
Колюшковая лагуна Kolyushkovaya Lagoon 66°31'32.62"N, 33°64'59.53"E	31.07.2017 18.08.2017	15 15	Слабое распреснение Weak freshening
Пролив Сухая Салма Sukhaya Salma Strait 66°31'16.96"N, 33°64'73.70"E	31.07.2017 18.08.2017	13 14	Среднее распреснение Average freshening

Губа Сельдяная представляет собой залив треугольной формы с широким входом и интенсивным водообменом. Мелководная вершина имеет пресноводный сток, максимальная глубина составляет 8 м. В губе ярко выражен приливно-отливный цикл, амплитуда сизигийных приливов достигает 2,5 м. В заливе очень густые заросли морской травы zostеры *Zostera marina* на большей части акватории, что делает данный биотоп наиболее предпочитаемым местом для нереста колюшки [Доргам и др., 2018]. В зарослях морской травы обитает появляюща-

яся в июле молодь, находя здесь благоприятные условия для откорма и защиту от хищников [Rybkina et al., 2017]. Соленость, как правило, составляет 18–20‰, небольшое распреснение может происходить за счет атмосферных осадков. Зоопланктон и бентос представлены типичными для прибрежной зоны Белого моря видами, такими как копеподы *Temora longicornis* и *Microsetella norvegica*, инфузории *Helicostomella*, моллюски *Hydrobia*, рачки *Amphipoda* и *Isopoda*, присутствуют также олигохеты, ортокладины и другие беспозвоночные [Demchuk et al., 2015].

Лагуна Колюшковая – полузамкнутая акватория, связанная с морем через мелководный пролив, который в теплое лето может пересыхать. Максимальная глубина составляет 4 м. Водообмен с морем слабый, амплитуда сизигийных приливов составляет всего 0,3 м. Акватория до половины представлена мелководьями. От других биотопов лагуна отличается высокой прогреваемостью и слабым распреснением, главным образом за счет атмосферных осадков [Демчук и др., 2018]. Дно илистое, местами очень топкое. Зостеры несколько меньше, чем в Сельдяной губе, много нитчатых водорослей. Эти условия также благоприятны как для нереста, так и для развития молоди колюшки. Из представителей зоопланктона часто преобладает веслоногий рачок *Acartia longiremis*. Другие виды редки и попадают в лагуну во время приливов. Сильное обеднение зоопланктона в Колюшковой лагуне отмечается к концу августа.

Пролив Сухая Салма – типичный для Кандакшского залива илисто-песчаный прибрежный биотоп с быстрым нарастанием глубины. Это открытая акватория с интенсивными приливно-отливными течениями, из-за чего вода в проливе прогревается слабее, чем в первых двух биотопах. На литорали дно каменистое, глубже – песчаное. Водная растительность в проливе представлена фукоидами на каменистой литорали и разреженными зарослями зостеры в мелководной части. Численность колюшки, приходящей на это нерестилище, а соответственно, и выклеывающейся молоди, в несколько раз меньше, чем в Сельдяной губе и лагуне Колюшковой. Так, в начале нереста численность производителей в Сельдяной губе составляла 101,4 экз./м², в лагуне Колюшковой – 44,4 экз./м², а в проливе Сухая

Салма – 4,3 экз./м² [Доргам и др., 2018]. Появляющаяся молодь в первых двух биотопах была также более многочисленной: в Сельдяной губе их число составляло 180 экз./м², в Колюшковой лагуне – 32 экз./м², в то время как в проливе Сухая Салма это были единичные экземпляры – 0,79 экз./м² [Демчук и др., 2019].

Соленость в Сухой Салме обычно составляет 19–20 ‰ и может изменяться в сторону снижения в отливы, сильное влияние на распреснение наряду с атмосферными осадками оказывает сток реки Кереть [Доргам и др., 2018]. Планктонные и бентосные организмы в прибрежной зоне пролива представлены теми же видами, которые отмечены в губе Сельдяной.

Отобранные для исследований пробы молоди колюшки сразу после вылова замораживали в жидком азоте, доставляли в лабораторию и хранили в морозильной камере при температуре –80 °С. На первом этапе аналитических работ пробы размораживали, измеряли общую длину тела мальков и их массу. Размерно-массовые характеристики исследованной молоди колюшки приведены в таблице 2.

Исследования выполнены с использованием научного оборудования Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Мальков для анализов брали целиком. Из навесок исследуемого материала готовили 10 % гомогенаты на 0,25 М растворе сахарозы, содержащем ЭДТА и 0,1 % неионного детергента тритона X-100, который разрушает мембраны внутриклеточных органелл и высвобождает заключенные в них ферменты (гомогенизатор Tyssue Lyser LT, Qiagen, Германия). Пробы подвергали центрифугированию при

Таблица 2. Размерно-массовые показатели молоди колюшки трехиглой *G. aculeatus* из разных биотопов Белого моря ($M \pm m$; $n = 10$)

Table 2. Demension-mass parameters of juvenile three-spined stickleback *G. aculeatus* from different biotopes of the White Sea ($M \pm m$; $n = 10$)

Место отбора проб Places of sampling	Дата отбора проб Date of sampling	Длина, мм Length, mm	Масса, мг Mass, mg
Сельдяная губа Seldyanaya Inlet	31.07.2017	16,50 ± 0,64	27,37 ± 1,76 °
	18.08.2017	20,88 ± 1,0 *	76,28 ± 3,70 *
Колюшковая лагуна Kolyushkovaya Lagoon	31.07.2017	17,93 ± 0,14	50,96 ± 3,18 °
	18.08.2017	20,0 ± 0,4 *	78,16 ± 3,67 *
Пролив Сухая Салма Sukhaya Salma Strait	31.07.2017	21,50 ± 1,43	70,01 ± 5,17 °
	18.08.2017	16,75 ± 0,63 *	37,43 ± 1,67 *

Примечание. * – Различия достоверны по времени отбора проб; ° – различия достоверны между мальками из разных биотопов в тот же период отбора проб; при $p \leq 0,05$.

Note. * – The differences are significant in terms of sampling time; ° – differences are significant between fry from different biotopes in the same sampling period; at $p \leq 0.05$.

10 000 g в течение 30 минут в центрифугах с охлаждением (центрифуга Allegra 64R, Beckman Coulter, США). В надосадочной жидкости определяли активность 6 лизосомальных ферментов (кислой фосфатазы, ДНКазы, РНКазы, β -глюкуронидазы, катепсина В, катепсина D) и содержание белка.

При определении активности кислой фосфатазы (КФ 3.1.3.2) в качестве субстрата использовали раствор β -глицерофосфата натрия на ацетатном буфере (рН 4,8) [Баррет, Хит, 1980]. Активность фермента выражали в микрограммах неорганического фосфора, образующегося в результате гидролиза, количество которого рассчитывали по реакции с хромогенным реактивом [Kaňovcová, Odavič, 1969]. Активность кислых нуклеаз – ДНКазы (КФ 3.1.4.6) и РНКазы (КФ 3.1.4.23) – определяли методами Покровского и Арчакова [1968] и Левицкого с соавторами [1973] соответственно. Субстратами служили растворы дезоксирибонуклеиновой кислоты (рН 5,0) и рибонуклеиновой кислоты (рН 5,2) в ацетатном буфере. Количество продуктов реакции гидролиза определяли спектрофотометрически при 260 нм (спектрофотометр СФ-2000, «ОКБ Спектр», Россия). Активность ферментов выражали в условных единицах ΔD_{260} . Активность β -глюкуронидазы (КФ 3.2.1.31) определяли методом, предложенным Барретом и Хитом [1980]. Субстратом был *пара*-нитрофенил- β , D-глюкуронид на цитратном буфере (рН 5,0). Активность глюкуронидазы выражали в микромолях *пара*-нитрофенола в единицу времени на мг белка. Активность кислых протеаз определяли модифицированными спектрофотометрическими методами: катепсина В (КФ 3.4.22.1) – по расщеплению 0,065 М раствора этилового эфира Na-бензоил-L-аргинина в ацетатном буфере (рН 5,0) [Matsuda, Misaka, 1974], катепсина D (КФ 3.4.23.5) – по гидролизу 1% бычьего гемоглобина в ацетатном буфере при рН 3,6 [Barrett, Heath, 1977]. Активность протеаз выражали в условных единицах изменения оптической плотности (ΔD) на мг белка: катепсина В – при 525 нм, катепсина D – при 280 нм. Содержание белка в пробах определяли методом Брэдфорда [Bradford, 1976], используя в качестве стандарта бычий сывороточный альбумин.

Полученные данные обработаны методами вариационной статистики и представлены в работе в виде средних значений и их ошибок. Сравнение биохимических показателей в группах исследованной молоди рыб проводили с применением непараметрического

критерия U Вилкоксона – Манна – Уитни [Гублер, Генкин, 1969]. Различия считали достоверными при уровне значимости $p \leq 0,05$.

Результаты

Проведенные исследования выявили определенные (в большинстве случаев небольшие) различия в активности лизосомальных гидролаз в тканях развивающейся молоди колюшки из разных биотопов и в зависимости от времени отбора проб. Так, активность кислой фосфатазы (фермента – маркера лизосом) у молоди колюшки из всех трех акваторий мало зависела от сроков сбора проб. При этом уровень активности этого фермента у мальков из Колюшковой лагуны, отловленных в августе, был достоверно ($p \leq 0,05$) более высоким по сравнению с аналогичными особями из Сельдяной губы (рис. 1).

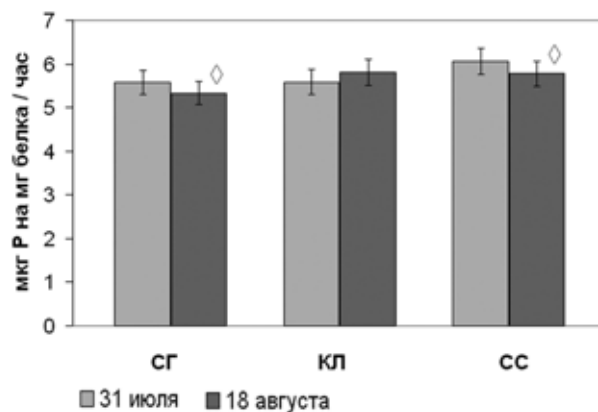


Рис. 1. Активность кислой фосфатазы в ходе раннего развития молоди трехиглой колюшки из разных биотопов Кандалакшского залива Белого моря.

Здесь и далее: (n = 5–7); СГ – Сельдяная губа, КЛ – Колюшковая лагуна, СС – пролив Сухая Салма; * – различия достоверны между группами, взятыми на анализ в разное время; ◇ – различия достоверны по сравнению с мальками из Колюшковой лагуны ($p \leq 0,05$)

Fig. 1. The activity of acid phosphatase during the early development of juvenile sticklebacks from different biotopes in the Gulf of Kandalaksha, the White Sea.

Hereinafter: (n = 5–7); СГ – Seldyanaya inlet, КЛ – Kolyushkovaya lagoon, СС – Sukhaya Salma strait; * – differences are significant between groups differing in time of sampling; ◇ – differences are significant in comparison with juveniles from Kolyushkovaya lagoon

Показательными являются данные по изменению активности РНКазы в тканях молоди колюшки. У мальков, отловленных во всех трех нерестилищах в августе, выявлена заметно более высокая активность РНКазы по сравнению с таковыми, отловленными

в июле. Показаны достоверно ($p \leq 0,05$) более высокие значения активности этого фермента у рыб из биотопа с самыми благоприятными условиями для нереста, роста и развития колюшки – Сельдяной губы (рис. 2).

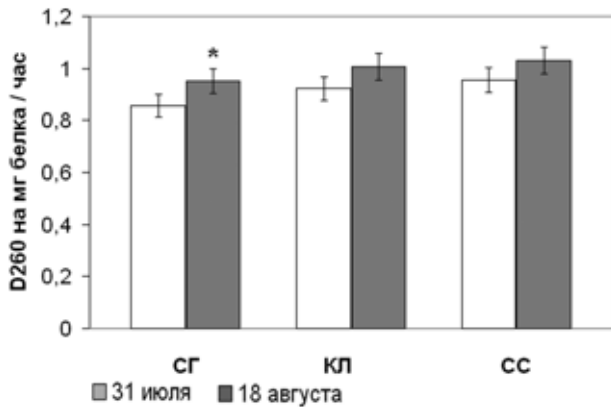


Рис. 2. Активность РНКазы в ходе раннего развития молоди трехиглой колюшки из разных биотопов Кандалакшского залива Белого моря

Fig. 2. The activity of RNase during the early development of juvenile sticklebacks from different biotopes in the Gulf of Kandalaksha, the White Sea

Следует отметить, что изменения в активности ДНКазы в тканях мальков из сравниваемых групп были более заметными и разнонаправленными. Активность этой нуклеазы у молоди из пролива Сухая Салма, отловленной в августе, была намного выше ($p \leq 0,05$), чем у рыб, отловленных в июле (рис. 3).

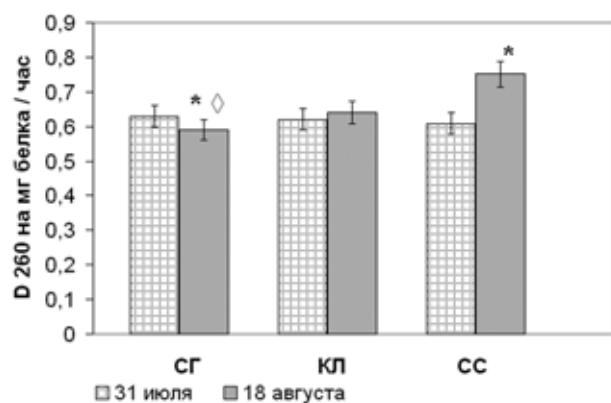


Рис. 3. Активность ДНКазы в ходе раннего развития молоди трехиглой колюшки из разных биотопов Кандалакшского залива Белого моря

Fig. 3. The activity of DNase during the early development of juvenile sticklebacks from different biotopes in the Gulf of Kandalaksha, the White Sea

При сопоставлении данных по уровню активности β -глюкуронидазы у молоди колюшки из разных биотопов Кандалакшского залива было показано, что сравнительно более высокие значения активности этой лизосомальной гидролазы характерны для мальков из лагуны Колюшковая (рис. 4).

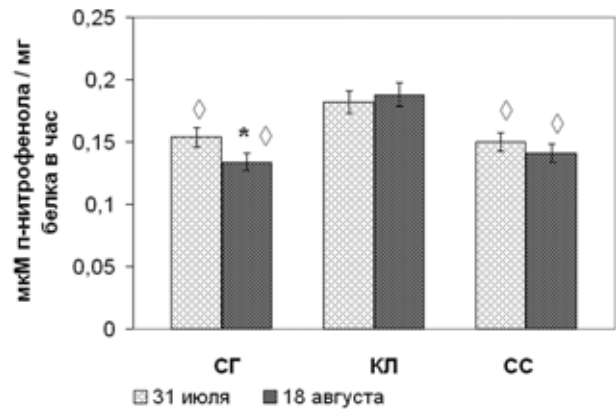


Рис. 4. Активность β -глюкуронидазы в ходе раннего развития молоди трехиглой колюшки из разных биотопов Кандалакшского залива Белого моря

Fig. 4. The activity of β -glucuronidase during the early development of juvenile sticklebacks from different biotopes in the Gulf of Kandalaksha, the White Sea

Еще более ярко эти различия между мальками из разных биотопов Кандалакшского залива проявляются по уровню активности лизосомальной цистеинзависимой протеиназы – катепсина В (рис. 5). В то же время активность

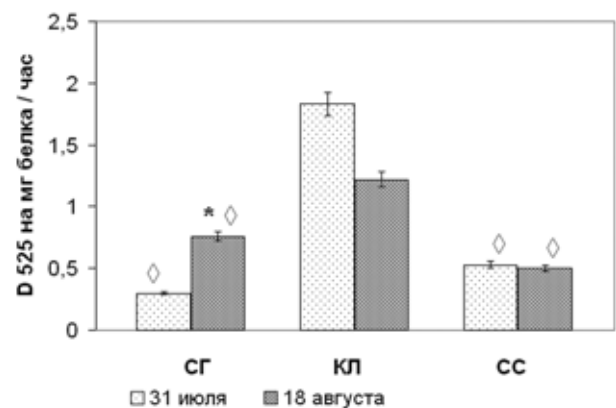


Рис. 5. Активность катепсина В в ходе раннего развития молоди трехиглой колюшки из разных биотопов Кандалакшского залива Белого моря

Fig. 5. The activity of cathepsin B during the early development of juvenile sticklebacks from different biotopes in the Gulf of Kandalaksha, the White Sea

другого протеолитического (аспартатного типа) фермента лизосом – катепсина D – у молоди колюшки из разных биотопов различалась не столь значительно (рис. 6).

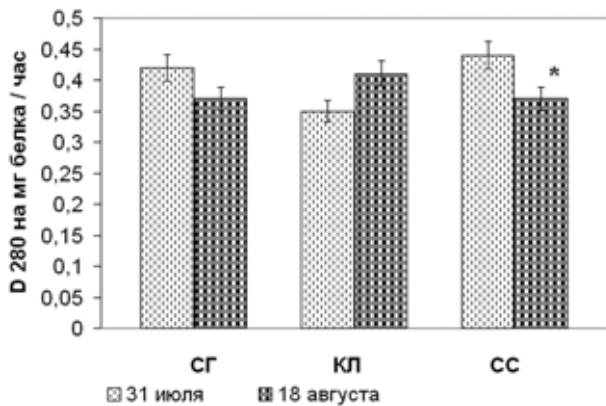


Рис. 6. Активность катепсина D в ходе раннего развития молоди трехиглой колюшки из разных биотопов Кандалакшского залива Белого моря

Fig. 6. The activity of cathepsin D during the early development of juvenile sticklebacks from different biotopes in the Gulf of Kandalaksha, the White Sea

Обращает на себя внимание тот факт, что активность практически всех изученных лизосомальных гидролаз (за исключением β-глюкуронидазы) у молоди из Колюшковой лагуны, отловленной в августе, была выше, чем у мальков, отловленных месяцем ранее (в июле).

Обсуждение

При исследовании биохимических адаптаций у рыб в раннем онтогенезе установлена важная роль лизосомальных ферментов в превращениях, которые претерпевает эмбрион после выклева из икринки [Высоцкая, Немова, 2008]. После вылупления зародышей рыб из яичевых оболочек в процессе их дальнейшего развития наряду с прогрессивным развитием одних органов происходит редукция других. На этих этапах отмечается повышенная активность катепсина D, кислой фосфатазы и нуклеаз. Эти ферменты участвуют в процессах деградации (во вторичных лизосомах) клеток органов, выполнивших свои функции. Продукты гидролиза используются для построения новых специфических компонентов, необходимых на следующих этапах развития, а также для обеспечения растущего организма энергией. Кроме реакций гидролиза отработавших макромолекул протеиназы, гликозидазы и фос-

фатазы могут также выполнять регуляторную функцию, превращая неактивные молекулы-предшественники в активные. Роль ДНКазы в этих случаях может проявляться в процессах деградации отслуживших полинуклеотидов и репарации молекул ДНК [Покровский, Тутельян, 1976; Gillespie, Ryan, 2016].

Кроме внутренних перестроек на динамику активности ферментов значительное влияние оказывают условия окружающей среды [Немова, Высоцкая, 2004]. Личинки и мальки рыб проявляют высокую чувствительность к изменениям внешних абиотических и биотических факторов. Значительная часть приспособительных реакций рыб к колебаниям условий окружающей среды осуществляется с участием лизосом.

У исследованных в настоящей работе мальков колюшки трехиглой выявлен высокий уровень кислой фосфатазы во всех сравниваемых группах, вне зависимости от биотопа. Кислая фосфатаза играет важную роль в обмене углеводов, липидов, нуклеиновых кислот и фосфорных соединений. Неорганическому фосфору принадлежит ключевая роль в регуляции энергетического обмена. Небольшая вариабельность активности этого фермента может косвенно указывать на то, что в исследуемых акваториях не происходило резких изменений условий обитания и обстановка для роста и развития рыб была относительно благоприятной. Об этом же свидетельствуют и данные по более высокой активности кислой РНКазы у мальков, отловленных в августе, по сравнению с отловленными в июле. РНКза участвует в обмене рибонуклеиновых кислот, и повышение ее активности может указывать на усиление процесса биосинтеза белков у быстро развивающейся молоди рыб. Заметно более высокий уровень активности другой нуклеазы – ДНКазы – выявлен у августовской молоди из пролива Сухая Салма по сравнению с мальками, отловленными в июле. Это, возможно, связано с тем, что данная группа (судя по размерно-массовым характеристикам) была представлена молодью самой поздней генерации, которая выклюнулась из икры в июле. На это нерестилище колюшка заходит позже, чем на так называемые «хорошие» нерестилища, каковыми считаются Сельдяная губа и лагуна Колюшковая [Демчук и др., 2018]. Возможно, у этой группы еще не закончены морфогенетические преобразования, связанные с переходом из этапа поздней личинки в мальковый период. Для реализации этих превращений необходимы биохимические перестройки, обусловленные эволюционно закрепленными генетическими

факторами развития, на что косвенно указывает повышенный уровень ДНКазы, которая, как известно, участвует в деградации молекул ДНК, выполнивших свою функцию. Одной из причин обнаруженных различий в исследуемых биохимических показателях у мальков колюшки, отловленных в августе и июле в проливе Сухая Салма, может быть более поздний выклев из икры мальков, которые были отобраны в августе. Об этом же свидетельствуют опубликованные ранее данные [Смирнов и др., 2019] о снижении уровня глутатиона и активности глутатион-S-трансферазы) у мальков августовской группы из пролива Сухая Салма.

Обнаруженный в данном исследовании более высокий уровень лизосомальной β -глюкуронидазы и катепсина В у молоди рыб из Колюшковой лагуны по сравнению с мальками из других биотопов, вероятно, может отражать условия обитания, складывающиеся в этом биотопе в период летнего нагула мальков. Колюшковая лагуна характеризуется более высокой температурой и менее интенсивным водообменом по сравнению с двумя другими местами отбора проб. При этом главными факторами, вызывающими необходимость корректировки внутриклеточного метаболизма, являются, скорее всего, различия в характере питания мальков. В Колюшковой лагуне в условиях слабовыраженных приливно-отливных явлений спектр питания на протяжении всего цикла меняется мало. К августу (времени основного нагула молоди) отмечается обеднение разнообразия и численности привычных компонентов питания молоди колюшки [Демчук и др., 2019]. Мальки вынуждены переходить на другие доступные кормовые объекты. Важнейшей функцией лизосом, как известно, является внутриклеточное пищеварение [Покровский, Тутельян, 1976], поэтому можно полагать, что гидролитические ферменты лизосом участвуют в адаптациях организма в условиях изменения состава пищи, что в конечном счете обеспечивает быстрый рост и развитие рыб, формирование жизнестойкой, сильной молоди, способной совершать длительные миграции из прибрежья в открытое море.

Заключение

Результаты исследований биохимических адаптаций с участием основных ферментов лизосом (кислой фосфатазы, РНКазы, ДНКазы, β -глюкуронидазы, катепсина В и катепсина D), функция которых связана с реакциями внутриклеточного гидролиза фосфатов, нуклеиновых кислот, углеводов и белков, свидетельствуют

о том, что активность этих ферментов у молоди трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L. из трех биотопов Кандалакшского залива Белого моря разнонаправленно изменяется в зависимости от условий обитания и сроков отбора проб. Высокий уровень активности фермента-маркера лизосом – кислой фосфатазы – у исследуемой молоди колюшки может указывать на активное участие этих органелл в адаптивных реакциях организма к исследуемым факторам.

По мере роста мальков колюшки на нерестилищах в течение месяца (от июля к августу) активность кислой РНКазы, участвующей в обмене рибонуклеиновых кислот, возрастает, что косвенно свидетельствует об активных процессах биосинтеза белков в организме рыб в процессе развития. Особый интерес представляют результаты повышения активности ДНКазы у мальков, отловленных в проливе Сухая Салма в августе, что подтверждает ранее высказанное предположение [Смирнов и др., 2019] о том, что в этом биотопе молодь колюшки представлена более поздней генерацией, которая находится на более раннем этапе малькового периода, обусловленного генетически заложенной программой развития. Следует отметить, что вариабельность активности изученных лизосомальных ферментов у колюшки из разных биотопов была в основном небольшой, за исключением активности ферментов гидролиза углеводов и белков (β -глюкуронидазы и катепсина В) у молоди из лагуны Колюшковая, в которой кроме более высокой температуры в августе отмечены изменения в спектре питания.

Лизосомальные гидролазы выполняют функцию деградации макромолекул, тем самым участвуя в обеспечении организма энергетическими и пластическими материалами, а также в регуляции метаболизма, в реализации генетических программ развития организма. Полученные в исследовании результаты позволяют сделать заключение о том, что лизосомальные гидролазы молоди колюшки, развитие которой происходит на нерестилищах Кандалакшского залива Белого моря, участвуют в адаптивных биохимических перестройках, необходимых для развития в условиях изменяющихся абиотических (температура, соленость, приливно-отливные циклы) и биотических (характер питания) факторов среды.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0218-2019-0076).

Литература

Баррет А. Дж., Хит М. Ф. Лизосомальные ферменты // Лизосомы. Методы исследования. М.: Мир, 1980. С. 25–56.

Высоцкая Р. У., Немова Н. Н. Лизосомы и лизосомальные ферменты рыб. М.: Наука, 2008. 284 с.

Высоцкая Р. У., Буэй Е. А., Лайус Д. Л. Активность лизосомальных ферментов в органах колюшки трехиглой из разных биотопов Кандалакшского залива Белого моря в период нереста // Труды КарНЦ РАН. 2019. № 6. С. 44–56. doi: 10.17076/eb934

Гублер Е. В., Генкин А. А. Применение критериев непараметрической статистики для оценки различий двух групп наблюдений в медико-биологических исследованиях. М.: Медицина, 1969. 29 с.

Демчук А. С., Иванов М. В., Иванова Т. С., Лайус Д. Л. Особенности питания мальков трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) в разных биотопах Кандалакшского залива Белого моря // XII съезд Гидробиологического общества при Российской академии наук: Тез. докл., г. Петрозаводск, 16–20 сентября 2019 г. / Отв. ред. Н. В. Ильмаст. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2019. С. 132–134.

Демчук А. С., Иванов М. В., Иванова Т. С., Полякова Н. В., Головин П. В., Лайус Д. Л. Питание беломорской трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) на нерестилищах // Труды КарНЦ РАН. 2018. № 4. С. 42–58. doi: 10.17076/them818

Демчук А. С., Полякова Н. В., Иванов М. В., Иванова Т. С., Лайус Д. Л. Питание молоди трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus* L.) в течение приливо-отливного цикла // Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря: Матер. XIII Всерос. конф. с междунар. участием. СПб.: ЗИН РАН, 2017. С. 70–73.

Доргам А. С., Головин П. В., Иванова Т. С., Иванов М. В., Савельев П. Д., Лайус Д. Л. Гетерогенность морфологических признаков трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* на разных этапах нереста // Труды КарНЦ РАН. 2018. № 4. С. 59–73. doi: 10.17076/them819

Лайус Д. Л., Иванов М. В., Иванова Т. С., Шатских Е. В. «Волны жизни» беломорской колюшки // Природа. 2013. № 4. С. 43–52.

Лайус Д. Л., Головин П. В., Зеленская А. Е., Демчук А. С., Доргам А. С., Иванов А. В., Иванова Т. С., Мурзина С. А., Полякова Н. В., Рыбкина Е. В., Юрцева А. О. Трехиглая колюшка Белого моря: популяционные характеристики и роль в экосистеме // Сибирский экологический журнал. 2020. № 2. С. 167–183. doi: 10.15372/SEJ20200203

Левицкий А. П., Барабаш Р. Д., Коновец В. М. Сезонные особенности активности рибонуклеазы и α -амилазы слюны и слюнных желез у крыс линии Вистар // Биохимическая эволюция. Л.: Наука, 1973. С. 192–195.

Немова Н. Н., Высоцкая Р. У. Биохимическая индикация состояния рыб. М.: Наука, 2004. 216 с.

Покровский А. А., Арчаков А. И. Методы разделения и ферментной идентификации субклеточных фракций // Современные методы в биохимии. М.: Медицина, 1968. С. 5–59.

Покровский А. А., Тутельян В. А. Лизосомы. М.: Наука, 1976. 382 с.

Смирнов Л. П., Суховская И. В., Кочнева А. А. Вариабельность некоторых показателей антиоксидантной защиты и концентрации белка у молоди колюшки трехиглой (*Gasterosteus aculeatus*) Белого моря в летний период // Принципы экологии. 2019. Т. 8, № 2. С. 98–109.

Bakhvalova A. E., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Demchuk A. S., Movchan E. A., Lajus D. L. Long-term changes in the role of threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* in the White Sea: predatory fish consumption reflects fluctuating stickleback abundance during the last century // Evol. Ecol. Res. 2016. Vol. 17 (3). P. 31–334.

Barrett A. J., Heath M. Lysosomal enzymes // Dingle J. T. (ed.). A laboratory handbook. Amsterdam, 1977. P. 19–27.

Bradford M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Analit. Biochem. 1976. Vol. 72. P. 248–254. doi: 10.1006/abio.1976.9999

Demchuk A. S., Ivanov M. V., Ivanova T. S., Polyakova N. V., Mas-Marti E., Lajus D. L. Feeding patterns in seagrass beds of threespined stickleback *Gasterosteus aculeatus* juveniles at different growth stages // J. Marine Biol. Assoc. UK. 2015. Vol. 95 (8). P. 1635–1643. doi: 10.1017/S0025315415000569

Gillespie D. A., Ryan K. M. Autophagy is critically required for DNA repair by homologous recombination // Mol. Cell Oncol. 2016. Vol. 3 (1). e1030538. doi: 10.1080/23723556.20151030538

Ivanova T. S., Ivanov M. V., Golovin P. V., Polyakova N. V., Lajus D. L. The White Sea threespine stickleback population: spawning habitats, mortality, and abundance // Evolut. Ecol. Res. 2016. Vol. 3. P. 301–315.

Kahovcová J., Odavić R. A simple method of the quantitative analysis of phospholipids separated by thin layer chromatography // J. Chromatogr. 1969. Vol. 40. P. 90–96. doi: 10.1016/s0021-9673(01)96622-1

Matsuda K., Misaka E. Studies on cathepsins of rat liver lysosomes. I. Purification and multiple forms // J. Biochem. 1974. Vol. 76, no. 3. P. 639–649. doi: 10.1093/oxfordjournals.jbchem.a130608

Rybkina E. V., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Kucheryavyu A. V., Lajus D. L. Habitat preference of three-spined stickleback juveniles in experimental conditions and in wild eelgrass // J. Mar. Biol. Ass. UK. 2017. Vol. 97 (7). P. 1437–1445. doi: 10.1017/S0025315416000825

Поступила в редакцию 18.10.2021

References

- Barrett A. J., Heat M. F. Lizosomalnye fermenty [Lysosomal enzymes]. *Lyzosomy. Metody issledovaniya* [Lysosomes, a Laboratory Handbook]. Moscow: Mir, 1980. P. 25–156.
- Demchuk A. S., Ivanov M. V., Ivanova T. S., Lajus D. L. Osobennosti pitaniya mal'kov trekhigloi kolyushki *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) v raznykh biotopakh Kandalakshskogo zaliva Belogo morya [Nutritional features of fry of the stickleback *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) in different biotopes of the Kandalaksha Bay of the White Sea]. *XII s'yezd Gidrobiologicheskogo obshchestva pri Rossiiskoi akademii nauk* [XII Congress of the Hydrobiological Society at the Russian Academy of Sciences]: abstracts. Report, Petrozavodsk, September 16–20, 2019. Ed. N. V. Ilmast. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2019. P. 132–134.
- Demchuk A. S., Polyakova N. V., Ivanov M. V., Ivanova T. S., Lajus D. L. Pitaniye molodi trekhigloi kolyushki (*Gasterosteus aculeatus* L.) v techenie prilivno-otlivnogo tsikla [Feeding of juvenile three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) during the tidal cycle]. *Izuchenie, ratsional'noe ispol'zovanie i okhrana prirodnikh resursov Belogo morya* [Study, rational use and protection of natural resources of the White Sea]: Mater. XII All-Russian. conf. with int. participation. St. Petersburg: ZIN RAN, 2017. P. 70–73.
- Demchuk A. S., Ivanov M. V., Ivanova T. S., Polyakova N. V., Golovin P. V., Lajus D. L. Pitaniye belomorskoj trekhigloi kolyushki *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) na nerestilishchakh [Feeding of the threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) at the spawning grounds]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2018. No. 4. P. 42–58. doi: 10.17076/them818
- Dorgham A. S., Golovin P. V., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Saveliev P. D., Lajus D. L. Geterogenost' morfologicheskikh priznakov trekhigloi kolyushki *Gasterosteus aculeatus* na raznykh etapakh neresta [Morphological variation of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) on different stages of spawning period]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2018. No. 4. P. 59–73. doi: 10.17076/them819
- Gubler E. V., Genkin A. A. Primenenie kriteriev neparаметricheskoj statistiki dlya otsenki razlichii grupp nablyudenii v medico-biologicheskikh issledovaniyakh [Application of criteria of nonparametric statistics for estimating differences between two study groups in biomedical research]. Moscow: Meditsina, 1969. 29 p.
- Lajus D. L., Ivanova T. S., Shatskikh E. V., Ivanov M. V. "Volny zhizni" belomorskoj kolyushki ["Waves of Life" of the White Sea stickleback]. *Priroda* [Nature]. 2013. Vol. 4. P. 43–52.
- Lajus D. L., Golovin P. V., Zelenskaya A. E., Demchuk A. S., Dorgham A. S., Ivanov M. V., Ivanova T. S., Murzina S. A., Polyakova N. V., Rybkina E. V., Yurtseva A. O. Trekhiglaya kolyushka Belogo morya: populyatsionnye kharakteristiki i rol' v ekosisteme [Threespine stickleback of White Sea: population characteristics and role in the ecosystem]. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal* [Siberian ecological journal]. 2020. No. 2. P. 167–183. doi: 10.15372/SEJ20200203
- Levitskiy A. P., Barabash R. D., Konovets V. M. Sezonnye osobennosti aktivnosti ribonukleazy i α -amilazy slyuny i slyunnykh zhelez u krysv linii Vistar [Seasonal features of ribonuclease and α -amylase activity of saliva and salivary glands in Wistar rats]. Leningrad: Nauka, 1973. P. 192–195.
- Nemova N. N., Vysotskaya R. U. Biokhimicheskaya indikatsiya sostoyaniya ryb [Biochemical indication of fish state]. Moscow: Nauka, 2004. 216 p.
- Pokrovsky A. A., Archakov A. I. Metody razdeleniya i fermentnoi identifikatsii subkletochnykh fraktsii [Methods of separation and enzymatic identification of subcellular fractions]. *Sovremennyye metody v biokhimii* [Modern methods in biochemistry]. Moscow: Meditsina, 1968. P. 5–59.
- Pokrovsky A. A., Tutelyan V. A. Lizosomy [Lysosomes]. Moscow: Nauka, 1976. 382 p.
- Smirnov L. P., Sukhovskaya I. V., Kochneva A. A. Variabel'nost' nekotorykh pokazatelei antioksidantnoi zashchity i kontsentratsii belka u molodi kolyushki trekhigloi (*Gasterosteus aculeatus*) Belogo morya v letnii period [Variability of some antioxidant defense parameters and concentration of protein in the larvae of the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in White Sea in the summer]. *Printsipy ekologii*. 2019. Vol. 8, no. 2. P. 98–109.
- Vysotskaya R. U., Nemova N. N. Lizosomy i lizosomal'nye fermenty ryb [Fish lysosomes and lysosomal enzymes]. Moscow: Nauka, 2008. 284 p.
- Vysotskaya R. U., Buoy E. A., Lajus D. L. Aktivnost' lizosomal'nykh fermentov v organakh kolyushki trekhigloi iz raznykh biotopov Kandalakshskogo zaliva Belogo morya v period neresta [The activity of lysosomal enzymes in organs of threespine stickleback from different habitats in the gulf of Kandalaksha, White Sea, during the spawning period]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2019. No. 6. P. 44–56. doi: 10.17076/eb934
- Bakhvalova A. E., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Demchuk A. S., Movchan E. A., Lajus D. L. Long-term changes in the role of threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* in the White Sea: predatory fish consumption reflects fluctuating stickleback abundance during the last century. *Evol. Ecol. Res.* 2016. Vol. 17 (3). P. 317–334.
- Barrett A. J., Heat M. F. Lysosomal enzymes. *J. T. Dingle (ed.). Lysosomes. A laboratory handbook*. Amsterdam, 1977. P. 19–27.
- Bradford M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analit. Biochem.* 1976. Vol. 72. P. 248–254. doi: 10.1006/abio.1976.9999
- Demchuk A. S., Ivanov M. V., Ivanova T. S., Polyakova N. V., Mas-Marti E., Lajus D. L. Feeding patterns in seagrass beds of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* juveniles at different growth stages. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 2015. Vol. 95 (8). P. 1635–1643. doi: 10.1017/S0025315415000569
- Gillespie D. A., Ryan K. M. Autophagy is critically required for DNA repair by homologous recombination. *Mol. Cell Oncol.* 2016. Vol. 3 (1). e1030538. doi: 10.1080/23723556.2015.1030538
- Ivanova T. S., Ivanov M. V., Golovin P. V., Polyakova N. V., Lajus D. L. The White Sea threespine stickleback population: spawning habitats, mortality, and abundance. *Evol. Ecol. Res.* 2016. Vol. 3. P. 301–315.

Kahovcová J., Odavić R. A simple method of the quantitative analysis of phospholipids separated by thin layer chromatography. *J. Chromatogr.* 1969. Vol. 40. P. 90–96. doi: 10.1016/s0021-9673(01)96622-1

Matsuda K., Misaka E. Studies on cathepsins of rat liver lysosomes. I. Purification and multiple forms. *J. Biochem.* 1974. Vol. 76, no. 3. P. 639–649. doi: 10.1093/oxfordjournals.jbchem.a130608

Rybkina E. V., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Kucheryavyi A. V., Lajus D. L. Habitat preference of three-spined stickleback juveniles in experimental conditions and in wild eelgrass. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 2017. Vol. 97 (7). P. 1437–1445. doi: 10.1017/S0025315416000825

Received October 18, 2021

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Высоцкая Римма Ульяновна

ведущий научный сотрудник лаб. экологической биохимии, 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: vysotskayaru@gmail.com
тел.: (8142) 571879

Буэй Elizaveta Андреевна

младший научный сотрудник лаб. экологической биохимии
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: elizaveta.vdovichenko@gmail.com
тел.: (8142) 571879

Крупнова Марина Юрьевна

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: mukrupnova@rambler.ru

Немова Нина Николаевна

главный научный сотрудник, 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: nnnemova@gmail.com
тел.: (8142) 571879

Лайус Дмитрий Львович

доцент, к. б. н.
Санкт-Петербургский государственный университет,
кафедра ихтиологии и гидробиологии
16-я линия В.О., 29, Санкт-Петербург, Россия, 199178
эл. почта: dlajus@gmail.com

CONTRIBUTORS:

Vysotskaya, Rimma

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: vysotskayaru@gmail.com
tel.: (8142) 571879

Buoy, Elizaveta

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: elizaveta.vdovichenko@gmail.com
tel.: (8142) 571879

Krupnova, Marina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: mukrupnova@rambler.ru
tel.: (8142) 571879

Nemova, Nina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: nnnemova@gmail.com
tel.: (8142) 571879

Lajus, Dmitry

St. Petersburg State University,
29, 16th Line V. O., 199178 St. Petersburg, Russia
e-mail: dlajus@gmail.com

УДК 639.211:639.3 (282.247.19)

ИСПЫТАНИЕ ГНЕЗДА-ИНКУБАТОРА ИКРЫ ЛОСОСЕВЫХ ВИДОВ РЫБ РОДА SALMO «SALMO-3000» В УСЛОВИЯХ АРКТИЧЕСКОЙ РЕКИ ИНДЁРА (КОЛЬСКИЙ ПОЛУОСТРОВ)

Д. А. Ефремов^{1,2}, М. А. Скоробогатов^{2,3}, А. Г. Потуткин⁴

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

² Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва, Россия

³ Тверской государственный технический университет, Россия

⁴ Полярный филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ПИНРО») им. Н. М. Книповича), Мурманск, Россия

Представлен результат апробации искусственного гнезда-инкубатора икры «Salmo-3000» для воспроизводства лососевых видов рыб рода *Salmo*, испытания проведены в р. Индёра (бассейн Белого моря). Использовано оригинальное устройство, устанавливаемое на дно порогового участка реки. Конструкция гнезда включает: основной корпус – обтекаемая овальная уплощенная емкость, образуемая тремя уложенными послойно инкубационными лотками и крышкой; выносной водо-заборник/фильтр; соединительный патрубок с оснасткой для распределения и вы-вода воды; крепящие к грунту элементы и приспособление для забивания крепежа в грунт. Гнездо позволяет инкубировать в течение осени, зимы и весны оплодотво-ренную икру атлантического лосося или кумжи (автономность не менее 8 месяцев) и летом (июнь) получать жизнестойких личинок, самостоятельно расселяющихся в пороге реки или принудительно извлекаемых из устройств для подращивания в бассейнах. В ходе испытания выявлены как преимущества (повышенная емкость для инкубируемой икры – до 3000 икринок семги/кумжи на устройство; эффектив-ный распределитель воды; решетки, предохраняющие икринки от вымывания при закладке; не окисляющиеся крепящие стержни из стеклопластиковой арматуры; водозаборник/фильтр, эффективно очищающий и подающий воду к икре), так и не-достаток – сложность и длительность (до 60 минут) установки устройства. В целом эффективность выклева личинок составила 97,2% при частичной загрузке. Выход малька в реку составил 96,0%. Устройство можно использовать для восстановления численности атлантического лосося (*Salmo salar* L.) и кумжи (*Salmo trutta* L.) в неболь-ших реках, где заводское воспроизводство по разным причинам невыгодно.

Ключевые слова: внезаводской метод; инкубация икры; икра семги; икра кумжи; гнездо-инкубатор икры «Salmo-3000»; «Салмо-3000»; технологии инкубации; вос-производство лососевых; зарыбление.

D. A. Efremov, M. A. Skorobogatov, A. G. Potutkin. TRIALS OF AN ARTIFICIAL INCUBATION NEST FOR SALMONID (GENUS SALMO) EGGS “SALMO-3000” IN THE ARCTIC RIVER INDYORA (KOLA PENINSULA)

The article presents the results of trying out an artificial nest for incubating eggs of *Salmo* spp. “Salmo-3000” in River Indyora (White Sea drainage basin). An original device was planted on the bottom in a rapid stretch of the river. The nest design includes: the main

body – a streamlined oval flattened container with three tiers of incubation trays and a lid; an external filtering water inlet piece; a connecting branch pipe with elements for water distribution and removal; anchoring elements and a device for driving them into the river-bed. The nest enables incubation of fertilized eggs of Atlantic salmon or brown trout during autumn, winter and spring (at least 8 months of stand-alone time) so that in summer (June) viable larvae will independently disperse across the river rapid or can be removed manually to be reared in pools. The trial revealed both strengths (increased capacity for incubated eggs – up to 3,000 salmon/brown trout eggs per device, efficient water distribution system; grates that prevent the eggs from getting washed out during placement; anchoring by oxidation-resistant fiberglass reinforced plastic rods; filtering water inlet effectively cleaning and supplying water to eggs), and a flaw – deployment is complicated and time-consuming (up to 60 minutes per device). The overall hatching rate was 97.2% at partial load. The exit rate of fry into the river was 96.0%. The device can be used to restore the populations of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brown trout (*Salmo trutta* L.) in small rivers where reproduction by hatchery-reared young is for some reason not worth the costs.

Keywords: out-of-hatchery method; incubation of eggs; Atlantic salmon eggs; brown trout eggs; artificial incubation nest for salmonid eggs “Salmo-3000”; incubation techniques; reproduction of salmonids; stocking.

Введение

Лососевые виды рыб рода *Salmo* в ходе эволюционного развития приобрели сложный жизненный цикл, включающий несколько этапов: нерест и инкубация икры в пресных водоемах (как правило, быстротекущие реки и ручьи), мальковый период на нерестово-выростных участках (реки и ручьи), этап нагула (пресные озера или морские соленые воды), смена водоемов происходит в результате катадромной и анадромной миграции из нерестового водоема в нагульный и обратно. Все этапы жизненного цикла сопровождаются значительными потерями сначала икры и эмбрионов, а затем мальков и производителей рыб. В условиях массового распространения внедорожной всепроходимой техники (вездеходы, лодки и т. д.) производителей лососей изымают даже с нерестилищ в труднодоступных реках. Массовое применение браконьерами доступных жаберных сетей в период нагула также привело к перевылову рыб. В результате численность атлантического лосося сократилась катастрофически, во многих реках Кольского полуострова ниже сохраняющего лимита. Численность кумжи также неуклонно сокращается.

Одним из наиболее критических этапов жизни лососей является период инкубации и выклева икры в грунте пресных водотоков. В этот период наблюдается наибольший уровень отхода неоплодотворенной икры, а также эмбрионов – до 90% от икры, сформированной самкой в период нагула и созревания. В связи с этим ихтиологи по всему миру ведут работы для повышения эффективности естественного нерес-

та производителей лососевых рыб и снижения потерь эмбрионов и личинок в реках с целью повысить продуктивность естественных нерестилищ и увеличить возврат товарной рыбы. Одно из направлений в этой работе посвящено созданию искусственных устройств для инкубации лососевой икры в естественных условиях рек [Donaghy, Verspoor, 2000; Лупандин и др., 2005; Dumas, Marty, 2006; Веселов и др., 2007, 2011; Pander et al., 2009; Павлов и др., 2010, 2011, 2013; Ефремов и др., 2019]. В эти устройства закладывают искусственно оплодотворенную икру и размещают их на порогах и перекатах рек. После длительной инкубации по полноцикловой (до 8 месяцев с момента оплодотворения) либо короткоцикловой (до 3 месяцев со стадии «пигментация глаз») технологии личинки лососевых рыб самостоятельно расселяются из гнезд-инкубаторов по порогам и ведут характерный для дикой молодежи образ жизни (их рост и развитие происходит на естественной кормовой базе). Некоторые устройства предусматривают изъятие выклюнувшихся личинок или мальков для дальнейшего подращивания молодежи в искусственно созданных заводях, бассейнах, прудах и т. д. с применением различных кормов.

На базе Лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных Института биологии КарНЦ РАН уже больше 20 лет ведутся разработки искусственных гнезд-инкубаторов икры, создано и испытано более 25 их образцов. В устройстве типа «Шайба» удалось добиться наибольшей эффективности выхода жизнестойких личинок – до 97% [Веселов и др., 2011]. Следует учесть, что данное устройство рассчитано

на инкубацию только 100 икринок, и этого недостаточно для работ по интенсивному восстановлению запасов лососевых видов рыб. Повторные испытания данных устройств на ряде рек показали их эффективность, в некоторых реках с высоким уровнем заиления получить личинок не удалось, устройства заиливались. Оценка пустующих площадей нерестово-выростных участков (НВУ) рек Кольского полуострова позволяет говорить о необходимости значительного увеличения выпусков мальков и необходимости создания устройств с большей вместимостью.

На основе имеющегося опыта было разработано оригинальное устройство «Salmo-3000», позволяющее одновременно инкубировать до 3000 икринок атлантического лосося или кумжи. Емкость данного инкубатора значительно возросла по сравнению с ранее созданными устройствами для инкубации икры благородных лососей. За основу взято сконструированное нами устройство для тихоокеанских лососей «Многослойное-10000» [Ефремов и др., 2016] вместимостью в поздних модификациях до 12 000 икринок кеты/горбуши. В отличие от большинства тихоокеанских лососей (кета, горбуша, сима), скатывающихся в нагульный водоем сразу после выклева, атлантический лосось и кумжа обладают территориальным поведением и проводят в реке 3–6 месяцев. Установка устройства вместимостью 10 000 и более икринок привела бы к созданию избыточной концентрации молоди на НВУ, значительному увеличению пищевой конкуренции, снижению эффективности мероприятий по зарыблению водоемов. В связи с этим был выбран показатель вместимости гнезда не более 3000 икринок на устройство, что соответствует количеству икринок, попадающих в грунт (в нескольких естественных буграх) на участке нереста одной пары семги или кумжи. Для этого в конструкции прототипа количество слоев инкубационного субстрата было сокращено с 7 до 3, размер лотков был уменьшен и они получили обтекаемую форму. Водозаборник/фильтр также значительно уменьшили, длину соединительного патрубка сократили с 7 до 2 м, что облегчило установку устройства в реки. В результате было разработано и изготовлено компактное устройство с выносным водозаборником/фильтром, вместимостью 3000 икринок, адаптированное для инкубации икры лососей рода *Salmo*.

Цель работы – провести испытания конструкции гнезда-инкубатора икры «Salmo-3000» повышенной вместимости с заложенной в него икрой атлантического лосося по полноцикловой технологии с момента оплодотворения

икры, отработать методику отлова производителей лосося в период нереста, забор половых продуктов и закладку икры в гнезда-инкубаторы, получить жизнестойких личинок, самостоятельно расселяющихся на порогах в условиях арктических рек, выявить и устранить возможные конструктивные недостатки устройств и способов их установки.

Материалы и методы

Испытания гнезда-инкубатора икры «Salmo-3000» проводили в реке Индэра – горно-равнинного типа, умеренно-холодноводной, достаточно разветвленной, принимающей 12 притоков (рис. 1). Длина реки составляет 36 км, площадь водосборного бассейна 225 км². Протекает преимущественно в таежной зоне с большим количеством болот, что определяет темный цвет воды в реке, насыщенной гуминовыми кислотами, прозрачность 1–1,2 м. Исток ее находится в болотистой местности (66°21'15" с. ш. 37°36'22" в. д.) в мелководном безымянном озере. Река протекает через несколько озер, в числе которых озеро Индёрское (рис. 1).

Гнездо устанавливали на галечный грунт на перекатном участке с поверхностной скоростью течения 0,8 м/с и глубиной 0,4 м.

В работе использовалось гнездо-инкубатор икры «Salmo-3000» вместимостью до 3000 икринок (рис. 2). Устройство выполнено из пищевого пластика (полиэтилен-терфталат, PET), пластика низкого давления (ПНД), оцинкованного металла и стеклопластика. Включает водозаборник/фильтр. Устанавливается на грунт и засыпается валунами с галькой выше по течению от основного корпуса, обеспечивает постоянное поступление чистой подрусловой воды к икре. Внутреннее пространство водозаборника разделено на камеры перфорированной пластиной, основная камера засыпана галькой D 20–30 мм, компонент снабжен быстроразъемным соединением.

Крепление к грунту осуществляется с помощью стеклопластиковой арматуры D 8 мм, прут забивается в грунт на глубину 30–35 см особым устройством для забивания, над поверхностью грунта расположена часть прута длиной 12–15 см, проходящая сквозь корпус водозаборника. Отверстия для поступления воды расположены на дне водозаборника, что сокращает количество всасываемого ила. Водозаборник соединен с основным корпусом соединительным гофрированным патрубком длиной 2 м, выполнен из ПНД, имеет жесткость, способную выдерживать сдавливающие нагрузки, устойчив к разрывам и механическим повреждениям.

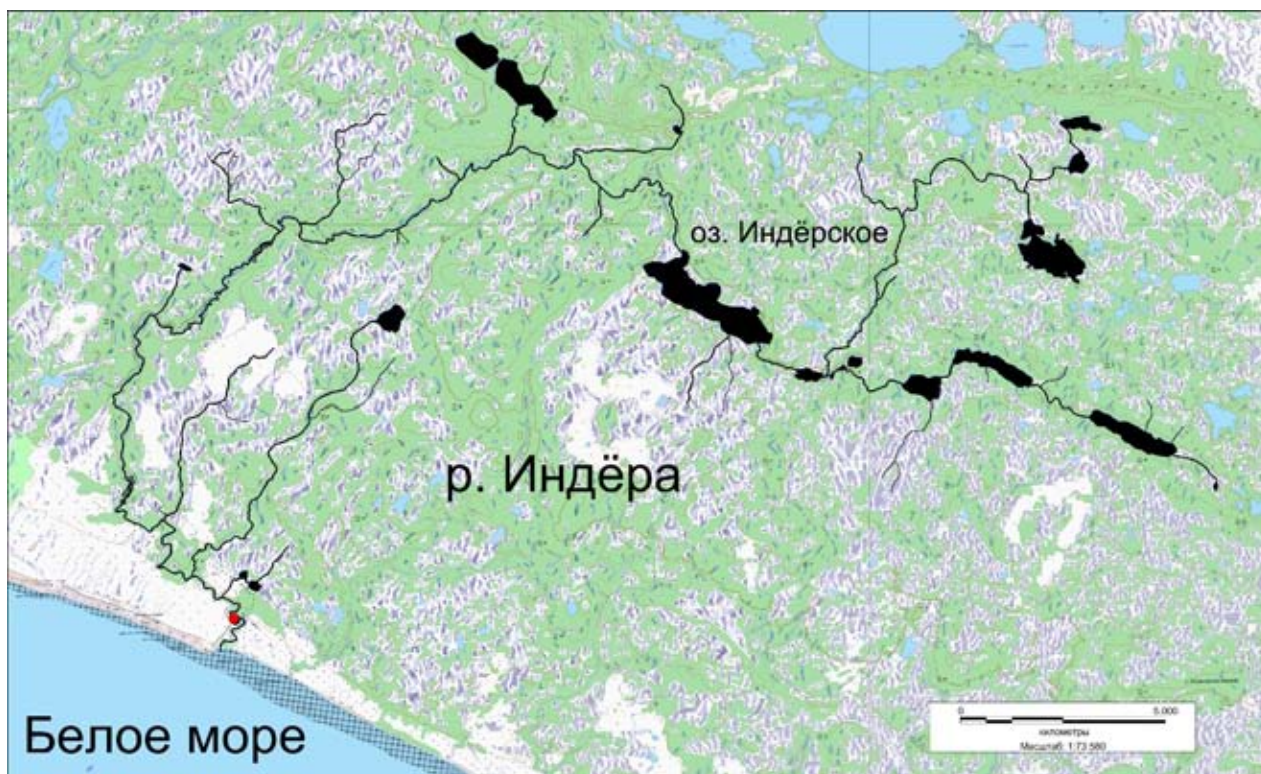


Рис. 1. Карта-схема водосбора реки Индёра. Красной точкой обозначено место проведения эксперимента
 Fig. 1. Schematic map of the Indyora River catchment. The red dot indicates the location of the experiment

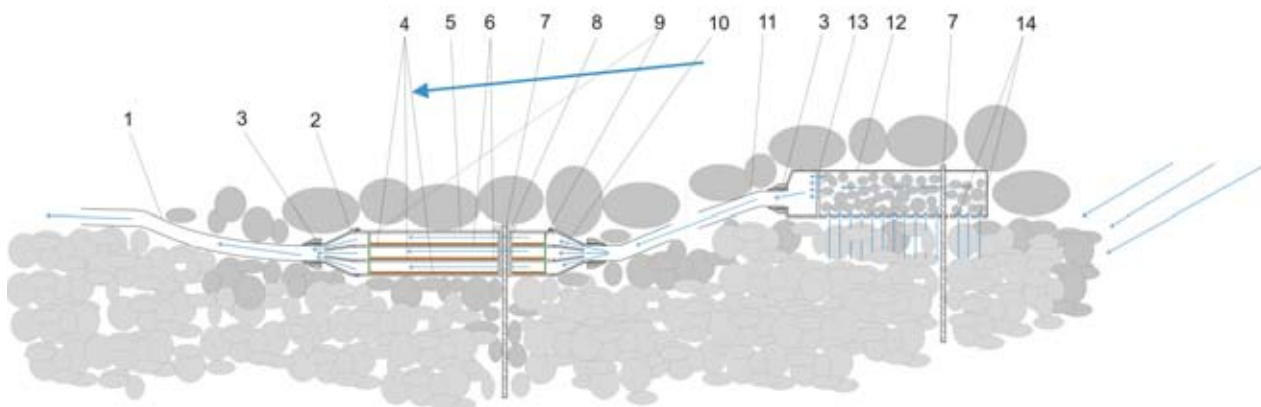


Рис. 2. Устройство гнезда-инкубатора икры «Salmo-3000», схема работы:

1 – выпускной патрубок, 2 – собирающая камера, 3 – быстросъемное соединение, 4 – инкубационные лотки с канавками для икры, 5 – крышка верхнего инкубационного лотка, 6 – инкубируемая икра, 7 – стеклопластиковая арматура-фиксатор, 8 – направляющий штифт-трубка, 9 – ограничивающая решетка (зеленый цвет), 10 – распределительная камера, 11 – соединительный патрубок, 12 – водозаборник/фильтр, 13 – перепускная пластина с перфорациями, 14 – перфорации для впуска воды

Fig. 2. Design of the eggs incubation nest “Salmo-3000”, operation scheme:

1 – outlet branch pipe, 2 – collecting chamber, 3 – quick-detachable connection, 4 – incubation trays with grooves for eggs, 5 – lid of the upper incubation tray, 6 – incubated eggs, 7 – retaining fiberglass armature, 8 – guiding pin-tube, 9 – bounding grid (green), 10 – distribution chamber, 11 – connecting branch pipe, 12 – filtering water inlet piece, 13 – perforated bypass plate, 14 – water inlet perforations

Основной корпус имеет распределительную решетку с быстросъемным соединением с одной стороны, для подключения соединительного патрубка, и направляющие пазы с другой стороны, для крепления к корпусу инкубационных лотков. Решетка состоит из корпуса и двух пластин, расположенных под углом таким образом, что струя воды от соединительного патрубка разделяется на три независимых потока, поступающих к трем инкубационным лоткам. Инкубационные лотки расположены друг над другом, образуя бортиками стенки основного корпуса, верхний накрывается сплошной крышкой с пазами на внутренней стороне. Дном инкубационного корпуса является дно нижнего лотка, выполнено сплошным, без пазов; на дне второго и третьего лотка имеются пазы, ограничивающие передвижение лотков в пространстве относительно друг друга. Каждый лоток на дне имеет лунки с дренажными перфорациями в стенках, в которые помещается оплодотворенная икра, ширина лунок соответствует диаметру икринок и составляет 6 мм. С торцов лотков установлены ограничивающие решетки на входе и выходе воды, не позволяющие икре вымываться из лотков при закладке. На выпускных торцах лотков расположены пазы для установки собирающей выпускной решетки; с одной стороны у нее имеются выступы для крепления к основному корпусу, с другой присоединен выпускной патрубок, через который происходит выход воды с метаболитами наружу, а после выклева личинок и поднятия «на плав» мальков – выход мальков на поверхность грунта. Собирающая решетка конструктивно идентична распределительной и объединяет три независимых струи воды в одну.

В инкубационных лотках ближе к впускному краю расположено отверстие, изолированное от инкубационного пространства стенкой. Отверстие цилиндрической формы, расположено таким образом, что в собранном виде формируется плотный канал для установки крепежной трубки, через которую происходит установка крепежного стержня из стеклопластиковой арматуры. Стержень забивается в грунт специальным устройством, исключающим механические удары по основному корпусу с икрой, но эффективно забивающим стержень на глубину 25–30 см в грунт; над поверхностью остается часть стержня высотой 20 см, что соответствует высоте инкубатора 19 см. Данное устройство устанавливали с использованием дополнительного крепежа к грунту – стержней из стеклопластиковой арматуры D 8 мм и длиной 50 см, один для основного корпуса, второй для водозаборника. В качестве основного гру-

за использовали мелкие валуны и гальку, которыми равномерно закрыли все компоненты устройства.

Выбранный тип конструкций относится к группе необслуживаемых гнезд-инкубаторов. Так как перед попаданием в основной корпус инкубатора вода фильтруется через слой грунта, а затем через выносной водозаборник/фильтр с галькой, количество иловых и взвешенных частиц в поступающей воде значительно снижается. В этом случае не требуется периодически обслуживать гнезда, заменяя фильтры и удаляя погибших личинок.

В реке Индэра заложено одно гнездо «Salmo-3000» с частичной загрузкой 150 икринок семги – по 50 икринок на слой (рис. 3). Икру для закладки в гнезда получали от производителей семги, выловленных на порогах реки Индэра жаберными сетями, ячея 50 мм, по разрешению 51-220-0278, серия БМ № 014203. Лов осуществлялся 5 октября 2020 года, отловлены две самки и один самец весом около 1 кг каждая особь. Особи находились на завершающей стадии нереста. В самке оставалось около 1000 икринок, часть их были взяты для биохимического анализа и исследования эмбриогенеза, 150 шт. использованы для закладки в искусственное гнездо-инкубатор икры. Икру оплодотворяли сухим методом, после выдерживания в течение 12 часов для набухания икру заложили в гнездо. Место установки гнезда обозначено на рис. 1.

Устройство работает следующим образом. Гнездо-инкубатор рассчитано на одновременную инкубацию до 3000 икринок атлантического лосося или кумжи. Его устанавливают в осенний период до ледостава или в зимнее (весеннее) время при наличии ледяного покрова на реке по одному на участок до 2000 м² для получения расчетной плотности сеголеток после выхода 150 особей на 100 м², что соответствует средним значениям плотности молоди в реке Варзуга [Калюжин, 2004].

При установке устройства сначала готовят дно: расчищают поверхность грунта от валунов, формируя желоб для укладки водозаборника, соединительного патрубка и основного корпуса, далее выше по течению от основного корпуса устанавливают водозаборник/фильтр, к нему подключают через быстросъемное соединение соединительный патрубок и укладывают его в грунт. Водозаборник крепят через направляющее отверстие в корпусе к грунту прутком арматуры, забивая его установочным устройством на глубину 30–35 см. Соединительный патрубок распрямляют, необходимо удостовериться, что в нем отсутствует воздух

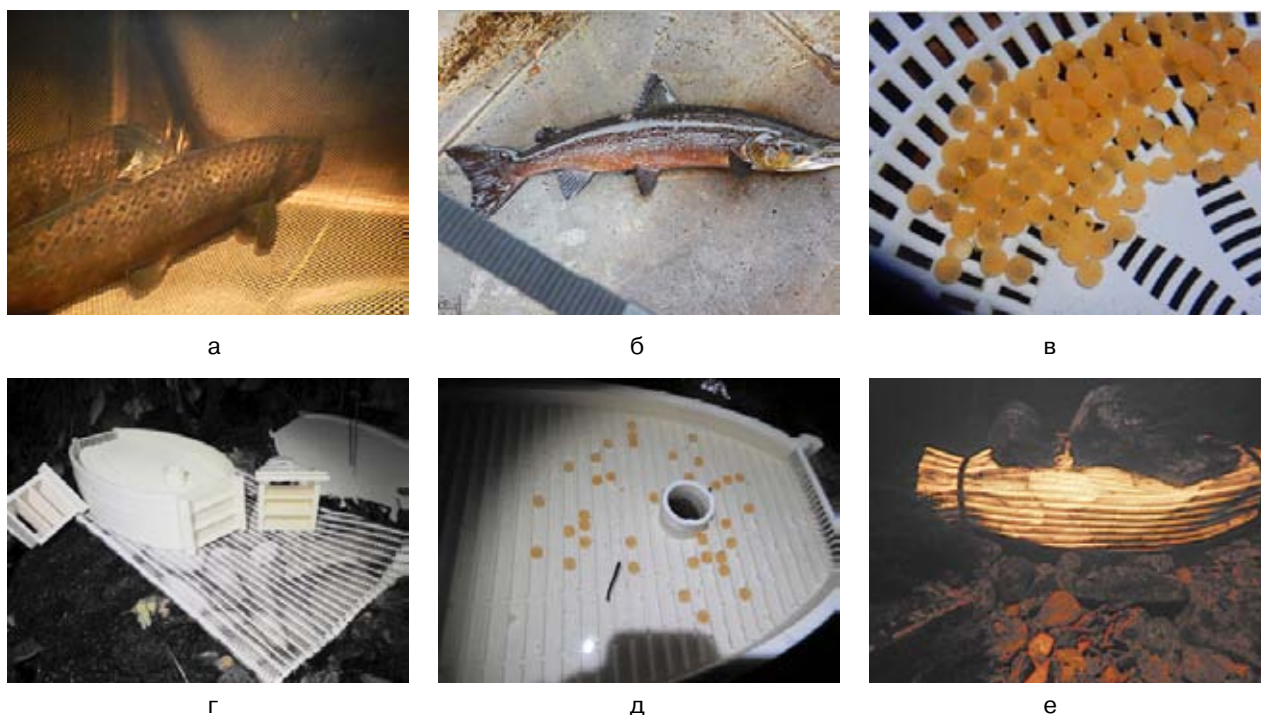


Рис. 3. Река Индэра. Этапы получения оплодотворенной икры семги и установки гнезда-инкубатора «Salmo-3000» в реку:

а – самки атлантического лосося в брачном наряде, б – самец атлантического лосося в брачном наряде, в – оплодотворенная икра атлантического лосося, г – инкубатор икры «Salmo-3000», д – загрузка оплодотворенной икры, е – «Salmo-3000» в сборе на перекате реки Индэра

Fig. 3. Indyora River. Stages of obtaining fertilized salmon eggs and installing the “Salmo-3000” incubation nest in the river:

а – female Atlantic salmon in nuptial colour, б – male Atlantic salmon in nuptial colour, в – fertilized Atlantic salmon eggs, г – incubation nest «Salmo-3000», д – loading of the fertilized eggs, е – assembled «Salmo-3000» at the Indyora River riffle

(патрубок перестает всплывать) и вода свободно изливается, затем он укладывается в желоб в грунте. Далее водозаборник и соединительный патрубок закладываются валунами и галькой до полного скрывания всех компонентов, остается лишь небольшой нижний конец патрубка для подключения к основному корпусу.

Основной корпус отдельно снаряжают на берегу. Предварительно в первый лоток наливают воду и в нее мерным стаканчиком высыплют оплодотворенную набухшую икру, которую распределяют по инкубационным канавкам силиконовой кистью. Заполненный лоток помещается в воду (это либо река, либо плоская емкость с речной водой), и затем последовательно наполняются второй и третий лотки. После заполнения лотков икрой их устанавливают друг над другом в пазы, верхний лоток накрывается крышкой. В направляющие пазы на впускной и выпускной стороне корпуса вставляются распределительная и выпускная решетки с выпускным патрубком. Решетки фиксируются на корпусе нейлоновыми хомутами

длиной 450 мм через крепежные пазы. Далее основной корпус накрывается защитным чехлом из губчатой ткани, через цилиндрическое отверстие корпуса вставляется направляющая трубка. Защитный чехол дополнительно фиксируется нейлоновыми хомутами со стороны впускного и выпускного края корпуса.

Собранное устройство плавно погружается в воду в месте установки (не допускается быстрое погружение) – необходимо постепенно наполнить внутреннюю инкубационную камеру водой и дождаться выхода воздуха, это обеспечит равномерное распределение икринок внутри корпуса в канавках. Устройство устанавливается вблизи свободного нижнего конца соединительного патрубка, который подключают к основному корпусу через быстроразъемное соединение. Далее в направляющую трубку с помощью забивочного устройства устанавливается крепежный стержень арматуры. Удары при этом следует наносить осторожно, не допуская встрясок основного корпуса с икрой. Глубина установки стержня составляет 25–30 см

в грунте, над поверхностью останется около 20 см стержня, достаточные для фиксации основного корпуса. Вертикальная установка стержня обеспечивает устранение горизонтального усилия потока, приводящего к сносу устройства в паводок. Далее основной корпус накрывается валунами и галькой до полного скрывания, на поверхность грунта выводится только конец выпускного патрубка. Следует использовать крупные тяжелые валуны – конструкция устройства рассчитана на противостояние вертикальному сдавливанию под весом, например, проходящего по грунту человека или крупного зверя (лось, медведь). Тяжелые валуны исключают смывание устройства и его компонентов при сильном весеннем паводке и прохождении льда.

Чистая вода из подруслового потока поступает в водозаборник/фильтр через нижние впускные отверстия, предварительная очистка воды проходит в слое укрывочного грунта, вторичная – в гальке первой камеры водозаборника, далее через перфорированные отверстия пластины водозаборника вода поступает во вторую камеру и в гофрированный соединительный патрубок, в котором задерживаются тяжелые частицы песка в прорезях гофры (рис. 2). Далее естественным током через распределительную решетку и впускную ограничивающую решетку вода поступает в инкубационные лотки основного корпуса с икринками. После омывания икринок и выклева личинок вода с метаболитами собирается через нижнюю собирающую камеру и через выпускной патрубок изливается наружу. Вылупившиеся из икринок личинки некоторое время находятся в инкубационных канавках, а затем, после поднятия «на плав», они покидают основное устройство через выпускной патрубок и свободно расселяются на грунте НВУ. Обычно на Кольском полуострове это происходит в конце июня. После выхода личинок устройство поднимают со дна реки, разбирают, очищают от ила и наносов, промывают защитную сетку либо заменяют при необходимости. Устройство можно использовать вторично. Количество циклов его использования не ограничено, по мере повреждения возможно заменять отдельные элементы конструкции.

Измерения температуры воды в ходе эксперимента носили эпизодический характер, в связи с этим приводим данные, полученные нами в разные годы с использованием стандартного электронного термометра для воды. Так, на момент закладки икры в устройство 5 октября 2020 г. температура воды в реке Индэра составляла 6,3 °С, при завершении работ 7 октября – 4,1 °С. В более ранних исследова-

ниях в марте 2017 г. в реке Индэра фиксировалась температура воды (подо льдом) 0,1 °С; 12–15 мая 2014 г. она составляла 4–5 °С. По нашим наблюдениям, устойчивый ледовый покров на реке Индэра держится 7 месяцев – с середины октября до первой декады мая, далее наблюдается постепенный прогрев воды после схода снега и распаления льда на озерах, расположенных в истоке реки.

Появление диких личинок семги и кумжи в грунте мы отмечали методом электролова 20–23 июня 2018 г. при температуре воды 14–15 °С. У мальков наблюдался остаток желточного мешка 15–20% от веса особи. Таким образом, период инкубации длится с октября до мая, в мае–июне в гнездах находятся личинки семги, которые в конце июня выходят из грунта и расселяются на НВУ.

Результаты и обсуждение

В реке Индэра при постановке эксперимента обе отловленные самки атлантического лосося находились в завершающей стадии нереста, остаток икры был минимальным. Самец также был практически пустой, с минимальным остатком молок (брюшная полость впалая, особь в состоянии истощения, в полости замещающая жидкость вместе с остатками половых продуктов). Лов производился жаберной сетью (следует выполнять вдвоем) методом протаскивания сети по порогу. Ловцы с собой несут садок, после всплеска в месте контакта рыбы с сетью необходимо незамедлительно поймать рыбу и выпутать ее. У всех трех особей обьячеивания не происходило, в течение 10–15 секунд после всплеска рыба была посажена в садок. Следов повреждения, механических травм в результате воздействия сети на рыбу не обнаружено. В случае обьячеивания особей следует перерезать леску, не допуская грубого пропихивания рыбы через ячейки, как принято у рыбаков. Чтобы не допустить ожога рыб от теплых рук, работу проводили в неопределенных перчатках толщиной 5 мм.

После отлова производителей и выдерживания около 2 часов в проточном русловом садке произвели забор половых продуктов, оплодотворение проводили сухим методом. После смешивания икры со спермой провели активацию продуктов водой, промыли и далее поместили для набухания в реку на 7 часов. После завершения набухания из 800 икринок выявлено не более 10–12 неоплодотворенных. Часть икры использована для экспериментальной работы, 150 икринок загрузили в гнездо-инкубатор.

На первом этапе установки гнезда подготовили участок реки. Крупные валуны сложили грудой, расчистили площадку за крупным валуном для водозаборника, а затем канаву (шириной и глубиной по 10 см, протяженностью 2 м) для размещения соединительного патрубка. Помещенный на дно водозаборник зафиксировали отрезом арматуры с помощью забивающего приспособления. Заглубить арматуру на 30 см не составило труда, при каждом ударе происходило заглубление на 1–3 см, данный способ фиксации оказался очень простым и эффективным. Около 15–20 минут понадобилось для закапывания водозаборника/фильтра и соединительного патрубка. Снаряжение основного корпуса с закладкой икры не превысило 5 мин, установка, фиксация и закапывание основного корпуса заняли около 15 мин. В результате время установки инкубатора составило 50–60 мин, что дольше описанной методики для аналогичных устройств [Федорова и др., 2015; Ручьев и др., 2016], в которой время снаряжения одного диска насчитывало около 15 минут, но в приведенных устройствах емкость не превышала 500 икринок. Метод объемной закладки, при котором икринки с помощью мерного стаканчика с водой выливаются в инкубационные лотки и распределяются силиконовой кистью, также оказался быстрым и эффективным. При этом отход икринок от механического воздействия минимальный – возможно, погибшие икринки, обнаруженные при снятии устройства, стали следствием распределения икринок при закладке.

Снятие гнезда-инкубатора (рис. 4) проводили в июне 2021 года, после спада паводка. Устройство обнаружено на месте установки, без смещения. В целом на конструкции были заметны следы длительного нахождения в реке,

защитный чехол покрылся водорослями. Способ крепления компонентов к грунту реки оказался эффективным, часть валунов, которыми закладывали инкубатор, были снесены потоком, а устройство устояло. Проверка водозаборника/фильтра и соединительного патрубка на заиливание показала отсутствие в них песка и наличие незначительного количества мелкодисперсного ила. Это свидетельствует об эффективной работе фильтра с впускными отверстиями в дне элемента. Галька в фильтрующей камере эффективно выполняет функцию фильтра и дополнительного груза. Все крепежные хомуты на основном корпусе инкубатора оставались на месте, их пришлось срезать кусачками. Быстросъемные соединения, распределительная и собирающая решетка, инкубационные лотки не имели следов повреждений. Выпускной патрубок находился над поверхностью грунта, выпускное отверстие было свободно от наносов. Ограничивающие сетки с щелями также оказались чистыми и незасоренными – сохранялась вероятность того, что впускные отверстия забьет песком, но этого не произошло, все расчеты оказались верными. Проточность внутри устройства сохранилась даже спустя 8 месяцев автономной работы.

Эффективность выхода мальков из устройства определяли по остатку погибших икринок и личинок. Всего обнаружено две погибшие икринки в нижней лотке инкубатора и по одной – в среднем и верхнем слое инкубатора. По одной погибшей личинке с остатком желточного мешка 70–80% было в верхнем и среднем лотках. Всего из 150 икринок инкубацию завершили 146 эмбрионов, покинули устройство 144 малька. Эффективность выклева личинок составила 97,2%, эффективность выхода мальков составила 96%. Данный показатель является достаточно высоким, но следует отметить,



а



б



в

Рис. 4. Река Индэра. Этапы снятия гнезда, разборка:

а – подъем гнезда из реки, б – снятие защитного чехла, в – гнездо «Salmo-3000» после установки

Fig. 4. Indyora River. Stages of the nest removing, disassembly:

а – lifting the nest from the river, б – removing the protective cover, в – nest «Salmo-3000» after installation

что устройство было установлено с частичной загрузкой и при закладке с полной загрузкой возможно ожидать незначительного увеличения процента отхода личинок и эмбрионов.

После снятия инкубатора все элементы промыли проточной водой (было необходимо смыть только мелкодисперсный ил), просушили и поместили на хранение. Устройство пригодно для повторного использования, без необходимости проведения ремонта или дополнительной промывки. Для снятия крепежных отрезков арматуры следует использовать щипцы с длинными ручками, поскольку арматура прочно закрепляется в седиментированном грунте.

Испытания гнезд-инкубаторов «Salmo-3000» в р. Индёра проводили по полноцикловой технологии [Павлов и др., 2014]. В данном регионе она была предпочтительна, так как поблизости отсутствуют рыболовные заводы и икру негде инкубировать до стадии «глазок». Кроме того, стадия «глазок» у атлантического лосося наступает в марте–апреле, когда на реках сохраняется толстый ледовый покров и закладка инкубатора с выносным водозаборником крайне затруднительна – под каждое устройство необходима прорубь длиной не менее 3 м и шириной 1 м. По нашему опыту, три человека могут сделать подходящую прорубь в течение двух дней при толщине льда около 1 м, с учетом короткого светового дня. В некоторых случаях короткоцикловая технология незаменима при зарыблении труднодоступных рек и притоков, где доставку икры осуществляют с использованием снегоходов по льду, но в этих работах следует применять устройства без выносного водозаборника с длинным (2 м и более) соединительным патрубком. При проведении таких работ гнезда-инкубаторы устанавливаются в пропиленные во льду майны или промоины на выбранные еще осенью площадки, на которых не происходит «перепахивания» грунта при весеннем ледоходе. Ранее короткоцикловая технология была успешно апробирована нами в 2008, 2011 и 2014 гг. на реках Суна, Лижма и Улмосенйоки (бассейны Онежского и Ладожского озер), где выход диких личинок пресноводного лосося составил 95–97% [Веселов и др., 2011, 2013; Ручьев и др., 2016]. В эксперименте учитывали, что наиболее критичный период инкубации икры связан с переходом зимней межени в паводковый режим, когда поступающая внутрь вода может существенно насыщаться губительными для эмбрионов взвесями детрита, ила или минеральными частицами [Казаков, 1982]. В нашем случае превышения содержания частиц ила в устройстве обнаружить не удалось.

Разработанное нами устройство ориентировано в основном на одиночный способ установки с заданной плотностью 1 инкубатор на 1,0–1,5 тыс. м². Испытания в реках показали, что они устойчивы к паводкам, так как находятся между возвышающимися валунами, и удобны для использования в порогах рек с неровным рельефом дна. Глубины на участке должны составлять не менее 0,3 м, скорость течения – не менее 0,6 и не более 1,0 м/с. Также следует внимательно выбирать места установки гнезд: на них скорость течения у поверхности воды должна быть в пределах 0,6–0,9 м/с, а глубина составлять 0,3–0,7 м. Такие показатели типичны для естественных нерестовых участков лососевых рыб. При колебании уровня воды в реке это позволяет избежать обсыхания или промерзания гнезд в зимнюю межень [Смирнов, 1979; Tonina, Buffington, 2009]. Также для установки не следует избирать узкие канализованные участки – в период паводка здесь скорости течения становятся критическими, предпочтительны предперекатные участки перед разливом на сравнительно широкий пережат или порог.

В европейских странах для умеренного климата чаще всего используют русловой тип забора воды. В этом случае приходится бороться с поступлением внутрь инкубаторов губительных для эмбрионов частиц ила или детрита, в связи с чем устройства необходимо периодически обслуживать, заменяя фильтры и удаляя погибших личинок [Brenner, Schneider, 2005]. В условиях сурового климата северо-запада России, с длительным, до 8 месяцев, периодом ледостава, обслуживаемые устройства непригодны, т. к. стоимость их обслуживания значительно повышается, делая их применение нерентабельным. В связи с этим возникает необходимость разработки и применения необслуживаемых устройств, запитанных на естественно очищенном подрусловом потоке [Лупандин и др., 2005; Веселов и др., 2011, 2013; Федорова и др., 2015]. Апробация гнезда-инкубатора «Salmo-3000» показала его эффективность и автономность более 8 месяцев, с октября по июнь. Таким образом, наша разработка полностью соответствует критериям необслуживаемых гнезд-инкубаторов, что позволяет применять их во всех климатических зонах России для инкубации икры лососевых видов рыб рода *Salmo*. Успешный опыт апробации гнезда-инкубатора с частичной загрузкой позволяет провести второй этап испытаний устройства с полной загрузкой, и в случае высокой эффективности на втором этапе возможно рекомендовать устройство для массового применения.

Заключение

Проведенные в 2020–2021 году испытания гнезда-инкубатора икры «Salmo-3000» с частичной загрузкой 150 икринок атлантического лосося по полноцикловой технологии (автономность 8 месяцев) оказались успешными, удалось получить 144 жизнестойких малька семги. Всего было апробировано одно устройство. Эффективность выклева личинок составила 97,3 %, выход малька – 96,0 %. В ходе работ единственным недостатком устройства стала трудоемкость его установки, связанная с необходимостью подготовить дно реки на участке установки, а также покрыть устройство и все его компоненты крупными валунами, что в условиях холодной (5–6 °С) воды вынуждает использовать гидрокостюм (использовали верхнюю часть от гидрокостюма 7 мм, в сочетании с вейдерсами, без погружения работника в воду).

Также отработана методика отлова производителей атлантического лосося непосредственно на нерестилище в период нереста, работа на завершающей стадии нереста не помешала рыбе сформировать естественные бугры. Одним из преимуществ данной методики является возможность применения ее на малых реках, где нецелесообразно устанавливать рыбоучетные заграждения и выдерживать производителя в течение лета до созревания половых продуктов. Исключение отловленных особей из естественного нереста в рамках апробированной методики наносит некоторый ущерб популяции, но он полностью компенсируется установкой гнезд-инкубаторов с полученной от выловленных самок икрой. В результате исключаются потери икры при естественном нересте до 50 % от плодовитости самки. Также самцы, используемые для оплодотворения, сразу выпускаются в среду, без какого-либо вреда для них, и они способны продолжить нерест с оставшимися в реке самками. Самки, от которых была получена икра, после выдерживания в садках также выпускаются обратно в среду. Мягкое сдаивание икры, исключение травм при копании естественного гнезда также позволяют самкам восстановить силы и успешно скатиться в нагульный водоем весной, что позволит им участвовать в последующих нерестах.

Испытания гнезда-инкубатора «Salmo-3000» показали, что устройства с ярусным расположением инкубационных лотков в три слоя с канавками, в сочетании с распределительной решеткой для воды, выносным водозаборником/фильтром, значительно эффективнее по емкости закладываемой икры, чем одноярусные

устройства. Наличие ограничивающих решеток в лотках способствовало надежной и быстрой загрузке лотков и сборке основного корпуса инкубатора, при перемещении лотков икра не выплескивалась через подающие и выпускные отверстия. После выклева все личинки находились в инкубационных лотках и только после поднятия «на плав» успешно покинули инкубатор через выпускной патрубок. Применение арматуры из стеклопластика позволило сохранить устройство в условиях сильного весеннего паводка (уровень подъема воды до 2 м) в арктической реке, использование в качестве груза и маскировки крупных валунов позволило избежать разрушения устройства вандалами (рыбаки в большом количестве посещают данный участок реки). Одним из недостатков стеклопластиковой арматуры стала сложность ее извлечения при снятии устройства, пришлось прибегнуть к помощи клещей – арматура плотно держалась в седиментированном грунте реки. В целом эффективность выклева личинок составила 97–98 %, выход из гнезд мальков составил 96 %.

Таким образом, результаты выполненных ранее и в данной работе испытаний позволяют рекомендовать для внезаводского воспроизводства атлантического лосося и кумжи гнезда-инкубаторы «Salmo-3000» после проведения второго этапа испытания устройств с полной загрузкой. Предпочтительно, чтобы они были установлены одиночным способом с плотностью 1 устройство на 1000–1500 м². Этим обеспечивается плотность мальков после выхода 150–200 экз./100 м². Сложность и трудоемкость установки позволяет сохранить устройство и икру при ледоходе, конструктивные решения обеспечивают защиту и устойчивость гнезд на неровном дне в паводки, устойчивость к большому весу (наступившего человека или зверя).

После завершения второго этапа испытаний с полной загрузкой гнезда-инкубаторы планируется использовать при восстановлении численности популяций и воссоздании стад лососевых видов рыб в реках с критически низким количеством производителей или с утраченными популяциями атлантического лосося и кумжи.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (тема «Закономерности функционирования и динамика сообществ гидробионтов водных экосистем Европейского Севера» (0218-2019-0081)).

Литература

Веселов А. Е., Аликов Л. В., Скоробогатов М. А., Зубченко А. В., Калюжин С. М., Шустов Ю. А., Потуткин А. Г. Искусственная инкубация икры атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в естественных условиях // Труды КарНЦ РАН. 2007. Вып. 11. С. 14–19.

Веселов А. Е., Павлов Д. С., Скоробогатов М. А., Ефремов Д. А., Белякова Е. Н., Потапов К. Ю. Опыт искусственной инкубации икры атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в р. Суне (бассейн Онежского озера) // Труды КарНЦ РАН. 2011. Вып. 3. С. 28–38.

Веселов А. Е., Павлов Д. С., Скоробогатов М. А., Ефремов Д. А., Нагирия Г. А., Ручьев М. А. Результаты испытаний новой конструкции гнезда-инкубатора лососевой икры в речных условиях // Труды КарНЦ РАН. 2013. № 3. С. 179–184.

Ефремов Д. А., Веселов А. Е., Скоробогатов М. А. Гнездо-инкубатор для икры лососевых рыб в естественных условиях. Патент на полезную модель № RU159183, приоритет 06.10.2015. 2016. 4 с.

Ефремов Д. А., Веселов А. Е., Ручьев М. А., Скоробогатов М. А., Федорова Л. К., Мадудин А. И. Испытание гнезд-инкубаторов икры кеты (*Oncorhynchus keta*) «Шайба 400» в малых притоках реки Малка (о. Сахалин) // Труды КарНЦ РАН. 2019. № 6. С. 57–73. doi: 10.17076/eb1019

Казаков Р. В. Биологические основы разведения атлантического лосося. М.: Легк. и пищ. пром-сть, 1982. 144 с.

Калюжин С. М. Атлантический лосось Белого моря: проблемы воспроизводства и эксплуатации. Петрозаводск: ПетроПресс, 2004. 264 с.

Лупандин А. И., Павлов Д. С., Веселов А. Е., Калюжин С. М. Искусственное воспроизводство атлантического лосося (*Salmo salar*) в естественных условиях // Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2005. С. 434–445.

Павлов Д. С., Скоробогатов М. А., Веселов А. Е., Калюжин С. М., Волков Б. А. Устройство для инкубации икры в естественных условиях. Патент на полезную модель № 99688. Бюл. № 33 от 2010. 4 с.

Павлов Д. С., Веселов А. Е., Скоробогатов М. А., Волков Б. А. Устройство для инкубации икры лососевых рыб в естественных условиях. Патент на полезную модель № 110229. Бюл. от 2011. 2 с.

Павлов Д. С., Веселов А. Е., Скоробогатов М. А., Волков Б. А., Ефремов Д. А. Устройство для инкуба-

ции икры и получения личинок лососевых рыб в естественных условиях. Патент на полезную модель № 127587. Бюл. № 13 от 2013. 4 с.

Павлов Д. С., Веселов А. Е., Скоробогатов М. А., Ефремов Д. А. Устройство для инкубации икры лососевых рыб в реках. Патент на полезную модель RU 147950. Опубликовано 20.11.2014. Бюл. № 32. 4 с.

Ручьев М. А., Ефремов Д. А., Скоробогатов М. А., Веселов А. Е. Испытание гнезд-инкубаторов икры кумжи (*Salmo trutta* L.) двухъярусной конструкции в реке Улмосенйоки (бассейн Ладожского озера) // Труды КарНЦ РАН. 2016. № 6. С. 91–98. doi: 10.17076/eb344

Смирнов Ю. А. Пресноводный лосось (экология, воспроизводство, использование). Л.: Наука, 1979. 156 с.

Федорова Л. К., Веселов А. Е., Ефремов Д. А., Скоробогатов М. А., Мадудин А. И. Внезаводской метод восстановления популяций как подход к сохранению биологического разнообразия тихоокеанских лососей // Современные проблемы исследования биоразнообразия растительных и животных сообществ и пути их сохранения: Сб. материалов междунар. науч.-практ. конф. (14–17 октября 2014). Ю-Сахалинск: Изд-во СахГУ, 2015. С. 90–96.

Brenner T., Schneider J. Der lachs kehrt zurück / Ministerium für Umwelt und Forsten Rheinland-Pfalz, 2005. 63 p.

Donaghy M. J., Verspoor E. A new design of in-stream incubator for planting out and monitoring Atlantic salmon eggs // N. Am. J. Fish. Manag. 2000. Vol. 20. P. 521–527. doi: 10.1577/1548-8675(2000)020<0521:ANDOII>2.3.CO;2

Dumas J., Marty S. A new method to evaluate egg-to-fry survival in salmonids, trials with Atlantic salmon // J. Fish Biol. 2006. Vol. 68. P. 284–304. doi: 10.1111/j.1095-8649.2005.00907.x

Pander J., Schnell J., Sternecker K., Geist J. The «egg sandwich» a method for linking spatially resolved salmonid hatching rates with habitat variables in stream ecosystems // J. Fish Biol. 2009. Vol. 74. P. 683–690. doi: 10.1111/j.1095-8649.2008.02145.x

Tonina D., Buffington J. M. A tree-dimensional model for analyzing the effects of salmon redds on hyporheic exchange and egg pocket habitat // Can. J. Fish Aquat. Sci. 2009. No. 66. P. 2157–2173. doi: 10.1139/F09-146

Поступила в редакцию 29.09.2021

References

Efremov D. A., Veselov A. E., Skorobogatov M. A. Gnezdo-inkubator dlya ikry lososevykh ryb v estestvennykh usloviyakh [Incubation nest for salmon eggs under natural conditions]. Patent for utility model no. RU159183, priority 11.06.2015. 2016. 4 p.

Efremov D. A., Veselov A. E., Ruch'ev M. A., Skorobogatov M. A., Fedorova L. K., Madudin A. I. Ispytanie gnezd-inkubatorov ikry kety (*Oncorhynchus keta*) «Shaiba 400» v malykh pritokakh reki Malka (o. Sakha-

lin) [Trials of “Shayba 400” incubation nests for chum salmon (*Oncorhynchus keta*) eggs in small tributaries to the Malka River (Sakhalin Island)]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2019. No. 6. P. 91–98. doi: 10.17076/eb344

Fedorova L. K., Veselov A. E., Efremov D. A., Skorobogatov M. A., Madudin A. I. Vnezavodskoi metod vosstanovleniya populyatsii kak podkhod k sokhraneniyu biologicheskogo raznoobraziya tikhookeanskikh lososei

[Extra factory method of populations restoration as an approach to the conservation of biological diversity of the Pacific salmon]. *Sovr. probl. issled. bioraznoobraziya rast. i zhivot. soobshchestv i puti ikh sokhraneniya*: Sb. mat. mezhdunar. nauch.-prakt. konf. (14–17 okt. 2014 g.) [Current iss. of plant and animal communities biodiversity and ways of their conservation: Proceed. int. sci.-pract. conf. (Oct. 14–17, 2014)]. Yu-Sakhalinsk: SakhSU, 2015. P. 90–96.

Kazakov R. V. Biologicheskie osnovy razvedeniya atlanticheskogo lososya [Biological bases of the Atlantic salmon cultivation]. Moscow: Legk. i pishch. prom., 1982. 144 p.

Lupandin A. I., Pavlov D. S., Veselov A. E., Kalyuzhin S. M. Iskusstvennoe vosproizvodstvo atlanticheskogo lososya (*Salmo salar*) v estestvennykh usloviyakh [Artificial reproduction of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) under natural conditions]. *Fund. osnovy upravleniya biol. resursami* [Fundamentals of biol. resources management]. Moscow: KMK, 2005. P. 434–445.

Kalyuzhin S. M. Atlanticheskii losos' Belogo morya: problemy vosproizvodstva i ekspluatatsii [Atlantic salmon of the White Sea: problems of reproduction and exploitation]. Petrozavodsk: PetroPress, 2004. 264 p.

Pavlov D. S., Skorobogatov M. A., Veselov A. E., Kalyuzhin S. M., Volkov B. A. Ustroistvo dlya inkubatsii ikry v estestvennykh usloviyakh [The device for eggs incubation under natural conditions]. Patent for utility model no. 99688. Bull. no. 33 dated 2010. 4 p.

Pavlov D. S., Veselov A. E., Skorobogatov M. A., Volkov B. A. Ustroistvo dlya inkubatsii ikry lososevykh ryb v estestvennykh usloviyakh [The device for salmon eggs incubation under natural conditions]. Patent for utility model no. 110229. Bull. dated 2011. 2 p.

Pavlov D. S., Veselov A. E., Skorobogatov M. A., Volkov B. A., Efremov D. A. Ustroistvo dlya inkubatsii ikry i polucheniya lichinok lososevykh ryb v estestvennykh usloviyakh [The device for eggs incubation and salmon larvae breeding under natural conditions]. Patent for utility model no. 127587. Bull. no. 13 dated 2013. 4 p.

Pavlov D. S., Veselov A. E., Skorobogatov M. A., Efremov D. A. Ustroistvo dlya inkubatsii ikry lososevykh ryb v rekakh [The device for salmon eggs incubation in rivers]. Patent for utility model no. RU 147950. Dated. 20.11.2014. Bull. no. 32. 4 p.

Ruch'ev M. A., Efremov D. A., Skorobogatov M. A., Veselov A. E. Ispytanie gnezd-inkubatorov ikry kumzhi (*Salmo trutta* L.) dvukh'yarusnoi konstruktsii v reke Ulmosenioki (bassein Ladozhskogo ozera) [Trials of two-level nests for incubation of brown trout (*Salmo trutta* L.) eggs in the Ulmosenjoki River (Lake Ladoga

Catchment)]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2016. No. 6. P. 91–98. doi: 10.17076/eb34

Smirnov Yu. A. Presnovodnyi losos' (ekologiya, vosproizvodstvo, ispol'zovanie) [Landlocked salmon (ecology, reproduction, and management)]. Leningrad: Nauka, 1979. 156 p.

Veselov A. E., Alikov L. V., Skorobogatov M. A., Zubchenko A. V., Kalyuzhin S. M., Shustov Yu. A., Potutkin A. G. Iskusstvennaya inkubatsiya ikry atlanticheskogo lososya (*Salmo salar* L.) v estestvennykh usloviyakh [Artificial incubation of eggs of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) under natural conditions]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2007. Iss. 11. P. 14–19.

Veselov A. E., Pavlov D. S., Skorobogatov M. A., Efremov D. A., Belyakova E. N., Potapov K. Yu. Opyt iskusstvennoi inkubatsii ikry atlanticheskogo lososya (*Salmo salar* L.) v r. Sune (bassein Onezhskogo ozera) [An experience of artificially incubating Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) eggs in the Suna River (Lake Onega Basin)]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2011. No. 3. P. 28–38.

Veselov A. E., Pavlov D. S., Skorobogatov M. A., Efremov D. A., Nagirnyak G. A., Ruch'ev M. A. Rezul'taty ispytaniy novoi konstruktsii gnezda-inkubatora lososevoi ikry v rechnykh usloviyakh [Results of trials of a new design of the salmon eggs incubation redd in fluvial settings]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2013. No. 3. P. 179–184.

Brenner T., Schneider J. Der lachs kehrt zurück. Ministerium für Umwelt und Forsten Rheinland-Pfalz, 2005. 63 p.

Donaghy M. J., Verspoor E. A new design of in-stream incubator for planting out and monitoring Atlantic salmon eggs. *N. Am. J. Fish. Manag.* 2000. Vol. 20. P. 521–527. doi: 10.1577/1548-8675(2000)020<0521:ANDOII>2.3.CO;2

Dumas J., Marty S. A new method to evaluate egg-to-fry survival in salmonids, trials with Atlantic salmon. *J. Fish Biol.* 2006. Vol. 68. P. 284–304. doi: 10.1111/j.1095-8649.2005.00907.x

Pander J., Schnell J., Sternecker K., Geist J. The «egg sandwich» a method for linking spatially resolved salmonid hatching rates with habitat variables in stream ecosystems. *J. Fish Biol.* 2009. Vol. 74. P. 683–690. doi: 10.1111/j.1095-8649.2008.02145.x

Tonina D., Buffington J. M. A tree-dimensional model for analyzing the effects of salmon redds on hyporheic exchange and egg pocket habitat. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 2009. No. 66. P. 2157–2173. doi: 10.1139/F09-146

Received September 29, 2021

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ефремов Денис Александрович

научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910

инженер
Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН
Ленинский пр., 33, Москва, Россия, 119071
эл. почта: denisefremov@list.ru
тел.: +79114103105

Скоробогатов Михаил Александрович

научный сотрудник, д. т. н.
Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН,
Ленинский пр., 33, Москва, Россия, 119071

ведущий научный сотрудник
Тверской государственной технической университет
наб. Афанасия Никитина, 22, Тверь, Россия, 170026
эл. почта: skorobogatov1@rambler.ru
тел.: +79109366948

Потуткин Александр Геннадьевич

научный сотрудник
Полярный филиал ФГБНУ «ВНИРО»
(«ПИНРО» им. Н. М. Книповича)
ул. Академика Книповича, 6, Мурманск, Россия, 183038
эл. почта: potutkin@pinro.ru
тел.: +79533015798

CONTRIBUTORS:

Efremov, Denis

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia

A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution,
Russian Academy of Sciences
33 Leninsky Ave., 119071 Moscow, Russia
e-mail: denisefremov@list.ru
tel.: +79114103105

Skorobogatov, Mikhail

A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution,
Russian Academy of Sciences
33 Leninsky Ave., 119071 Moscow, Russia

Tver State Technical University
22 Nab. Afanasia Nikitina, 170026, Tver, Russia
e-mail: skorobogatov1@rambler.ru
tel.: +79109366948

Potutkin, Alexander

Polar Branch of the Russian Federal Research Institute
of Fisheries and Oceanography
("PINRO" named after N. M. Knipovich)
6 Academician Knipovich St., 183038 Murmansk, Russia
e-mail: potutkin@pinro.ru
tel.: +79533015798

УДК 582.475.4:576.356

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА *PINUS SYLVESTRIS* L., ПРОИЗРАСТАЮЩЕЙ В РАЙОНЕ СЕГЕЖСКОГО ЦБК

Р. В. Игнатенко

Отдел комплексных научных исследований КарНЦ РАН, Петрозаводск, Россия

Представлены результаты цитогенетического анализа семенного потомства *Pinus sylvestris*, произрастающей в 6,5 км от Сеgezского целлюлозно-бумажного комбината. Исследование метафазных пластинок, обработанных 1% раствором колхицина, показало, что у 60 % проростков в корневой меристеме встречаются полиплоидные клетки. Зарегистрированы также анеуплоидия, дицентрические и кольцевые хромосомы. Исследование митотического деления (без обработки колхицином) на стадиях метафазы и ана-телофазы выявило, что средний уровень патологий митоза составил $4,2 \pm 0,2$ % и не превышает нормы спонтанного мутирования – 5 %. Спектр патологий митоза представлен 10 типами: забегание, обособление, фрагментация, кольцевые хромосомы, отставание, мосты, многополюсное и хаотическое расхождение хромосом, микроядра, сложные (множественные) нарушения. Микроядра в клетках на стадии интерфазы митоза встречались у 53 % изученных проростков, их доля сильно варьировала от 0,1 до 0,8 % и в среднем составляла $0,12 \pm 0,03$ %. Анализ цитогенетических параметров у проростков *Pinus sylvestris* выявил высокую гетерогенность семенного потомства. По результатам кластерного анализа было выделено несколько групп, которые сильно различались по числу пролиферирующих клеток на стадиях метафазы и ана-телофазы: первая группа – $116,0 \pm 5,8$ шт., вторая – $200,4 \pm 6,0$ шт. и третья – $328,8 \pm 13,2$ шт. Особый интерес представляют проростки, отнесенные к третьей группе, поскольку у них более активно происходит деление клеток, увеличивается спектр типов нарушений и доля микроядер, но при этом снижается частота патологий митоза. Полученные данные могут свидетельствовать о генотоксическом воздействии на растения аэротехногенного загрязнения. Подобные исследования на данной территории осуществлены впервые, однако для понимания механизмов воздействия поллютантов на цитогенетические параметры растительных организмов необходимо их дальнейшее проведение, а также анализ состояния атмосферного воздуха вблизи Сеgezского ЦБК.

Ключевые слова: аэротехногенное загрязнение; Карелия; подзона северной тайги; микроядра; патологии митоза; популяции; цитогенетический анализ; сосна обыкновенная; число хромосом.

R. V. Ignatenko. CYTOGENETIC STUDIES OF THE SEED PROGENY OF *PINUS SYLVESTRIS* L. GROWING IN THE SEGEZHA PULP AND PAPER MILL AREA

The results of a cytogenetic analysis of the *Pinus sylvestris* seed progeny growing 6.5 km from the Segezha Pulp and Paper Mill are presented. The study of metaphase plates treated with 1% colchicine solution showed 60 % of seedlings contained polyploid cells in the root meristem. Aneuploidy, dicentric and ring chromosomes were also detected.

A study of mitotic division (without colchicine treatment) in the metaphase and ana-telophase stages revealed that the average level of mitotic pathologies was 4.2 ± 0.2 % and did not exceed the normal rate of spontaneous mutation (5 %). The spectrum of mitosis pathologies is represented by 10 types: chromosome leading, isolation, fragmentation, ring chromosomes, lagging, bridges, multipolar and chaotic chromosome divergence, micronuclei, complex (multiple) disorders. Micronuclei in cells in the mitotic interphase were found in 53 % of the examined seedlings; their proportion varied greatly from 0.1 to 0.8 % and averaged 0.12 ± 0.03 %. Analysis of cytogenetic parameters of the *Pinus sylvestris* seedlings revealed high heterogeneity of the seed offspring. Cluster analysis differentiated the offspring into several groups which differed greatly in the number of proliferating cells in the metaphase and ana-telophase: group 1 – 116.0 ± 5.8 cells, group 2 – 200.4 ± 6.0 cells, and group 3 – 328.8 ± 13.2 cells. Of particular interest are the seedling assigned to the third group, since they have more active cell division, a wider range of disorders and a higher proportion of micronuclei, but at the same time a lower frequency of mitotic pathologies. These data probably indicate the genotoxic effect of airborne industrial pollution on the plants. This was the first study of this kind in this area, but more of such studies, together with the analysis of the state of atmospheric air near the Segezha Pulp and Paper Mill, are needed to understand the mechanisms of pollution effect on cytogenetic parameters of plant organisms.

Keywords: airborne industrial pollution; Karelia; northern taiga subzone; micronuclei; mitotic pathologies; populations; cytogenetic analysis; Scots pine; number of chromosomes.

Введение

Бореальные леса выполняют важнейшие биосферные функции и имеют большое экономическое значение. Однако на протяжении последних десятилетий данные экосистемы испытывают постоянно увеличивающиеся нагрузки [Ярмишко, 2007]. В настоящее время на территории Европейского Севера России одним из основных факторов (после рубок и пожаров), который оказывает существенное влияние на функционирование лесных экосистем, является промышленное атмосферное загрязнение [Yarmishko, Ignateva, 2019]. В связи с этим необходимы исследования, направленные на выявление особенностей реакций лесных фитоценозов на изменение характеристик внешней среды. При этом важно использовать эффективные и адекватные методы оценки. Одним из таких методов является цитогенетический анализ, позволяющий на самых ранних этапах развития организма выявить нарушения, которые наступают, как правило, до появления морфологических, физиологических и других отклонений от нормы, а также дающий возможность оценить состояние всего генома [Daev et al., 2015].

В Республике Карелия имеется ряд крупных предприятий, которые являются источниками техногенного загрязнения [Государственный..., 2019, 2020 и др.]. В подзоне северной тайги на берегу озера Выгозеро располагается

Сегежский целлюлозно-бумажный комбинат (Сегежский ЦБК), основанный в 1939 г. В результате своей деятельности данное предприятие выбрасывает в воздушный бассейн оксиды углерода, серы, азота, сероводород и др. В период с 2008 по 2012 г. отмечался повышенный уровень загрязнения атмосферного воздуха в г. Сегеже, основным источником которого послужил сероводород [Государственный..., 2010, 2013]. Однако в последнее время сведения о выбросах загрязняющих веществ в атмосферу в Сегеже перестали публиковать в официальных документах [Государственный..., 2019, 2020].

Целью нашего исследования являлось проведение цитогенетического анализа семенного потомства *Pinus sylvestris*, произрастающей в районе Сегежского ЦБК.

Материалы и методы

В качестве материала для исследований использовали популяционную смесь семян *Pinus sylvestris* L. урожая 2018 г., собранных в среднемозрастном сосняке черничном на территории Сегежского участкового лесничества. Квартал, в котором проходил сбор семян, находился в 6,5 км южнее Сегежского ЦБК. Семена для анализа были предоставлены отделом «Карельская лесосеменная станция» Центра защиты леса Ленинградской области (ФБУ «Рослесозащита»).

Для цитогенетического анализа у пророщенных семян использовали кончики корешков, достигших длины 5–15 мм. Изучали следующие цитогенетические показатели: число хромосом; число клеток, частоту и типы патологий митоза на стадиях метафазы, ана-телофазы (% от общего числа делящихся клеток на тех же стадиях); частоту встречаемости микроядер [Горячкина, Сизых, 2012; Машкина и др., 2012]. Для этого кончики корешков фиксировали в спиртово-уксусной смеси (3 части 96% этилового спирта и 1 часть ледяной уксусной кислоты) в течение суток [Правдин и др., 1972; Пухальский и др., 2007]. Давленные препараты готовили по стандартным методикам [Правдин и др., 1972]. Для подсчета числа хромосом перед фиксацией материал обрабатывали 1% водным раствором колхицина в течение 5 ч, выдерживали в 4% растворе железосамонийных квасцов в течение 10–15 мин. и окрашивали 1% ацетогематоксилином. Препараты просматривали под микроскопом Carl Zeiss Primo Star (Германия) при увеличении 40х. Для микрофотосъемки использовали цифровую камеру-окуляр ADFstd 10. Проанализировано 15 проростков семян (276 метафазных пластинок), обработанных 1% раствором колхицина, и 45 проростков без обработки (9161 клетка на стадиях метафазы и ана-телофазы митоза).

Статистическая обработка данных осуществлялась в среде Microsoft Excel и PAST. Выборки проверялись на нормальность с использованием критерия Шапиро – Уилка. Для оценки значимости различий применяли критерий Манна – Уитни. Кластерный анализ проводили с использованием метрики нормированного Евклида, стратегия классификации – группового соседа. В матрицу данных вносили значения следующих цитогенетических показателей каждого из проростков: число пролиферирующих клеток на стадиях метафазы и ана-телофазы митоза, долю клеток с патологиями митоза на данных стадиях, долю клеток в интерфазе с микроядрами, число типов патологий митоза. Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования ФИЦ «Карельский научный центр РАН».

Результаты и обсуждение

Проведенные кариологические исследования показали, что в диплоидном наборе *Pinus sylvestris*, произрастающей на территории Сегежского участкового лесничества, содержится 24 хромосомы ($2n=24$) (рис. 1, а). У 60 % изученных проростков обнаружена миксополиплоидия,

когда наряду с диплоидным числом хромосом встречались полиплоидные клетки (рис. 1, б). Полиплоидизация клеток в соматических тканях в процессе онтогенеза является широко распространенным явлением в растительном мире [Кунах, 1995]. Исследователи отмечают, что частота таких клеток возрастает при изменении условий произрастания и особенно при воздействии на растения неблагоприятных факторов среды [Кунах, 1995, 2011; Седелникова 2015; Седелникова, Пименов, 2021].

На долю анеуплоидных клеток ($2n=21$, $2n=23$, $2n=25$, $2n=26$) из общего числа проанализированных метафазных пластинок в среднем приходилось $4,1 \pm 0,3$ %. При этом чаще всего наблюдалась моносомия ($2n-1$) (рис. 1, в). В результате исследования проростков, обработанных 1% раствором колхицина, зарегистрированы структурные мутации – кольцевые (рис. 1, г) и дицентрические хромосомы (рис. 1, в).

Анализ делящихся клеток, находящихся на разных стадиях митоза (метафаза и ана-телофаза), показал, что данный параметр сильно варьирует – от 81 до 407 шт. и в среднем составляет $203,6 \pm 11,7$ шт. Ранее нами было показано, что у проростков *Pinus sylvestris*, произрастающих на территории Лахденпохского участкового лесничества, которое располагается в подзоне средней тайги на юго-западе Карелии (вдали от крупных промышленных объектов и автомагистралей), число делящихся клеток на данных стадиях митоза изменяется от 70 до 284 шт. и в среднем составляет $152,8 \pm 9,6$ шт. [Игнатенко и др., 2020]. Это существенно меньше, чем в популяциях *Pinus sylvestris* вблизи Сегежского ЦБК (U-test, $p < 0,01$). В рамках данного исследования мы не рассчитывали митотический индекс, однако можно предположить, что повышение уровня техногенного загрязнения может приводить к увеличению количества делящихся клеток. В пользу этого предположения свидетельствуют данные о том, что малые дозы радиации и химические мутагены способны стимулировать митотическую активность, а в некоторых случаях – ингибировать ее [Нариманов, Корыстов, 1997; Машкина и др., 2009].

В цитогенетическом анализе одним из ключевых показателей, который отражает степень повреждения ДНК, является уровень патологий митоза. Об интенсивности мутационного процесса в клеточных популяциях можно судить по частоте встречаемости нарушений митоза, а о степени повреждения генетического материала свидетельствует спектр патологий [Машкина и др., 2009]. Нами обнаружено, что в корневой меристеме всех изученных

проростков имеются клетки с патологиями митоза. Значения данного показателя варьируют от 1,4 до 9,6% и в среднем составляют $4,2 \pm 0,2\%$. Как показывают исследования, в норме уровень спонтанного мутационного процесса

для *Pinus sylvestris* в средней полосе России не должен превышать 5% [Butorina et al., 2001]. На основании этих и полученных нами данных можно заключить, что в большинстве клеток митотическое деление проходит нормально.

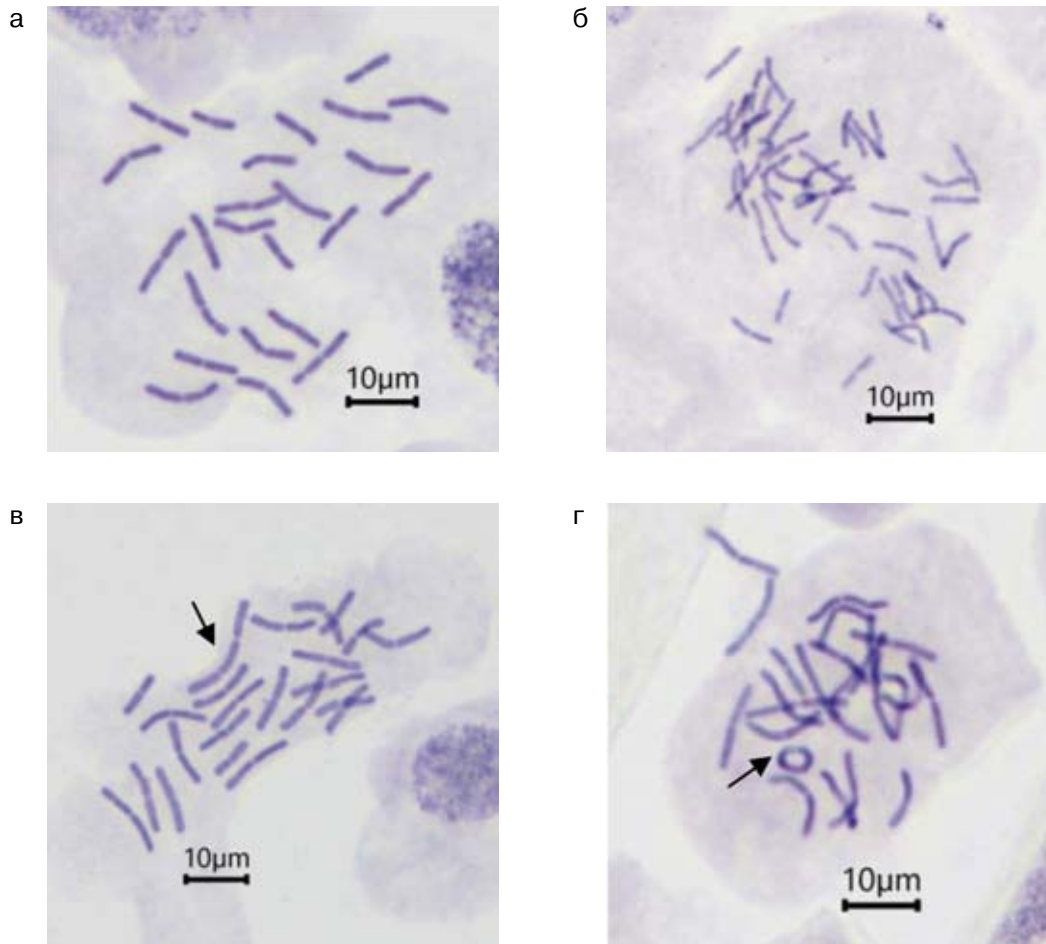


Рис. 1. Метафазные пластинки клеток корневой меристемы проростков *Pinus sylvestris*: а – клетка с диплоидным набором хромосом ($2n = 24$); б – полиплоидная клетка; в – анеуплоидная клетка ($2n-1 = 23$; дицентрическая хромосома указана стрелкой); г – кольцевая хромосома (указана стрелкой)

Fig. 1. Metaphase plates of cells in the root meristem of the *Pinus sylvestris* seed progeny: а – a cell with a diploid set of chromosomes ($2n = 24$); б – polyploid cell; в – aneuploid cell ($2n-1 = 23$; dicentric chromosome is indicated by an arrow); г – ring chromosome (indicated by an arrow)

В результате исследования патологических митозов выявлено, что на стадии метафазы нарушения наблюдались реже, чем на стадии ана-телофазы. Всего в метафазных пластинках зарегистрировано 4 типа нарушений. Так, чаще всего встречались геномные мутации – забегание ($1,2 \pm 0,2\%$) и обособление ($0,2 \pm 0,09\%$) хромосом, реже структурные aberrации – фрагментация ($0,02 \pm 0,02\%$) и кольцевые ($0,2 \pm 0,08\%$) хромосомы. На стадии

ана-телофазы выявлено 9 типов патологий (рис. 2): забегание, фрагментация, обособление, отставание, мосты, многополюсность, хаотическое расхождение хромосом, микроядра, сложные (множественные) нарушения. Наиболее часто в корневой меристеме проростков *Pinus sylvestris* встречались такие типы нарушений, как забегание и мосты (рис. 3). В среднем на долю этих нарушений приходилось $3,2 \pm 0,3$ и $2,3 \pm 0,4\%$ соответственно.

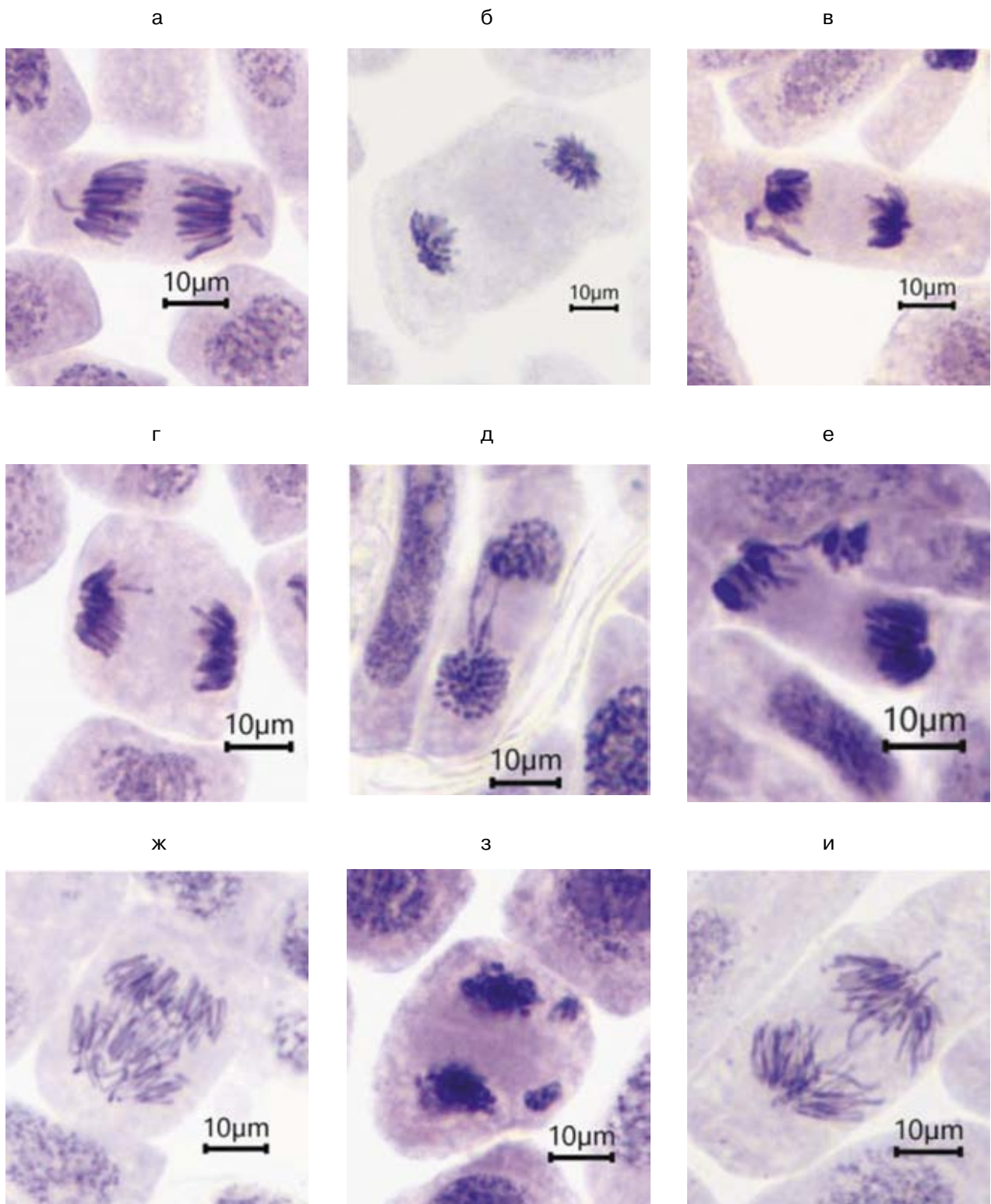


Рис. 2. Типы патологий на стадии ана-телофазы митоза в корневой меристеме проростков *Pinus sylvestris*:

а – забегание; б – фрагментация; в – обособление; г – отставание; д – мосты; е – многополюсность; ж – хаотическое расхождение хромосом; з – микроядра; и – сложное нарушение (мост+забегание)

Fig. 2. Types of pathologies at the stage of the ana-telophase of mitosis in the root meristem of the *Pinus sylvestris* seed progeny:

а – chromosome overrun; б – chromosome fragment; в – isolation of a group of chromosomes; г – lagging; д – double bridge; е – multipolar mitosis; ж – chaotic divergence of chromosomes; з – micronuclei; и – complex disturbances: bridge + running overrun

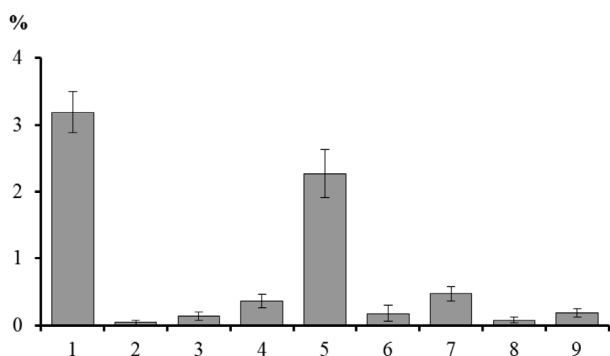


Рис. 3. Спектр нарушений митоза на стадии ана-телофазы у семенного потомства *Pinus sylvestris*.

Цифрами обозначены типы нарушений: 1 – забегание; 2 – фрагментация; 3 – обособление; 4 – отставание; 5 – мосты; 6 – многополюсность; 7 – сложные патологии; 8 – хаотическое расхождение хромосом; 9 – микроядра

Fig. 3. The spectrum of mitosis disturbances at the stage of ana-telophase in the root meristem of *Pinus sylvestris* seedlings.

The numbers indicate the types of mitosis disturbances: 1 – chromosome overrun; 2 – chromosome fragmentation; 3 – isolation of a group of chromosomes; 4 – chromosome lagging; 5 – bridges; 6 – multipolar mitosis; 7 – complex (multiple) violations; 8 – chaotic divergence of chromosomes; 9 – micronuclei

Наличие нерепарированных повреждений хромосом в большинстве случаев приводит к формированию микроядер, что вызывает нестабильность клеточных популяций [Ильинских и др., 1992]. Как известно, на рост значений данного показателя оказывают существенное влияние условия окружающей среды [Муратова, Седельникова, 2004; Горячкина, Сизых, 2012; Pardayeva et al., 2017]. Анализ наших данных показал, что в изученной выборке проростков *Pinus sylvestris* микроядра в клетках на стадии интерфазы митоза встречались достаточно часто (у 53 % образцов) и их доля сильно варьировала – от 0,1 до 0,8 %. В среднем доля клеток с микроядрами составляла $0,12 \pm 0,03$ %. Тогда как в семенном потомстве *Pinus sylvestris*, произрастающих вдали от крупных промышленных объектов на территории Сумского участкового лесничества (Беломорский район, Республика Карелия), доля клеток с микроядрами была существенно ниже и в среднем составила $0,02 \pm 0,007$ %. Предполагаем, что такое значительное увеличение доли клеток с микроядрами в корневой меристеме проростков *Pinus sylvestris*, произрастающих вблизи Сегежского ЦБК, может быть связано с аэротехногенным загрязнением данной территории.

Отметим, что полученные нами данные согласуются с результатами других авторов. Так, в частности, цитогенетические исследования

Pinus sylvestris, проведенные в Усманском бору в Воронежской области (эталон экологически безопасной территории), показали, что доля клеток с микроядрами в корневой меристеме не превышает 0,02 % [Butorina et al., 2007; Буторина и др., 2008; Машкина и др., 2009]. Тогда как у проростков *Pinus sylvestris* из насаждений, располагающихся в санитарной зоне вблизи ОАО «Алюминий Черноземья», доля клеток с микроядрами составила в среднем $0,2 \pm 0,03$ %, а число патологий митоза значительно превышало норму [Буторина и др., 2008]. Авторы предполагают, что полученные данные свидетельствуют о сильном воздействии антропогенного загрязнения на цитогенетическую систему изученных растений.

Нами также проведен кластерный анализ, в результате которого изученные проростки *Pinus sylvestris* были разделены на три группы. Для первой группы (12 шт., 27 % от общего числа проростков) характерно низкое число клеток, находящихся на стадиях метафазы и ана-телофазы ($116,0 \pm 5,8$ шт.), и небольшая доля клеток с микроядрами ($0,09 \pm 0,04$ %) (рис. 4, а, б). Во второй группе (24 шт., 53 %) число пролиферирующих клеток на данных стадиях митоза возрастает в 2 раза ($200,4 \pm 6,0$ шт.), а доля клеток с микроядрами увеличивается в 1,5 раза ($0,13 \pm 0,04$ %). Что касается третьей группы (9 шт., 20 %), число анализируемых клеток в ней варьирует от 285 до 407 шт., а на долю клеток с микроядрами приходится в среднем $0,16 \pm 0,06$ %.

Необходимо подчеркнуть, что число клеток в третьей группе на стадии метафазы возрастает в среднем в 3,2 раза, а на стадии ана-телофазы – в 2,4 раза по сравнению с первой группой. По всей видимости, у проростков из третьей группы происходит задержка митоза при переходе от метафазы к анафазе. Здесь осуществляется одна из проверок целостности генетического материала. При обнаружении слабых дефектов включается система ликвидации повреждений ДНК и восстановления ее исходной структуры [Машкина и др., 2009].

Стоит отметить, что частота патологий митоза в разных группах статистически значимо не отличается (рис. 4, в), а самое меньшее количество типов нарушений было у первой группы (рис. 4, г). Что касается самих типов патологий, то отличия между группами выявлены только по доле мостов. Так, она составляла в среднем $1,1 \pm 0,3$ и $3,0 \pm 0,8$ % для первой и третьей групп соответственно (U-test, $p < 0,05$). Возникновение мостов обусловлено объединением фрагментов, содержащих центромеру, в результате чего образуется дицентрическая хромосома, которая растягивается между

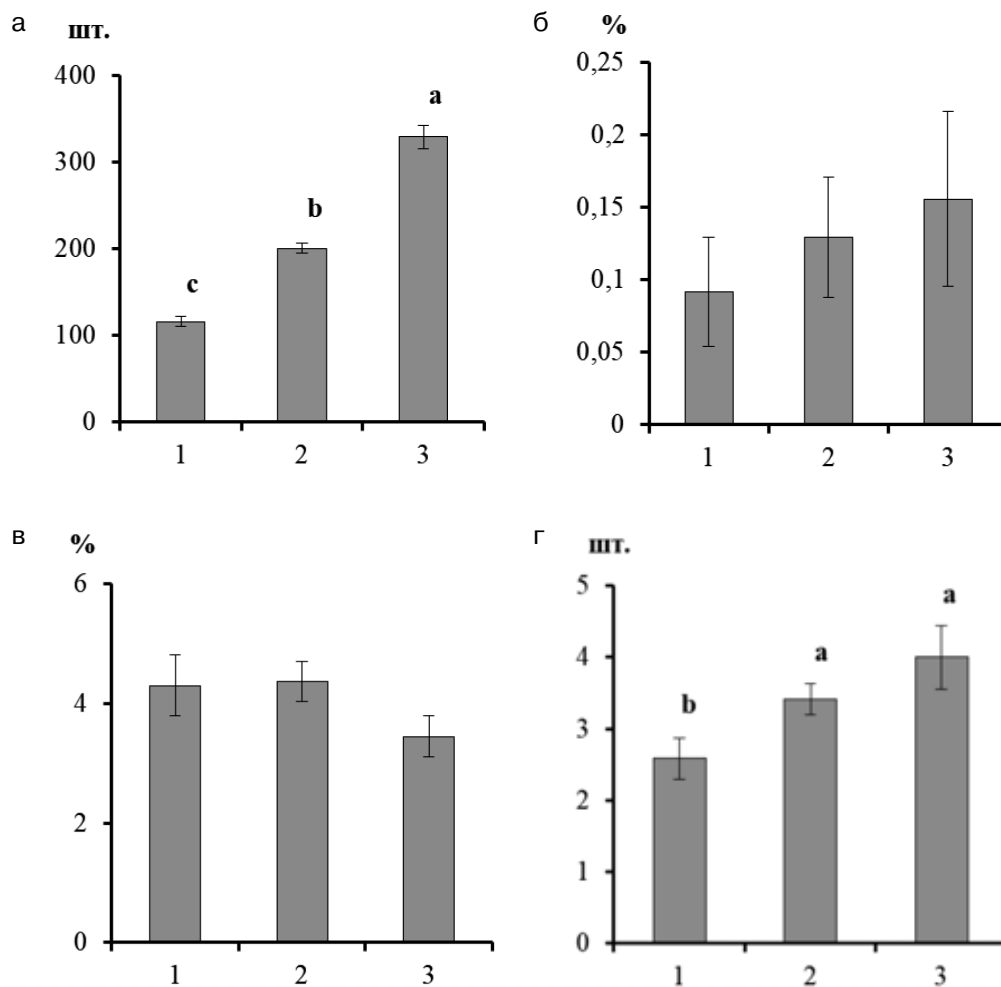


Рис. 4. Изменение цитогенетических параметров у проростков *Pinus sylvestris*:

а – число пролиферирующих клеток на стадии метафазы и ана-телофазы; б – доля клеток с микроядрами на стадии интерфазы; в – частота патологий митоза; г – число типов патологий митоза.

По оси абсцисс расположены номера групп. Разными латинскими буквами отмечены статистически значимые различия между средними значениями при $p < 0,001$ (а) и $p < 0,05$ (г)

Fig. 4. Changes in cytogenetic parameters in *Pinus sylvestris* seedlings from 3 groups:

а – the number of proliferating cells at the stage of metaphase and ana-telophase; б – the proportion of cells with micronuclei at the interphase stage; в – frequency of mitosis pathologies; г – the number of types of mitosis pathologies.

The abscissa indicates the group numbers. Various Latin letters mark statistically significant differences between the mean values at $p < 0.001$ (a) and $p < 0.05$ (r)

группами ана-телофазных хромосом и образует мост [Pardayeva et al., 2017]. Данный тип патологии связан с нарушением синтеза ДНК и РНК, а также разрывом молекулы ДНК [Муратова, Седельникова, 2004]. При этом может происходить перераспределение генетического материала, что, вероятно, повышает диапазон нормы реакции организма [Симаков, 1983]. Увеличение частоты встречаемости мостов в спектре патологий митоза может также свидетельствовать об активной работе системы репараций [Калаев, 2009]. Интересно, что в наших исследо-

ваниях в результате анализа различных типов патологий в общей выборке выявлена положительная корреляция между увеличением числа мостов и долей клеток с микроядрами (тест ранговой корреляции Спирмена $r = 0,39$; $p < 0,01$). Это указывает на повышение уровня мутационного процесса, особенно у растений из третьей группы. Об этом свидетельствует и наличие у 78% изученных проростков из данной группы сложных (множественных) патологий митоза, таких как мост+забегание, мост+обособление, мост+микроядра.

Заключение

Pinus sylvestris является признанным индикатором состояния окружающей среды [Kalashnik, 2008; Машкина и др., 2009; Гераськин и др., 2018]. Длительный репродуктивный цикл (более двух лет) у данного вида способствует накоплению в семенном материале некоторого количества повреждений ДНК, достаточного для индикации внешнего воздействия. Исследование семенного потомства деревьев *Pinus sylvestris*, произрастающих вблизи Сегежского ЦБК, показало, что аэротехногенное загрязнение, вероятно, оказывает генотоксическое воздействие на данные растения. Использование кластерного анализа позволило выделить три группы, что указывает на генетическую неоднородность семенного материала. При этом особый интерес представляют проростки, отнесенные к третьей группе, поскольку у них более активно происходит деление клеток, увеличивается спектр типов нарушений и доля микроядер, но при этом снижается частота патологий митоза.

Таким образом, представленное исследование может стать отправной точкой для проведения дальнейшего цитогенетического мониторинга вблизи Сегежского ЦБК, а также указывает на необходимость постоянного контроля за состоянием атмосферного воздуха в г. Сегеже.

Автор благодарит отдел «Карельская лесосеменная станция» Центра защиты леса Ленинградской области (ФБУ «Рослесозащита») за предоставленные для изучения семена *Pinus sylvestris*, Л. А. Ефимову за помощь в подготовке части микропрепаратов и их анализ, руководителя аналитической лаборатории Института леса КарНЦ РАН К. М. Никерова и научного сотрудника лаборатории экологической физиологии растений Института биологии КарНЦ РАН А. А. Игнатенко за обсуждение полученных результатов.

Исследование осуществлялось при финансовом обеспечении из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0185–2019–0093), а также при поддержке научно-образовательного центра мирового уровня «Российская Арктика: новые материалы, технологии и методы исследования».

Литература

Буторина А. К., Ермолаева О. В., Черкашина О. Н., Мазурова И. Э., Белоусов М. В., Чернодубов А. И. Перспективы использования цитогенетического анализа в лесоводстве на примере оценки состояния островных боров Воронежской области

// Успехи современной биологии. 2008. Т. 128, № 4. С. 400–408.

Гераськин С. А., Кузьменков А. Г., Васильев Д. В. Временная динамика цитогенетических эффектов в хронически облучаемых популяциях сосны обыкновенной // Радиационная биология. Радиоэкология. 2018. Т. 58, № 1. С. 74–84. doi: 10.7868/s0869803118010083

Горячкина О. В., Сизых О. А. Цитогенетические реакции хвойных растений в антропогенно нарушенных районах г. Красноярск и его окрестностей // Хвойные бореальной зоны. 2012. № 1–2. С. 46–51.

Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2019 году. Петрозаводск: Версо, 2020. 248 с.

Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2009 году. Петрозаводск: Карелия, 2010. 296 с.

Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2012 году. Петрозаводск: Два товарища, 2013. 328 с.

Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2018 году. Петрозаводск: Принт, 2019. 314 с.

Игнатенко Р. В., Галибина Н. А., Ефимова Л. А. Цитогенетическая характеристика *Pinus sylvestris* L. в лесных фитоценозах Карелии // Всероссийская научно-практическая конференция «Современное лесное хозяйство – проблемы и перспективы» (Воронеж, 3–4 декабря 2020). Воронеж, 2020. С. 36–39.

Ильинских Н. Н., Новицкий В. В., Ванчугова Н. Н., Ильинских И. Н. Микроядерный анализ и цитогенетическая нестабильность. Томск: Изд-во ТГУ, 1992. 269 с.

Калаев В. Н. Цитогенетические реакции листовых древесных растений на стрессовые условия и перспективы их использования для оценки генотоксичности окружающей среды: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Воронеж, 2009. 47 с.

Кунах В. А. Геномная изменчивость соматических клеток растений. 2. Изменчивость в природе // Биополимеры и клетка. 1995. Т. 11, № 6. С. 5–40.

Кунах В. А. Пластичность генома соматических клеток и адаптивность растений // Молекулярная и прикладная генетика. 2011. Т. 12. С. 7–14.

Машкина О. С., Калаев В. Н., Мурая Л. С., Леликова Е. С. Цитогенетические реакции семенного потомства сосны обыкновенной на комбинированное антропогенное загрязнение в районе Новолипецкого металлургического комбината // Экологическая генетика. 2009. № 3. С. 17–29. doi: 10.17816/ecogen7317-29

Машкина О. С., Тихонова И. В., Муратова Е. Н., Мурая Л. С. Цитогенетические особенности семенного потомства карликовых сосен на Юге Восточной Сибири // Хвойные бореальной зоны. 2012. № 1–2. С. 127–135.

Муратова Е. Н., Седельникова Т. С. Геномные и хромосомные мутации у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в экстремальных условиях произрастания // Хвойные бореальной зоны. 2004. Т. 22. № 1–2. С. 128–140.

Нариманов А. А., Корыстов Ю. Н. Стимулирующее действие малых доз ионизирующего излучения

на развитие растений // Радиационная биология. Радиоэкология. 1997. Т. 37, № 3. С. 312–319.

Правдин Л. Ф., Бударрагин В. А., Круклис М. В., Шершукова О. П. Методика кариологического изучения хвойных пород // Лесоведение. 1972. Т. 2. С. 67–75.

Пухальский В. А., Соловьев А. А., Бадаева Е. Д., Юрцев В. Н. Практикум по цитологии и цитогенетике растений. М.: Колос, 2007. 198 с.

Седельникова Т. С. Изменчивость размера генома хвойных в экстремальных условиях произрастания // Успехи современной биологии. 2015. Т. 135, № 5. С. 514–528.

Седельникова Т. С., Пименов А. В. Изменчивость числа хромосом и хромосомные перестройки у *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в засушливых условиях Нижнего Поволжья и Южной Сибири // Ботанический журнал. 2021. Т. 106, № 4. С. 353–362. doi: 10.31857/S0006813621040116

Симаков Е. А. О пострadiационном восстановлении цитогенетических повреждений в проростках семян разных форм картофеля // Радиобиология. 1983. Т. 23, № 5. С. 703–706.

Ярмишко В. Т. Некоторые подходы к оценке состояния лесных фитоценозов, подверженных воздействию аэротехногенного загрязнения // Актуальные проблемы геоботаники: III Всерос. шк.-конф. Лекции. 2007. С. 377–382.

Butorina A. K., Cherkashina O. N., Ermolaeva O. V., Chernodubov A. I., Avdeeva I. A. Cytogenetic monito-

ring of the Usmansky and Khrenovskoy autochthonic pine stands // Biol. Bull. 2007. Vol. 34, no. 4. P. 423–426.

Butorina A. K., Kalaev V. N., Mironov A. N., Smorodinova V. A., Mazurova I. E., Doroshev S. A., Sen'kevich E. V. Cytogenetic variation in populations of Scotch pine // Russ. J. Ecol. 2001. Vol. 3. P. 198–202. doi: 10.1023/a:1011366328809

Daev E. V., Dukelskaya A. V., Barabanova L. V. Cytogenetic approaches for determining ecological stress in aquatic and terrestrial biosystems // Russ. J. Genet. Appl. Res. 2015. Vol. 5, no. 5. P. 441–448. doi: 10.1134/s2079059715050056

Kalashnik N. A. Chromosome aberrations as indicator of technogenic impact on conifer stands // Russ. J. Ecol. 2008. Vol. 39, no. 4. P. 261–271. doi: 10.1134/s106741360804005x

Pardayeva E. U., Mashkina O. S., Popov V. N. State of *Pinus sylvestris* L. generative sphere according to cytogenetic analysis in changing climate conditions on the territory of Voronezh oblast // Contemporary Probl. Ecol. 2017. Vol. 3. P. 271–276. doi: 10.1134/s1995425517030088

Yarmishko V. T., Ignateva O. V. Multiyear impact monitoring of pine forests in the central part of the Kola Peninsula // Biol. Bull. 2019. Vol. 46, no. 6. P. 636–645. doi: 10.1134/S106235901906013X

Поступила в редакцию 08.10.2021

References

Butorina A. K., Ermolaeva O. V., Cherkashina O. N., Mazurova I. E., Belousov M. V., Chernodubov A. I. Perspektivy ispol'zovaniya tsitogeneticheskogo analiza v lesovodstve na primere otsenki sostoyaniya ostrovnykh borov Voronezhskoi oblasti [Perspectives of using the cytogenetic analysis in forestry from the example of assessment of state of island pine forests (Voronezh Region)]. *Uspekhi sovr. biol.* [Biol. Bull. Reviews]. 2008. Vol. 128, no. 4. P. 400–408.

Geras'kin S. A., Kuz'menkov A. G., Vasil'ev D. V. Vremennaya dinamika tsitogeneticheskikh effektov v khronicheski obluchaemykh populyatsiyakh sosny obyknovЕННОI [Time dynamics of cytogenetic effects in chronically exposed Scots pine populations]. *Radiatsionnaya biol. Radioekol.* [Radiation Biol. Radioecol.]. 2018. Vol. 58, no. 1. P. 74–84. doi: 10.7868/s0869803118010083

Goryachkina O. V., Sizykh O. A. Tsitogeneticheskie reaktsii khvoynykh rastenii v antropogenno narushennykh raionakh g. Krasnoyarska i ego okrestnostei [Cytogenetic reactions of coniferous plants in anthropogenic disturbed areas of Krasnoyarsk and its environs]. *Khvoinye boreal'noi zony* [Conifers of the Boreal Zone]. 2012. No. 1–2. P. 46–51.

Gosudarstvennyi doklad o sostoyanii okruzhayushchei sredy Respubliki Kareliya v 2019 godu [State Report on the State of the Environment in the Republic of Karelia in 2019]. Petrozavodsk: Verso, 2020. 248 p.

Gosudarstvennyi doklad o sostoyanii okruzhayushchei sredy Respubliki Kareliya v 2009 godu [State

Report on the State of the Environment in the Republic of Karelia in 2009]. Petrozavodsk: Karelia, 2010. 296 p.

Gosudarstvennyi doklad o sostoyanii okruzhayushchei sredy Respubliki Kareliya v 2012 godu [State Report on the State of the Environment in the Republic of Karelia in 2012]. Petrozavodsk: Two tovarishcha, 2013. 328 p.

Gosudarstvennyi doklad o sostoyanii okruzhayushchei sredy Respubliki Kareliya v 2018 godu [State Report on the State of the Environment in the Republic of Karelia in 2018]. Petrozavodsk: Print, 2019. 314 p.

Ignatenko R. V., Galibina N. A., Efimova L. A. Tsitogeneticheskaya kharakteristika *Pinus sylvestris* L. v lesnykh fitotsenozakh Karelii [Cytogenetic characteristics of *Pinus sylvestris* L. in forest phytocenoses in Karelia]. *Vseross. nauchno-praktich. konf. «Sovr. lesnoe khozyaistvo – problemy i perspektivy»* (g. Voronezh, 3–4 dek. 2020) [All-Russ. sci.-pract. conf. «Current forestry – problems and prospects» (Voronezh, Dec. 3–4, 2020)]. Voronezh, 2020. P. 36–39.

Il'inskikh N. N., Novitskii V. V., Vanchugova N. N., Il'inskikh I. N. Mikroyadernyi analiz i tsitogeneticheskaya nestabil'nost' [Micronuclear analysis and cytogenetic instability]. Tomsk: Tomsk State Univ., 1992. 269 p.

Kalaev V. N. Tsitogeneticheskie reaktsii listvennykh drevesnykh rastenii na stressovye usloviya i perspektivy ikh ispol'zovaniya dlya otsenki genotoksichnosti okruzhayushchei sredy [Cytogenetic reactions of the leaf trees on stress and their prospective use for evaluation of genotoxicity of environment]: Summary of DSc (Dr. of Biol.) thesis. Voronezh, 2009. 47 p.

Kunakh V. A. Genomnaya izmenchivost' somaticheskikh kletok rastenii. 2. Izmenchivost' v prirode [Genome variability in plant somatic cells. 2. Natural variability]. *Biopolimery i kletka* [Biopolymers and Cell]. 1995. Vol. 11, no. 6. P. 5–40.

Kunakh V. A. Plastichnost' genoma somaticheskikh kletok i adaptivnost' rastenii [Genome plasticity of somatic cells and plant adaptability]. *Molekulyarnaya i priklad. genetika* [Molecular and Appl. Genetics]. 2011. Vol. 12. P. 7–14.

Mashkina O. S., Kalaev V. N., Muraya L. S., Lelikova E. S. Tsitogeneticheskie reaktsii semennogo potomstva sosny obyknovЕННОI na kombinirovannoe antropogennoe zagryaznenie v raione Novolipetskogo metallurgicheskogo kombinata [Cytogenetic response of seed progeny of Scots pine to combined anthropogenic pollution in the area of Novolipetsk metallurgical combine]. *Ekol. genetika* [Ecol. Genetics]. 2009. No. 3. P. 17–29. doi: 10.17816/ecogen7317–29

Mashkina O. S., Tikhonova I. V., Muratova E. N., Muraya L. S. Tsitogeneticheskie osobennosti semennogo potomstva karlikovykh sosen na Yuge Vostochnoi Sibiri [Cytogenetic features of seed progeny of dwarf pines in the South of Eastern Siberia]. *Khvoinye boreal'noi zony* [Conifers of the Boreal Zone]. 2012. No. 1–2. P. 127–135.

Muratova E. N., Sedel'nikova T. S. Genomnye i khromosomnye mutatsii u sosny obyknovЕННОI (*Pinus sylvestris* L.) v ekstremal'nykh usloviyakh proizrastaniya [Genomic and chromosomal mutations in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) growing in extreme conditions]. *Khvoinye boreal'noi zony* [Conifers of the Boreal Zone]. 2004. Vol. 22, no. 1–2. P. 128–140.

Narimanov A. A., Korystov Yu. N. Stimuliruyushchee deistvie mal'nykh doz ioniziruyushchego izlucheniya na razvitie rastenii [Stimulating effect of small doses of ionizing radiation on plant development]. *Radiatsionnaya biol. Radioekol.* [Radiation biol. Radioecol.]. 1997. Vol. 37, no. 3. P. 312–319.

Pravdin L. F., Budaragin V. A., Kruklis M. V., Shershukova O. P. Metodika kariologicheskogo izucheniya khvoinykh porod [Methods of karyologic investigation of conifers]. *Lesovedenie* [Forest Science]. 1972. Vol. 2. P. 67–75.

Pukhal'skii V. A., Solov'ev A. A., Badaeva E. D., Yurtsev V. N. Praktikum po tsitologii i tsitogenetike rastenii [A tutorial on plant cytology and cytogenetics]. Moscow: Kolos, 2007. 198 p.

Sedel'nikova T. S. Izmenchivost' razmera genoma khvoinykh v ekstremal'nykh usloviyakh proizrastaniya [Variability of genome size in conifers under extreme environmental conditions]. *Uspekhi sovr. biol.* [Biol. Bull. Reviews]. 2015. Vol. 135, no. 5. P. 514–528.

Sedel'nikova T. S., Pimenov A. V. Izmenchivost' chisla khromosom i khromosomnye perestroiki u *Pinus sylvestris* (Pinaceae) v zasushlivykh usloviyakh Nizhnego Povolzh'ya i Yuzhnoi Sibiri [Variability of chromosome number and chromosomal rearrangements in *Pinus sylvestris* (Pinaceae) in arid conditions of the Lower Volga and Southern Siberia]. *Bot. zhurn.* [Bot. J.]. 2021. Vol. 106, no. 4. P. 353–362.

Simakov E. A. O postradiatsionnom vosstanovlenii tsitogeneticheskikh povrezhdenii v prorstkakh semyan raznykh form kartofelya [The postradiation recovery of cytogenetic damages in the seed sprouts of different forms of potatoes]. *Radiobiol.* [Radiobiol.]. 1983. Vol. 23, no. 5. P. 703–706.

Yarmishko V. T. Nekotorye podkhody k otsenke sostoyaniya lesnykh fitotsenozov, podverzhennykh vozdeistviyu aerotekhnogennogo zagryazneniya [Some approaches to assessing the state of forest phytocenoses exposed to airborne industrial pollution]. *Aktual'nye probl. geobotaniki: III Vseros. shk.-konf. Lektzii* [Topical issues of geobotany: III All-Russ. school-conf. Lectures]. 2007. P. 377–382.

Butorina A. K., Cherckashina O. N., Ermolaeva O. V., Chernodubov A. I., Avdeeva I. A. Cytogenetic monitoring of the Usmansky and Khrenovskoy autochthonic pine stands. *Biol. Bull.* 2007. Vol. 34, no. 4. P. 423–426.

Butorina A. K., Kalaev V. N., Mironov A. N., Smorodinova V. A., Mazurova I. E., Doroshev S. A., Sen'kevich E. V. Cytogenetic variation in populations of Scotch pine. *Russ. J. Ecol.* 2001. Vol. 3. P. 198–202. doi: 10.1023/a:1011366328809

Daev E. V., Dukelskaya A. V., Barabanova L. V. Cytogenetic approaches for determining ecological stress in aquatic and terrestrial biosystems. *Russ. J. Genet. Appl. Res.* 2015. Vol. 5, no. 5. P. 441–448. doi: 10.1134/s2079059715050056

Kalashnik N. A. Chromosome aberrations as indicator of technogenic impact on conifer stands. *Russ. J. Ecol.* 2008. Vol. 39, no. 4. P. 261–271. doi: 10.1134/s106741360804005x

Pardayeva E. U., Mashkina O. S., Popov V. N. State of *Pinus sylvestris* L. generative sphere according to cytogenetic analysis in changing climate conditions on the territory of Voronezh oblast. *Contemporary Probl. Ecol.* 2017. Vol. 3. P. 271–276. doi: 10.1134/s1995425517030088

Yarmishko V. T., Ignateva O. V. Multiyear impact monitoring of pine forests in the central part of the Kola Peninsula. *Biol. Bull.* 2019. Vol. 46, no. 6. P. 636–645. doi: 10.1134/S106235901906013X

Received October 08, 2021

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Игнатенко Роман Викторович

старший научный сотрудник, к. б. н.
Отдел комплексных научных исследований КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: ocean-9@mail.ru

CONTRIBUTOR:

Ignatenko, Roman

Department for Multidisciplinary Scientific Research,
Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: ocean-9@mail.ru

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 581.1

ОТВЕТНАЯ РЕАКЦИЯ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ С РАЗНЫМ АЛЛЕЛЬНЫМ СОСТОЯНИЕМ ГЕНА *GPC-B1* НА ДЕФИЦИТ ЦИНКА В СУБСТРАТЕ

А. А. Игнатенко¹, Н. М. Казнина¹, Ю. В. Батова¹, Н. И. Дубовец²

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

² Институт генетики и цитологии НАН Беларуси, Минск, Беларусь

Дефицит в почвах микроэлементов, в частности цинка, является серьезной проблемой для многих стран мира, поскольку приводит к потерям урожая важнейших сельскохозяйственных культур, а также к ухудшению качества получаемой продукции. В данной работе изучено влияние дефицита цинка на ответную реакцию растений пшеницы с разным аллельным состоянием гена *GPC-B1*, который кодирует фактор транскрипции NAC, задействованный в регуляции экспрессии генов, участвующих в ремобилизации белка и ряда микроэлементов, включая цинк, из листьев в зерно. Линия 15-7-1 имела функциональный аллель этого гена, а 15-7-2 – его нефункциональный аллель. Показано, что дефицит данного микроэлемента не оказывает негативного влияния на ростовые процессы у растений обеих линий пшеницы: высота побега и площадь 4-го листа в опытном и контрольном вариантах не различались. Установлено, что у растений линии 15-7-1, содержащей функциональный аллель гена *GPC-B1*, показатели, характеризующие состояние фотосинтетического аппарата, – содержание хлорофиллов *a* и *b*, максимальный квантовый выход фотосистемы II (*Fv/Fm*), интенсивность фотосинтеза и устьичная проводимость – в оптимальных условиях минерального питания и при дефиците цинка не различаются. В отличие от этого у растений с нефункциональным аллелем гена *GPC-B1* при дефиците цинка обнаружено уменьшение содержания фотосинтетических пигментов (на 23 % по отношению к контролю), скорости фотосинтеза (на 17 %) и устьичной проводимости (на 22 %) при сохранении величины *Fv/Fm* на уровне контроля. Сделан вывод, что растения линии 15-7-1, имеющие функциональный аллель гена *GPC-B1*, способны успешно расти и сохранять нормальную работу фотосинтетического аппарата при дефиците цинка в субстрате, что свидетельствует об их устойчивости к этому стресс-фактору.

Ключевые слова: пшеница; дефицит цинка; ген *GPC-B1*; рост; фотосинтез.

A. A. Ignatenko, N. M. Kaznina, Yu. V. Batova, N. I. Dubovets.
THE RESPONSE OF WHEAT PLANTS WITH DIFFERENT ALLELE STATUSES
OF THE *GPC-B1* GENE TO ZINC DEFICIENCY IN THE SUBSTRATE

The deficiency of microelements, in particular zinc, in soils is a serious problem for many countries around the world, as it leads to yield losses of the most important crops, as well as to poorer quality of the crop. In this work, we studied the effect of zinc deficiency on the response of wheat plants with different allele statuses of the *GPC-B1* gene, which encodes the NAC transcription factor involved in the regulation of the expression of genes involved in the remobilization of proteins and a number of microelements, including zinc, from leaves to grain. The 15-7-1 line had a functional allele of this gene, and 15-7-2 had its non-functional allele. The deficiency of this microelement was shown to have no negative effect on growth processes in both wheat lines: the shoot height and the area of the 4st leaf did not differ between the experimental and control variants. We found that at 15-7-1 plants, which contained a functional allele of the *GPC-B1* gene, the parameters that characterize the state of the photosynthetic apparatus – content of chlorophylls *a* and *b*, maximum quantum yield of photosystem II (*Fv/Fm*), photosynthesis rate and stomatal conductance – did not differ under optimal mineral nutrition conditions and in zinc deficiency settings. In contrast, plants with a non-functional allele of the *GPC-B1* gene growing under zinc deficiency showed a decrease in the content of photosynthetic pigments (23% down from the control), photosynthesis rate (17% lower), and stomatal conductance (22% lower), while maintaining the *Fv/Fm* value. It is hypothesized that the presence of a functional allele of the *GPC-B1* gene can contribute to the maintenance of photosynthetic processes in wheat leaves in the situation of zinc deficiency in the substrate.

Keywords: wheat; zinc deficiency; *GPC-B1* gene; growth; photosynthesis.

Введение

Дефицит микроэлементов в почвах, используемых в хозяйственных целях, является серьезной проблемой для многих регионов и стран, поскольку приводит к существенным потерям урожая сельскохозяйственных культур и ухудшению качества получаемой продукции [Казнина, Титов, 2019]. Наиболее опасным в этом отношении считается дефицит цинка, что обусловлено его чрезвычайно важной и многоплановой ролью в клеточном метаболизме [Marschner, 1995; Graham, 2008; Hänsch, Mendel, 2009; Казнина, Титов, 2019]. Цинк входит в состав или является активатором большого числа ферментов, участвующих в различных окислительно-восстановительных реакциях [Hafeez et al., 2013]. Так, например, за счет вовлечения в активизацию альдолазы цинк участвует в энергетическом обмене, а являясь структурным компонентом ДНК- и РНК-полимеразы, он задействован в процессах синтеза белка [Tsonev, Lidon, 2012]. Необходим этот микроэлемент и для нормального прохождения клеточного деления [Sadeghzadeh, 2013]. Взаимодействуя с фосфолипидами и SH-группами мембранных белков, цинк защищает их от перекисного окисления, способствуя поддержанию структуры и функционирования мембран [Ghanepour et al., 2015]. Наконец, поскольку при дефиците цинка наблюдается снижение

уровня индол-3-уксусной кислоты в органах, полагают, что этот металл необходим для синтеза указанного гормона и, следовательно, играет важную роль в регуляции ростовых процессов у растений [Alloway, 2004].

Мягкая пшеница является одной из основных пищевых культур во многих странах. Вместе с тем она довольно чувствительна к недостатку микроэлементов, в том числе цинка. В частности, в условиях его дефицита наблюдается торможение роста растений, замедление скорости фотосинтеза и дыхания, нарушение водного обмена и минерального питания [Wissuwa et al., 2006; Tavallali et al., 2009; Cherif et al., 2011; Hafeez et al., 2013]. Учитывая, что в мире довольно большие территории, занятые под посевы пшеницы, характеризуются низким содержанием цинка в почве или его слабой доступностью, выведение новых сортов, способных успешно произрастать в таких условиях, не снижая урожайности, является весьма актуальным.

Не менее важной проблемой является улучшение качества зерна пшеницы. Определенные успехи в этом направлении достигнуты благодаря использованию метода отдаленной гибридизации [Бухарова, Бухаров, 2008]. В частности, обнаружено, что в регуляции содержания белка и ряда микроэлементов в зерне пшеницы участвует ген *GPC-B1* (Grain protein content), который расположен на хромосоме 6B

[Waters et al., 2009; Hu et al., 2013] и представляет собой фактор транскрипции семейства NAC (от названия генов *NAM*, *ATAF*, *CUC*) [Uauy et al., 2006b; Avni et al., 2013]. Белки этого семейства являются специфичными для растений регуляторами транскрипции [Duval et al., 2002] и играют важную роль в регуляции развития и адаптации к неблагоприятным факторам биотической и абиотической природы [Olsen et al., 2005; Guo, Gan, 2006; Uauy et al., 2006b; Hu et al., 2013; Митрофанова, Хакимова, 2016]. Ген *GPC-B1* интересен для селекционеров, поскольку рассматривается в качестве одного из генов, вовлеченных в процесс доместикации пшеницы [Uauy et al., 2006a; Dubcovsky, Dvorak, 2007]. Показано, что наличие функционального аллеля этого гена обеспечивает более эффективную ремобилизацию азота и ряда микроэлементов по флоэме из листьев в колосья во время налива зерна [Митрофанова, Хакимова, 2016]. Последнее, в свою очередь, предполагает участие белка *GPC-B1* в регуляции экспрессии генов, кодирующих мембранные белки-транспортеры [Distelfeld et al., 2007; Waters et al., 2009].

Однако наличие функционального аллеля гена *GPC-B1* характерно для дикой тетраплоидной пшеницы, тогда как у большинства современных сортов пшеницы ген *GPC-B1* является нефункциональным, что связано с инсерцией 1 п. н., вызывающей мутацию сдвига рамки считывания [Uauy et al., 2006b; Dubcovsky, Dvorak, 2007]. Наличие в геноме растений пшеницы нефункционального аллеля этого гена ассоциировано со снижением поступления азота, а также ионов железа и цинка в зерно [Waters et al., 2009]. Создание методом отдаленной гибридизации линий мягкой пшеницы с функциональным аллелем гена *GPC-B1* позволяет увеличить содержание микроэлементов, включая цинк, в зерне [Uauy et al., 2006a, b; Distelfeld et al., 2007; Pokhylko et al., 2016]. Однако информация относительно того, являются ли эти линии устойчивыми к дефициту цинка, практически отсутствует. Вместе с тем такие сведения позволят оценить возможность их использования для выращивания растений на почвах с низким содержанием цинка.

Исходя из вышеизложенного, задачей настоящего исследования явилось сравнительное изучение ответной реакции растений двух линий пшеницы, различающихся аллельным состоянием гена *GPC-B1*, на дефицит цинка в субстрате. Исследования выполнены с использованием оборудования Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Материалы и методы

Объектом исследования служили две интрогрессивные линии мягкой пшеницы, выделенные в потомстве от скрещивания мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Фестивальная с дикорастущей пшеницей (*T. dicoccoides*), различающиеся состоянием аллеля гена *GPC-B1*. Линия 15-7-1 содержала функциональный аллель этого гена, а линия 15-7-2 – его нефункциональный аллель. Аллельный статус гена был установлен с использованием кодоминантного маркера *Xuhw89* [Vishwakarma et al., 2014].

Опыты проводили в вегетационных условиях в песчаной культуре. Семена пшеницы высевали в сосуды (5 кг) с отмытым от примесей и прокаленным песком. Плотность посева составляла 12 растений на сосуд. Полив осуществляли питательным раствором Хогланда – Арнона с концентрацией цинка 2 мкМ (контроль). В опытном варианте соль цинка в питательный раствор не добавляли. Проведенный с использованием атомно-абсорбционного спектрофотометра AA-700 (Shimadzu, Япония) химический анализ питательного раствора опытного варианта показал, что концентрация цинка в нем не превышала 0,05 мкМ.

Оценку влияния дефицита цинка на растения проводили через 30 сут после посева в фазе выхода в трубку. Для этого у контрольных и опытных растений измеряли высоту побега, площадь 4-го листа, общее содержание хлорофиллов, максимальный квантовый выход фотосистемы II (*Fv/Fm*), интенсивность фотосинтеза и устьичную проводимость. Для анализа использовали 4-й лист (от основания побега), который на этой фазе развития пшеницы является основным донором ассимилятов для конуса нарастания побега, где начинается формирование соцветия.

Площадь листовой пластинки рассчитывали по формуле: $S = 2/3ld$, где l – длина, d – ширина листовой пластинки [Аникиев, Кутузов, 1961]. Общее содержание хлорофиллов a и b в листьях растений определяли с помощью измерителя уровня хлорофилла SPAD 502 Plus (Konica Minolta, Япония). Величину максимального квантового выхода фотосистемы II (ФС II) измеряли с помощью флуориметра MINI-PAM (Walz, Германия). Интенсивность фотосинтеза и устьичную проводимость анализировали с помощью портативной установки для исследования CO_2 -газообмена и водяных паров HCM-1000 (Walz, Германия).

Каждый вариант опыта состоял из трех повторностей. Для измерения морфометрических показателей биологическая повторность

в пределах каждого варианта составляла 20 растений, для физиолого-биохимических показателей – 5–6 растений, аналитическая повторность – 3-кратная. На рисунках и в таблице представлены средние арифметические значения и их стандартные ошибки. В работе обсуждаются величины, статистически значимо различающиеся при $p < 0,05$.

Результаты и обсуждение

Хорошо известно, что дефицит цинка оказывает негативное влияние на многие физиологические процессы растений, включая рост [Сакмак, 2000; Sadeghzadeh, 2013; Казнина, Титов, 2019]. Торможение ростовых процессов в условиях дефицита цинка связывают с подавлением деления клеток, нарушени-

ем их растяжения и дифференциации [Nosian et al., 1997], изменением гормонального баланса в сторону уменьшения содержания фитогормонов, стимулирующих ростовые процессы [Alloway, 2004], снижением активности цинк-зависимых ферментов, участвующих в фотосинтетической ассимиляции неорганического углерода и дыхания [Zhao, Wu, 2017] и др. Однако проведенные нами опыты не выявили ингибирующего действия дефицита цинка на рост растений пшеницы обеих линий – с функциональным аллелем гена *GPC-B1* (линия 15-7-1) и его нефункциональной копией (линия 15-7-2). В частности, высота побега и площадь 4-го листа у растений контрольного (оптимальное содержание цинка) и опытного (дефицит цинка) вариантов не различались (табл.).

Показатели роста растений интрогрессивных линий пшеницы с разным аллельным состоянием гена *GPC-B1* при оптимальном содержании цинка в среде (контроль) и его дефиците (опыт)

Growth parameters of plants of introgressive wheat lines with different allelic states of the *GPC-B1* gene at optimal zinc content in the medium (control) and its deficiency (experiment)

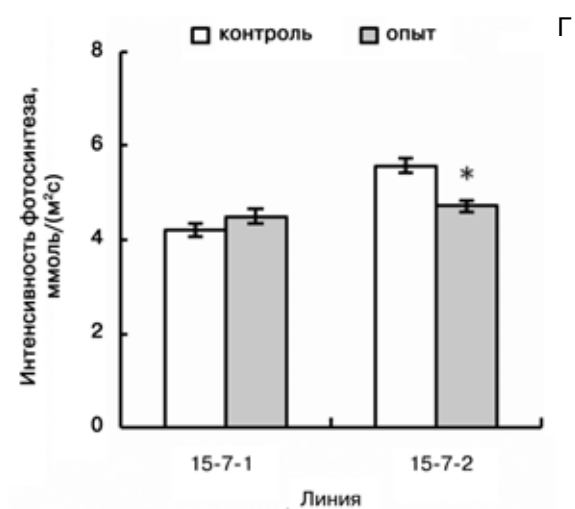
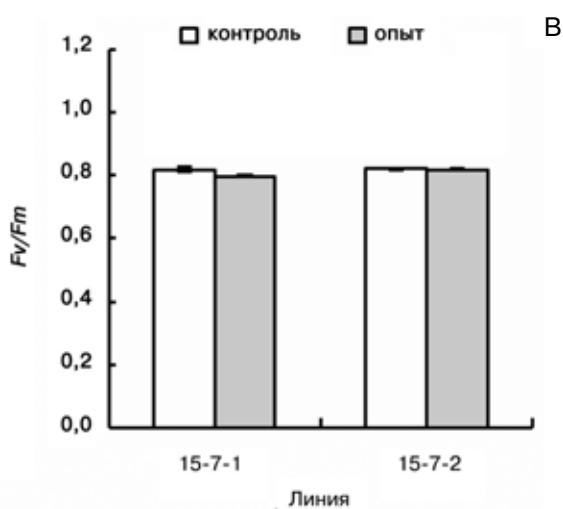
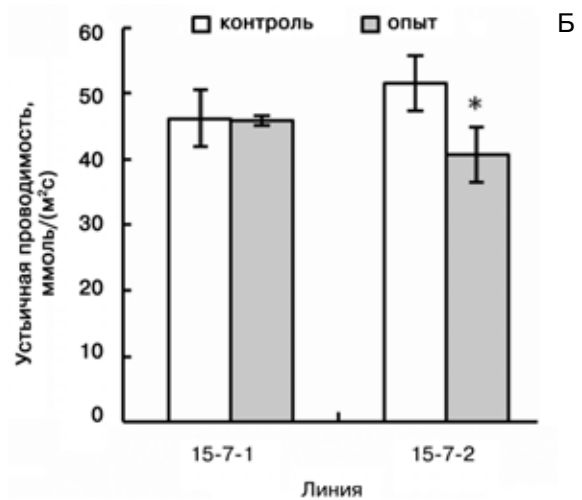
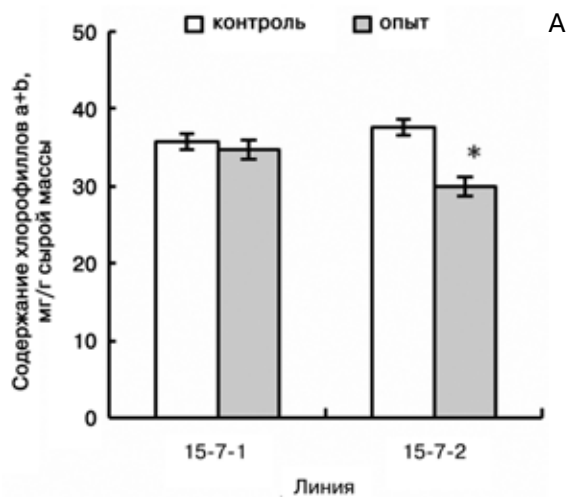
Показатель Parameter	Линия 15-7-1 Line 15-7-1		Линия 15-7-2 Line 15-7-2	
	контроль control	опыт experiment	контроль control	опыт experiment
Высота побега, см Shoot height, cm	48,32 ± 1,10	48,50 ± 1,14	44,88 ± 0,90	46,76 ± 0,92
Площадь 4-го листа, см ² Area of the 4 st leaf, cm ²	19,48 ± 1,14	17,52 ± 0,86	16,88 ± 0,58	15,40 ± 0,64

Отличия в ответной реакции растений пшеницы разных линий на дефицит цинка в субстрате обнаружены нами при анализе показателей, характеризующих состояние фотосинтетического аппарата (ФСА). Так, у растений линии 15-7-1 все изученные показатели не отличались от контроля (рис.). В отличие от этого у растений линии 15-7-2 в опытном варианте наблюдалось заметное снижение большинства из них. В частности, в 4-м листе уменьшалось содержание хлорофиллов (на 23% по отношению к контролю; рис., А), устьичная проводимость (на 22%; рис., Б) и скорость фотосинтеза (на 17%; рис., Г). Только величина *Fv/Fm* была практически равной в контрольном и опытном вариантах (рис., В).

Снижение содержания фотосинтетических пигментов в листьях – одна из ответных реакций растений на дефицит цинка. Так, например, подобный эффект ранее наблюдали у растений кукурузы [Wang, Jin, 2005], риса [Chen et al., 2008; Hajiboland, Beiramzadeh, 2008] и тритикале [Arough et al., 2016]. Происходящие в ФСА изменения связывают со сни-

жением активности ферментов, участвующих в биосинтезе хлорофиллов [Balashouri, 1995], и/или нарушениями ультраструктуры хлоропластов [Wang, Jin, 2005; Chen et al., 2008]. В частности, Henriques [2001] показал, что дефицит цинка в листьях сахарной свеклы вызывает дезорганизацию тилакоидов и стромальных компонентов с их последующей дегградацией. Отметим, что негативное влияние дефицита цинка на ультраструктуру хлоропластов, выраженное в разрушении их мембран, было продемонстрировано и другими исследователями на растениях риса [Chen et al., 2008].

Помимо снижения количества фотосинтетических пигментов и изменения ультраструктуры хлоропластов в условиях дефицита цинка в листьях наблюдается уменьшение межклеточной концентрации CO_2 и устьичной проводимости, выявляются нарушения в протекании световых и темновых реакций фотосинтеза, что ведет к снижению скорости ассимиляции углерода [Sharma et al., 1995; Sasaki et al., 1998; Hacisalihoglu, Kochian, 2003; Wang, Jin, 2005].



Содержание хлорофиллов (А), устьичная проводимость (Б), величина F_v/F_m (В) и скорость фотосинтеза (Г) в 4-м листе растений интрогрессивных линий пшеницы с разным аллельным состоянием гена *GPC-B1* при оптимальном содержании цинка в среде (контроль) и его дефиците (опыт).

* – различия с контролем статистически значимы при $p < 0,05$

Chlorophyll content (A), stomatal conductance (Б), F_v/F_m value (B) and photosynthesis rate (Г) in the 4th leaf of plants of introgressive wheat lines with different allelic states of the *GPC-B1* gene at optimal zinc content in the medium (control) and its deficiency (experiment).

* – differences from the control are statistically significant at $p < 0.05$

В настоящем исследовании у растений пшеницы с нефункциональным аллелем гена *GPC-B1* в ответ на дефицит цинка также наблюдалось заметное замедление скорости фотосинтеза. Поскольку изменений величины F_v/F_m – показателя, характеризующего квантовую эффективность ФС II, не было, можно заключить, что снижение интенсивности фотосинтеза не связано с нарушениями в протекании световых реакций. К торможению фотосинтетических процессов у растений этой линии могло привести наряду с уменьшением содержания хлорофиллов значительное снижение устьичной проводимости.

Что касается последнего, было показано, что цинк играет немаловажную роль в регуляции размеров устьичной апертуры, так как входит в состав карбоангидразы, одна из изоформ которой участвует в регуляции движения устьиц [Sharma et al., 1995; Wang, Jin, 2005; Chen et al., 2008; Hu et al., 2010]. В условиях же дефицита цинка активность этого фермента снижается, что может способствовать их закрыванию. Помимо этого, закрывание устьиц при дефиците цинка может объясняться утечкой ионов K^+ из замыкающих клеток вследствие нарушения структурной целостности их мембран из-за усиления процессов

перекисного окисления липидов [Sharma et al., 1995]. Последнее, в свою очередь, может быть вызвано низкой активностью Cu/Zn-супероксиддисмутазы – другого цинксодержащего фермента.

Важно отметить, что негативное влияние дефицита цинка на ФСА зарегистрировано нами только у растений пшеницы линии 15-7-2. Тогда как растения линии 15-7-1 с функциональным аллелем гена *GPC-B1* были способны поддерживать активность фотосинтетических процессов даже в условиях недостатка этого важнейшего микроэлемента в субстрате. Что касается механизмов, позволяющих растениям сохранять нормальные темпы роста и развития при дефиците цинка, то к настоящему времени установлено, что такие растения характеризуются более активным поглощением металла корнями и его транспортом в надземные органы. Это достигается благодаря выделению в почву фитосидерофоров, облегчающих поступление ионов цинка в клетки корня, а также за счет усиления экспрессии генов и увеличения активности ряда транспортных белков, участвующих в переносе металла из корней в побеги [Graham, Rengel, 1993; Cakmak, Braun, 2001; Arnold et al., 2010]. Кроме того, как показывают исследования, такие растения способны в условиях дефицита цинка поддерживать на более высоком уровне активность цинксодержащих ферментов и сохранять стабильность клеточных мембран [Rengel, 1995; Hacisalihoglu, Kochian, 2003]. Нельзя исключить и возможное участие гена *GPC-B1* в устойчивости растений к дефициту цинка. Так, например, заслуживает внимания тот факт, что к числу *GPC*-регулируемых генов относятся гены-транспортеры, гены, участвующие в процессе фотосинтеза, регулирующие различные метаболические процессы и ответные реакции на действие стресс-факторов [Cantu et al., 2011]. Однако данное предположение требует дальнейшего исследования и подтверждения.

В целом проведенные исследования показали, что дефицит цинка в субстрате не влияет на рост побегов и листьев у обеих изученных линий пшеницы, однако его действие на ФСА растений оказалось различным. Более устойчивыми к дефициту цинка оказались растения линии 15-7-1, содержащие функциональный аллель гена *GPC-B1*, которые в таких условиях смогли поддерживать фотосинтетические процессы на более высоком уровне. У растений линии 15-7-2 с нефункциональным аллелем при дефиците цинка заметно снижались содержание хлорофиллов, скорость фотосинтеза и устьичная проводимость, что в дальнейшем

может негативно повлиять на процесс формирования колоса и привести к снижению семенной продуктивности растений.

Авторы выражают благодарность сотрудникам Аналитической лаборатории ИЛ КарНЦ РАН и ее руководителю К. М. Никеровой за анализ содержания цинка в питательном растворе.

Исследования выполнены при поддержке РФФИ (грант Бел а № 20-516-00016) и БРФФИ (грант № Б20Р-240) и средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0218-2019-0074).

Литература

- Аникиев В. В., Кутузов Ф. Ф. Новый способ определения площади листовой поверхности у злаков // Физиология растений. 1961. Т. 8, № 3. С. 375–377.
- Бухарова А. Р., Бухаров А. Ф. Отдаленная гибридизация овощных пасленовых культур. Мичуринск: Изд-во МичГАУ, 2008. 274 с.
- Казнина Н. М., Титов А. Ф. Влияние дефицита цинка на физиологические процессы и продуктивность злаков // Успехи современной биологии. 2019. Т. 139, № 3. С. 280–291.
- Митрофанова О. П., Хакимова А. Г. Новые генетические ресурсы в селекции пшеницы на увеличение содержания белка в зерне // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016. Т. 20, № 4. С. 545–554. doi: 10.18699/VJ16.177
- Alloway B. J. Zinc in soil and crop nutrition. IZA Publications, International Zinc Association, Brussels, 2004. 139 p.
- Arnold T., Kirk G. J., Wissuwa M., Frei M., Zhao F.-J., Mason T. F., Weiss D. J. Evidence for the mechanisms of zinc uptake by rice using isotope fractionation // Plant Cell Env. 2010. Vol. 33, no. 3. P. 370–381. doi: 10.1111/j.1365-3040.2009.02085.x
- Arough Y. K., Seyed S. R., Seyed S. R. Bio fertilizers and zinc effects on some physiological parameters of triticale under water-limitation condition // J. Plant Interact. 2016. Vol. 11, no. 1. P. 167–177. doi: 10.1080/17429145.2016.1262914
- Avni R., Zhao R., Pearce S., Jun Y., Uauy C., Tabbita F., Fahima T., Slade A., Dubcovsky J., Distelfeld A. Functional characterization of *GPC-1* genes in hexaploid wheat // Planta. 2013. Vol. 239, no. 2. P. 313–324. doi: 10.1007/s00425-013-1977-y
- Balashouri P. Effect of zinc on germination, growth and pigment content and phytomass of *Vigna radiata* and *Sorghum bicolor* // J. Ecobiol. 1995. Vol. 7. P. 109–114.
- Brevis J. C., Dubcovsky J. Effects of the chromosome region including the *Gpc-B1* locus on wheat grain and protein yield // Crop Sci. 2010. Vol. 50. P. 93–104. doi: 10.2135/cropsci2009.02.0057
- Cakmak I. Possible roles of zinc in protecting plant cells from damage by reactive oxygen species // New Phytol. 2000. Vol. 146. P. 185–205. doi: 10.1046/j.1469-8137.2000.00630.x

- Cakmak I., Braun H. J.* Genotypic variation for zinc efficiency // Application of physiology in wheat breeding / Eds M. P. Reynolds, J. I. Ortiz-Monasterio, A. McNab. Mexico: D.F. CIMMYT, 2001. P. 183–199.
- Cantu D., Pearce S. P., Distelfeld A., Christiansen M. W., Uauy C., Akhunov E., Fahima T., Dubcovsky J.* Effect of the down-regulation of the high Grain Protein Content (GPC) genes on the wheat transcriptome during monocarpic senescence // BMC Genomics. 2011. Vol. 12. Art. 492.
- Chen W., Yang X., He Z., Feng Y., Hu F.* Differential changes in photosynthetic capacity, 77 K chlorophyll fluorescence and chloroplast ultrastructure between Zn-efficient and Zn-inefficient rice genotypes (*Oryza sativa*) under low zinc stress // Physiol. Plantarum. 2008. Vol. 132. P. 89–101. doi: 10.1111/j.1399-3054.2007.00992.x
- Cherif J., Mediouni C., Ammar W. B., Jemal F.* Interactions of zinc and cadmium toxicity in their effects on growth and in antioxidative systems in tomato plants (*Solanum lycopersicum*) // J. Env. Sci. 2011. Vol. 23, no. 5. P. 837–844. doi: 10.1016/S1001-0742(10)60415-9
- Distelfeld A., Cakmak I., Peleg Z., Ozturk L., Yazici A., Budak H., Saranga Y., Fahima T.* Multiple QTL-effects of wheat Gpc-B1 locus on grain protein and micronutrient concentrations // Physiol. Plant. 2007. Vol. 129. P. 635–643. doi: 10.1111/j.1399-3054.2006.00841.x
- Dubcovsky J., Dvorak J.* Genome Plasticity a Key Factor in the Success of Polyploid Wheat Under Domestication // Science. 2007. Vol. 316. P. 1862–1866. doi: 10.1126/science.1143986
- Duval M., Hsieh T F., Kim S. Y., Thomas T. L.* Molecular characterization of AtNAM: a member of the Arabidopsis NAC domain superfamily // Plant Mol. Biol. 2002. Vol. 50, no. 2. P. 237–248. doi: 10.1023/a:1016028530943
- Ghanepour S., Shakiba M.-R., Toorchi M., Oustan S.* Role of Zn nutrition in membrane stability, leaf hydration status, and growth of common bean grown under soil moisture stress // J. Bio. Env. Sci. 2015. Vol. 6, no. 4. P. 9–20.
- Graham R. D.* Micronutrient deficiencies in crops and their global significance. In Micronutrient Deficiencies in Global Crop Production / Ed. B. J. Alloway. N.Y.: Springer, 2008. P. 41–61.
- Graham R. D., Rengel Z.* Genotypic variation in zinc uptake and utilization by plants // Zinc in soil and plants / Ed. A. D. Robson. Dordrecht: Kluwer Academic Publ., 1993. P. 107–114.
- Guo Y. F., Gan S. S.* AtNAP, a NAC family transcription factor, has an important role in leaf senescence // Plant J. 2006. Vol. 46, no. 4. P. 601–612. doi: 10.1111/j.1365-313X.2006.02723.x
- Hacisalihoglu G., Kochian L. V.* How do some plants tolerate low levels of soil zinc? Mechanisms of zinc efficiency in crop plants // New Phytol. 2003. Vol. 159, no. 2. P. 341–350. doi: 10.1046/j.1469-8137.2003.00826.x
- Hafeez B., Khanif Y. M., Saleem M.* Role of zinc in plant nutrition – a review // Am. J. Exp. Agric. 2013. Vol. 3, no. 2. P. 374–391.
- Hajiboland R., Beiramzadeh N.* Growth, gas exchange and function of antioxidant defense system in two contrasting rice genotypes under Zn and Fe deficiency and hypoxia // Acta Biol. Szeged. 2008. Vol. 52, no. 2. P. 283–294.
- Hänsch R., Mendel R. R.* Physiological functions of mineral micronutrients (Cu, Zn, Mn, Fe, Ni, Mo, B, Cl) // Curr. Opin. Plant Biol. 2009. Vol. 12. P. 259–266. doi: 10.1016/j.pbi.2009.05.006
- Henriques F. S.* Loss of blade photosynthetic area and of chloroplasts' photochemical capacity account for reduced CO₂ assimilation rates in zinc-deficient sugar beet leaves // J. Plant Physiol. 2001. Vol. 158. P. 915–919.
- Hossian B., Hirata N., Nagatomo Y., Akashi R., Takaki H.* Internal zinc accumulation is correlated with increased growth in rice suspension culture // J. Plant Growth Regul. 1997. Vol. 16. P. 239–243.
- Hu H., Boisson-Dernier A., Israelsson-Nordstrom M., Bohmer M., Xue S., Ries A., Godoski J., Kuhn J. M., Schroeder J. I.* Carbonic anhydrases are upstream regulators of CO₂ – controlled stomatal movements in guard cells // Nature Cell Biol. 2010. Vol. 12. P. 87–93. doi: 10.1038/ncb2009
- Hu X.-G., Wu B.-H., Liu D.-C., Wei Y.-M., Gao S.-B., Zhenga Y.-L.* Variation and their relationship of NAM-G1 gene and grain protein content in *Triticum timopheevii* Zhuk // J. Plant Physiol. 2013. Vol. 170. P. 330–337. doi: 10.1016/j.jplph.2012.10.009
- Marschner H.* Mineral nutrition of higher plants. London: Acad. Press, 1995. 889 p.
- Olsen A. N., Ernst H. A., Lo Leggio L., Skriver K.* NAC transcription factors: structurally distinct, functionally diverse // Trends in Plant Science. 2005. Vol. 10, no. 2. P. 79–87. doi: 10.1016/j.tplants.2004.12.010
- Pokhylko S. Yu., Schwartau V. V., Mykhalska L. M., Dugan O. M., Morgun B. V.* ICP-MS analysis of bread wheat carrying the GPC-B1 gene of *Triticum turgidum* ssp. *Dicoccoides* // Biotechnologia Acta. 2016. Vol. 9, no. 5. P. 64–69. doi: 10.15407/biotech9.05.064
- Rengel Z.* Carbonic anhydrase activity in leaves of wheat genotypes differing in Zn efficiency // Plant Physiol. 1995. Vol. 147. P. 251–256. doi: 10.1016/s0176-1617(11)81513-0
- Sadeghzadeh B.* A review of zinc nutrition and plant breeding // J. Soil Sci. Plant Nutr. 2013. Vol. 13, no. 4. P. 905–927. doi: 10.4067/S0718-95162013005000072
- Sasaki H., Hirose T., Watanabe Y., Ohsuki R.* Carbonic anhydrase activity and CO₂-transfer resistance in Zn-deficient rice leaves // Plant Physiol. 1998. Vol. 118. P. 929–934. doi: 10.1104/pp.118.3.929
- Sharma P. N., Tripathi A., Bisht S. S.* Zinc requirement for stomatal opening in cauliflower // Plant Physiol. 1995. Vol. 107. P. 751–756. doi: 10.1104/pp.107.3.751
- Tavallali V., Rahemi M., Maftoun M., Panahi B., Karimi S., Ramezani A., Vaezpour M.* Zinc influence and salt stress on photosynthesis, water relations, and carbonic anhydrase activity in pistachio // Scientia Horticulturae. 2009. Vol. 123. P. 272–279.
- Tsonev T., Lidon F. J. C.* Zinc in plants – An overview // Emir. J. Food Agric. 2012. Vol. 24, no. 4. P. 322–333.
- Uauy C., Brevis J. C., Dubcovsky J.* The high grain protein content gene Gpc-B1 accelerates senescence and has pleiotropic effects on protein content in wheat // J. Exp. Bot. 2006a. Vol. 57, no. 11. P. 2785–2794. doi: 10.1093/jxb/erl047

Uauy C., Distelfeld A., Fahima T., Blechl A., Dubcovsky J. A NAC gene regulating senescence improves grain protein, zinc and iron content in wheat // *Science*. 2006b. Vol. 314. P. 1298–1300. doi: 10.1126/science.1133649

Vishwakarma M. K., Mishra V. K., Gupta P. K., Yadav P. S. Introgression of the high grain protein gene *Gpc-B1* in an elite wheat variety of Indo-Gangetic Plains through marker assisted backcross breeding // *Cur. Plant Biol.* 2014. Vol. 1. P. 60–67. doi: 10.1016/j.cpb.2014.09.003

Wang H., Jin J. Y. Photosynthetic rate, chlorophyll fluorescence parameters, and lipid peroxidation of maize leaves as affected by zinc deficiency // *Photosynthetica*. 2005. Vol. 43, no. 4. P. 591–596. doi: 10.1007/s11099-005-0092-0

Waters B. M., Uauy C., Dubcovsky J., Grusak M. A. Wheat (*Triticum aestivum*) NAM proteins regulate the translocation of iron, zinc, and nitrogen compounds from vegetative tissues to grain // *J. Exp. Bot.* 2009. Vol. 60, no. 15. P. 4263–4274. doi: 10.1093/jxb/erp257

Wissuwa M., Ismail A. M., Yanagihara S. Effects of zinc deficiency on rice growth and genetic factors contributing to tolerance // *Plant Physiol.* 2006. Vol. 142. P. 731–741. doi: 10.1104/pp.106.085225

Zhao K., Wu Y. Effects of Zn deficiency and bicarbonate on the growth and photosynthetic characteristics of four plant species // *PLoS ONE*. Vol. 12, no. 1. e0169812. doi: 10.1371/journal.pone.0169812

Поступила в редакцию 14.10.2021

References

Anikiev V. V., Kutuzov F. F. Novyi sposob opredeleniya ploshchadi listovoi poverkhnosti u zlakov [A new method for leaf surface area determination in graminoids]. *Fiziologiya rastenii* [Russ. J. Plant Physiol.]. 1961. Vol. 8, no. 3. P. 375–377.

Bukharova A. R., Bukharov A. F. Otdalennaya gibridizatsiya ovoshchnykh paslenovykh kul'tur [Remote hybridization of nightshade vegetable crops]. Michurinsk: Izd-vo MichGAU, 2008. 274 p.

Kaznina N. M., Titov A. F. Vliyaniye defitsita tsinka na fiziologicheskie protsessy i produktivnost' zlakov [Impact of zinc deficiency on physiological processes in and productivity of cereals]. *Uspekhi sovremennoi biologii*. 2019. Vol. 139, no. 3. P. 280–291.

Mitrofanova O. P., Khakimova A. G. Novye geneticheskie resursy v selektsii pshenitsy na uvelichenie soderzhaniya belka v zerne [New genetic resources in wheat breeding to increase the protein content in grain]. *Vavilovskii zhurnal genetiki i selektsii*. 2016. Vol. 20, no. 4. P. 545–554. doi: 10.18699/VJ16.177

Alloway B. J. Zinc in soil and crop nutrition. IZA Publications, International Zinc Association, Brussels, 2004. 139 p.

Arnold T., Kirk G. J., Wissuwa M., Frei M., Zhao F.-J., Mason T. F., Weiss D. J. Evidence for the mechanisms of zinc uptake by rice using isotope fractionation. *Plant Cell Env.* 2010. Vol. 33, no. 3. P. 370–381. doi: 10.1111/j.1365-3040.2009.02085.x

Arough Y. K., Seyed S. R., Seyed S. R. Bio fertilizers and zinc effects on some physiological parameters of triticale under water-limitation condition. *J. Plant Interact.* 2016. Vol. 11, no. 1. P. 167–177. doi: 10.1080/17429145.2016.1262914

Avni R., Zhao R., Pearce S., Jun Y., Uauy C., Tabbita F., Fahima T., Slade A., Dubcovsky J., Distelfeld A. Functional characterization of *GPC-1* genes in hexaploid wheat. *Planta*. 2013. Vol. 239, no. 2. P. 313–324. doi: 10.1007/s00425-013-1977-y

Balashouri P. Effect of zinc on germination, growth and pigment content and phytomass of *Vigna radiata* and *Sorghum bicolor*. *J. Ecobiol.* 1995. Vol. 7. P. 109–114.

Brevis J. C., Dubcovsky J. Effects of the chromosome region including the *Gpc-B1* locus on wheat grain and protein yield. *Crop Sci.* 2010. Vol. 50. P. 93–104. doi: 10.2135/cropsci2009.02.0057

Cakmak I. Possible roles of zinc in protecting plant cells from damage by reactive oxygen species. *New Phytol.* 2000. Vol. 146. P. 185–205. doi: 10.1046/j.1469-8137.2000.00630.x

Cakmak I., Braun H. J. Genotypic variation for zinc efficiency. *Application of physiology in wheat breeding*. Eds. M. P. Reynolds, J. I. Ortiz-Monasterio, A. McNab. Mexico: D.F. CIMMYT, 2001. P. 183–199.

Cantu D., Pearce S. P., Distelfeld A., Christiansen M. W., Uauy C., Akhunov E., Fahima T., Dubcovsky J. Effect of the down-regulation of the high *Grain Protein Content (GPC)* genes on the wheat transcriptome during monocarpic senescence. *BMC Genomics*. 2011. Vol. 12. Art. 492.

Chen W., Yang X., He Z., Feng Y., Hu F. Differential changes in photosynthetic capacity, 77 K chlorophyll fluorescence and chloroplast ultrastructure between Zn-efficient and Zn-inefficient rice genotypes (*Oryza sativa*) under low zinc stress. *Physiol. Plantarum*. 2008. Vol. 132. P. 89–101. doi: 10.1111/j.1399-3054.2007.00992.x

Cherif J., Mediouni C., Ammar W. B., Jemal F. Interactions of zinc and cadmium toxicity in their effects on growth and in antioxidative systems in tomato plants (*Solanum lycopersicum*). *J. Env. Sci.* 2011. Vol. 23, no. 5. P. 837–844. doi: 10.1016/S1001-0742(10)60415-9

Distelfeld A., Cakmak I., Peleg Z., Ozturk L., Yazici A., Budak H., Saranga Y., Fahima T. Multiple QTL-effects of wheat *Gpc-B1* locus on grain protein and micronutrient concentrations. *Physiol. Plant.* 2007. Vol. 129. P. 635–643. doi: 10.1111/j.1399-3054.2006.00841.x

Dubcovsky J., Dvorak J. Genome Plasticity a Key Factor in the Success of Polyploid Wheat Under Domestication. *Science*. 2007. Vol. 316. P. 1862–1866. doi: 10.1126/science.1143986

- Duval M., Hsieh T. F., Kim S. Y., Thomas T. L. Molecular characterization of AtNAM: a member of the Arabidopsis NAC domain superfamily. *Plant Mol. Biol.* 2002. Vol. 50, no. 2. P. 237–248. doi: 10.1023/a:1016028530943
- Ghanepour S., Shakiba M.-R., Toorchi M., Ous-tan S. Role of Zn nutrition in membrane stability, leaf hydration status, and growth of common bean grown under soil moisture stress. *J. Bio. Env. Sci.* 2015. Vol. 6, no. 4. P. 9–20.
- Graham R. D. Micronutrient deficiencies in crops and their global significance. *Micronutrient Deficiencies in Global Crop Production*. Ed. B. J. Alloway. N.Y.: Springer, 2008. P. 41–61.
- Graham R. D., Rengel Z. Genotypic variation in zinc uptake and utilization by plants. *Zinc in soil and plants*. Ed. A. D. Robson. Dordrecht: Kluwer Academic Publ., 1993. P. 107–114.
- Guo Y. F., Gan S. S. AtNAP, a NAC family transcription factor, has an important role in leaf senescence. *Plant J.* 2006. Vol. 46, no. 4. P. 601–612. doi: 10.1111/j.1365-313X.2006.02723.x
- Hacisalihoglu G., Kochian L. V. How do some plants tolerate low levels of soil zinc? Mechanisms of zinc efficiency in crop plants. *New Phytol.* 2003. Vol. 159, no. 2. P. 341–350. doi: 10.1046/j.1469-8137.2003.00826.x
- Hafeez B., Khanif Y. M., Saleem M. Role of zinc in plant nutrition – a review. *Am. J. Exp. Agricul.* 2013. Vol. 3, no. 2. P. 374–391.
- Hajiboland R., Beiramzadeh N. Growth, gas exchange and function of antioxidant defense system in two contrasting rice genotypes under Zn and Fe deficiency and hypoxia. *Acta Biol. Szeged.* 2008. Vol. 52, no. 2. P. 283–294.
- Hänsch R., Mendel R. R. Physiological functions of mineral micronutrients (Cu, Zn, Mn, Fe, Ni, Mo, B, Cl). *Curr. Opin. Plant Biol.* 2009. Vol. 12. P. 259–266. doi: 10.1016/j.pbi.2009.05.006
- Henriques F. S. Loss of blade photosynthetic area and of chloroplasts' photochemical capacity account for reduced CO₂ assimilation rates in zinc-deficient sugar beet leaves. *J. Plant Physiol.* 2001. Vol. 158. P. 915–919.
- Hossian B., Hirata N., Nagatomo Y., Akashi R., Takaki H. Internal zinc accumulation is correlated with increased growth in rice suspension culture. *J. Plant Growth Regul.* 1997. Vol. 16. P. 239–243.
- Hu H., Boisson-Dernier A., Israelsson-Nordstrom M., Bohmer M., Xue S., Ries A., Godoski J., Kuhn J. M., Schroeder J. I. Carbonic anhydrases are upstream regulators of CO₂ – controlled stomatal movements in guard cells. *Nature Cell Biol.* 2010. Vol. 12. P. 87–93. doi: 10.1038/ncb2009
- Hu X.-G., Wu B.-H., Liu D.-C., Wei Y.-M., Gao S.-B., Zhenga Y.-L. Variation and their relationship of NAM-G1 gene and grain protein content in *Triticum timopheevii* Zhuk. *J. Plant Physiol.* 2013. Vol. 170. P. 330–337. doi: 10.1016/j.jplph.2012.10.009
- Marschner H. Mineral nutrition of higher plants. London: Acad. Press, 1995. 889 p.
- Olsen A. N., Ernst H. A., Lo Leggio L., Skriver K. NAC transcription factors: structurally distinct, functionally diverse. *Trends in Plant Science.* 2005. Vol. 10, no. 2. P. 79–87. doi: 10.1016/j.tplants.2004.12.010
- Pokhylko S. Yu., Schwartau V. V., Mykhalska L. M., Dugan O. M., Morgun B. V. ICP-MS analysis of bread wheat carrying the GPC-B1 gene of *Triticum turgidum* ssp. *Dicoccoides*. *Biotechnologia Acta.* 2016. Vol. 9, no. 5. P. 64–69. doi: 10.15407/biotech9.05.064
- Rengel Z. Carbonic anhydrase activity in leaves of wheat genotypes differing in Zn efficiency. *Plant Physiol.* 1995. Vol. 147. P. 251–256. doi: 10.1016/s0176-1617(11)81513-0
- Sadeghzadeh B. A review of zinc nutrition and plant breeding. *J. Soil Sci. Plant Nutr.* 2013. Vol. 13, no. 4. P. 905–927. doi: 10.4067/S0718-95162013005000072
- Sasaki H., Hirose T., Watanabe Y., Ohsuki R. Carbonic anhydrase activity and CO₂-transfer resistance in Zn-deficient rice leaves. *Plant Physiol.* 1998. Vol. 118. P. 929–934. doi: 10.1104/pp.118.3.929
- Sharma P. N., Tripathi A., Bisht S. S. Zinc requirement for stomatal opening in cauliflower. *Plant Physiol.* 1995. Vol. 107. P. 751–756. doi: 10.1104/pp.107.3.751
- Tavallali V., Rahemi M., Maftoun M., Panahi B., Karimi S., Ramezani A., Vaezpour M. Zinc influence and salt stress on photosynthesis, water relations, and carbonic anhydrase activity in pistachio. *Scientia Horticulturae.* 2009. Vol. 123. P. 272–279.
- Tsonev T., Lidon F. J. C. Zinc in plants – An overview. *Emir. J. Food Agric.* 2012. Vol. 24, no. 4. P. 322–333.
- Uauy C., Brevis J. C., Dubcovsky J. The high grain protein content gene Gpc-B1 accelerates senescence and has pleiotropic effects on protein content in wheat. *J. Exp. Bot.* 2006a. Vol. 57, no. 11. P. 2785–2794. doi: 10.1093/jxb/erl047
- Uauy C., Distelfeld A., Fahima T., Blechl A., Dubcovsky J. A NAC gene regulating senescence improves grain protein, zinc and iron content in wheat. *Science.* 2006b. Vol. 314. P. 1298–1300. doi: 10.1126/science.1133649
- Vishwakarma M. K., Mishra V. K., Gupta P. K., Yadav P. S. Introgression of the high grain protein gene Gpc-B1 in a elite wheat variety of Indo-Gangetic Plains through marker assisted backcross breeding. *Cur. Plant Biol.* 2014. Vol. 1. P. 60–67. doi: 10.1016/j.cpb.2014.09.003
- Wang H., Jin J. Y. Photosynthetic rate, chlorophyll fluorescence parameters, and lipid peroxidation of maize leaves as affected by zinc deficiency. *Photosynthetica.* 2005. Vol. 43, no. 4. P. 591–596. doi: 10.1007/s11099-005-0092-0
- Waters B. M., Uauy C., Dubcovsky J., Grusak M. A. Wheat (*Triticum aestivum*) NAM proteins regulate the translocation of iron, zinc, and nitrogen compounds from vegetative tissues to grain. *J. Exp. Bot.* 2009. Vol. 60, no. 15. P. 4263–4274. doi: 10.1093/jxb/erp257
- Wissuwa M., Ismail A. M., Yanagihara S. Effects of zinc deficiency on rice growth and genetic factors contributing to tolerance. *Plant Physiol.* 2006. Vol. 142. P. 731–741. doi: 10.1104/pp.106.085225
- Zhao K., Wu Y. Effects of Zn deficiency and bicarbonate on the growth and photosynthetic characteristics of four plant species. *PLoS ONE.* Vol. 12, no. 1. e0169812. doi: 10.1371/journal.pone.0169812

Received October 14, 2021

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Игнатенко Анна Анатольевна

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: angelina911@ya.ru

Казнина Наталья Мстиславовна

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: kaznina@krc.karelia.ru

Батова Юлия Валерьевна

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: batova@krc.karelia.ru

Дубовец Надежда Ивановна

главный научный сотрудник, чл-корр. НАН Беларуси, д. б. н.
Государственное научное учреждение
«Институт генетики и цитологии НАН Беларуси»
ул. Академическая, 27, Минск, Республика Беларусь, 220072
эл. почта: n.i.dubovets@igc.by

CONTRIBUTORS:

Ignatenko, Anna

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: angelina911@ya.ru

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

Batova, Yulia

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

Dubovets, Nadezhda

Institute of Genetics and Cytology of the
National Academy of Sciences of Belarus
27 Akademicheskaya St., 220072 Minsk, Belarus
e-mail: n.i.dubovets@igc.by

ИСТОРИЯ КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РАН: ЛЮДИ И СОБЫТИЯ

ИГОРЬ АЛЕКСЕЕВИЧ БОЛОТНИКОВ (1939–1998)



Игорь Алексеевич родился 23 ноября 1939 г. в Ленинграде. Его отец, Алексей Александрович Болотников, работал мастером, а затем начальником цеха «Государственного оптико-механического завода имени ОГПУ» г. Ленинграда (АО «ЛОМО», г. Санкт-Петербург). После войны был направлен на работу в Эстонию, поэтому детство Игоря Алексеевича прошло в г. Силламяэ. За период 1946–1956 гг. он сменил не-

сколько средних учебных заведений на территории Эстонской ССР, закончив полный курс средней школы в родном городе на Неве.

В 1956 г. И. А. Болотников поступил в Ленинградский ветеринарный институт. Одной из традиций этого учебного заведения являлось изучение общебиологических предметов слушателями ветеринарного отделения. В стенах Ленинградского ветеринарного института силами студентов и преподавателей осуществлялась интенсивная работа по изучению насущных проблем ветеринарии: инфекционных и паразитарных болезней, бесплодия, лейкоза, иммунопатологий, авитаминозов, физиологии и патологии пищеварения. На занятиях студенческого научного общества Игорь Алексеевич впервые освоил экспериментальные методы биохимического анализа клеток и тканей позвоночных животных. Дисциплинированный, любознательный, целеустремленный, он уже в годы учебы наметил свой путь в науке и твердо следовал ему до конца жизни.

Харизматичный склад характера И. А. Болотникова находил свое проявление в активной общественной позиции. Он руководил школьным шахматным кружком, был инициативным членом ВЛКСМ, участником студенческой театральной студии. За период обучения в Ленинградском ветеринарном институте (1956–1960 гг.) Игорь Алексеевич дважды выезжал по комсомольским путевкам на Целину, где работал бригадиром комсомольской бригады водителей, осуществлявших транспортировку яровой пшеницы с полей. Многогранность

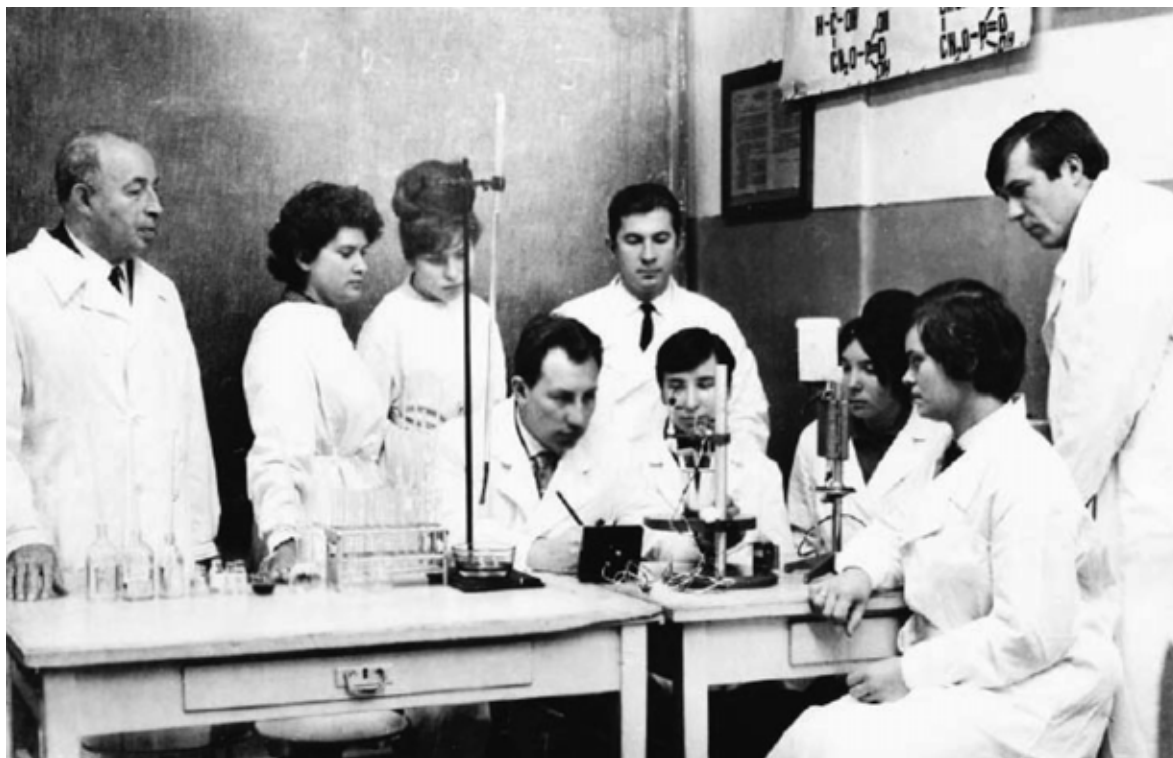


Молодой перспективный ученый (апрель 1971 г.)

интересов и неисчерпаемая энергия создали благоприятную среду для развития его организаторских способностей.

После окончания вуза в 1961 г. И. А. Болотников несколько лет работал главным ветврачом одного из совхозов Ленинградской области. К моменту приезда молодого специалиста совхоз по экономической эффективности значительно отставал от плановых показателей из-за безвозвратных потерь крупного рогатого скота и домашней птицы от туберкулеза, а также широкого распространения трихофитии у телят. В нелегких условиях Игорь Алексеевич показал себя квалифицированным специалистом, который, по словам начальника производственного совхозно-колхозного управления Ленинградской области Кочетова, «... не только знает свою работу, но также систематически работает над повышением своих знаний, интересуется достижениями науки и применяет их в своей работе...» (1963 г.). Анализируя причины широкого распространения заболеваний сельскохозяйственной птицы, Игорь Алексеевич задумался над сутью этой проблемы.

В 1963 г. И. А. Болотников начинает работать младшим научным сотрудником Ленинградского научно-исследовательского ветеринарного института (с 1964 г. – Всесоюзного научно-ис-



Научно-исследовательский кружок студентов при кафедре органической и биологической химии ЛВИ (1969–1970 гг.). Первый слева – профессор Д. И. Гуревич; четвертый слева – ассистент И. А. Болотников



Коллектив кафедры биологической и органической химии и биотехнологии ПетрГУ (20 ноября 1995 г.)

следователского института по болезням птиц, ВНИИБП). Вскоре он был зачислен в очную аспирантуру по специальности «микробиология» (1963–1966 гг.). Годы обучения в аспирантуре завершились успешной подготовкой кандидатской диссертации «Материалы по усовершенствованию средств борьбы и специфической профилактики пастереллеза кур» (1966 г.). Затем за достаточно короткий период им была подготовлена докторская диссертация «Материалы биохимических, микробиологических и радиобиологических исследований по иммуногенезу пастереллеза кур» (1972 г.). Обе диссертационные работы успешно защищены в Совете по биологическим наукам Академии наук Эстонской ССР (г. Тарту).

Первый опыт педагогической деятельности Игорь Алексеевич получил в стенах родного Ленинградского ветеринарного института, где он работал в качестве ассистента (с 1967 г.), а затем доцента (с 1974 г.) кафедры биохимии. В период 1973–1975 гг. Игорь Алексеевич подготовил два учебных пособия – «Структура и функции антител» и «Практикум по биохимии для химиков-токсикологов». В 1974 г. И. А. Болотников был приглашен на работу в Карельский филиал АН СССР (КФ АН СССР) на должность заведующего лабораторией микробиологии (переименованной позже в лабораторию

микробиологии и иммунологии), затем выполнял обязанности заместителя директора Института биологии (1977–1980 гг.). Под его руководством были развернуты глубокие научные исследования влияния различных стресс-факторов на организм животных, а также изучение молекулярных и клеточных механизмов иммуногенеза сельскохозяйственной птицы.

В 1980 г. он переводится на работу в Петрозаводский государственный университет на должность проректора по научной работе (1980–1991 гг.), а с 1987 по 1998 г. руководит в нем кафедрой биологической и органической химии и биотехнологии (ныне – кафедра биомедицинской химии, иммунологии и лабораторной диагностики).

Плодотворная научная и научно-организационная деятельность И. А. Болотникова в г. Ленинграде (Санкт-Петербурге) и Карелии продолжалась в течение 35 лет. Опыт практической работы убедил Игоря Алексеевича в недостаточной эффективности существовавших мер профилактики пастереллеза кур. Применение для этих целей убитых, ослабленных и живых авирулентных вакцин не всегда обеспечивало формирование длительного иммунитета, не исключало вероятности появления эпизоотий, которые заканчивались массовой гибелью птицы. Тесная связь данной пробле-



Профессор И. А. Болотников с сотрудниками и выпускниками кафедры (23 июня 1993 г.)

мы с необходимостью создания крупных птицефабрик в промышленных центрах страны делала ее решение безотлагательным. Разработка данной тематики была поддержана руководством ВНИИБП, что позволило Игорю Алексеевичу продолжить свои исследования в ходе зарубежной стажировки в 1965 году (г. Гвелф, Канада).

Находясь в Канаде, И. А. Болотников принял участие в целом ряде научных экспериментов по биохимии и иммунохимии бактерий и вирусов, патогенных для человека и животных. Он изучал принципы выращивания сельскохозяйственной птицы в условиях крупных птицеферм, а также перенимал зарубежный опыт профилактики бактериальных патологий кур.

Знакомство с работами канадских ученых-биологов (Дж. Картера и др.) заложило основы для понимания принципов серологического типирования пастерелл. Анализируя полученные данные, Игорь Алексеевич впервые высказал предположение о наличии нескольких типов пастерелл в разных климатических зонах Советского Союза. Гипотеза получила экспериментальное подтверждение в его более поздних работах, а также в ряде исследований других авторов. Особое внимание к биохимическим и физиологическим аспектам иммуни-

тета позволило И. А. Болотникову объяснить негарантированную эффективность традиционных отечественных противопастереллезных вакцин, заложить основу для создания новых полиштаммных вакцин, производство которых впоследствии было налажено биопромышленностью СССР.

Следующая веха научного пути Игоря Алексеевича – систематизация известных на тот период экспериментальных методов биохимического, микробиологического и радиобиологического анализа иммунных механизмов сельскохозяйственной птицы. Результаты этой большой и серьезной работы легли в основу докторской диссертации. Так было сформировано новое научное направление по биохимии иммунитета млекопитающих и птиц, одним из основоположников которого по праву является И. А. Болотников. Материалы его диссертационной работы, так же как ряд других научных работ, использованы для создания Инструкции по борьбе с пастереллезом птицы, утвержденной Главным управлением ветеринарии Министерства сельского хозяйства СССР в 1977 г.

Опыт экспериментальной работы и научные идеи И. А. Болотникова были широко востребованы в родном ВНИИБП, на базе которого

в конце 1970-х годов организовали отдельную лабораторию пастереллеза. Под руководством Игоря Алексеевича продолжилось углубленное изучение иммуногенеза. В частности, были выделены и определены физико-химические и биохимические свойства иммуноглобулинов, разработаны экспресс-методы количественного анализа иммуноглобулинов у птиц и пушных зверей, радиобиологические методы регуляции синтеза антител в норме и при стрессовых состояниях.

Логическим продолжением данного направления стали научные исследования лаборатории микробиологии Карельского филиала АН СССР. Вскоре издательством КФ АН СССР был опубликован тематический сборник под научной редакцией И. А. Болотникова «Методы иммунологии птиц» (1976 и 1982 гг.). В течение 1978–1981 гг. увидела свет целая серия статей в ведущих отечественных журналах. Особо необходимо отметить «Словарь иммунологических терминов» (1979 г.) – первый общебиологический свод иммунологических понятий. За период 1982–1987 гг. «Росагропромиздат» (Москва), а затем Ленинградское отделение издательства «Наука» опубликовали монографии Игоря Алексеевича «Иммунопрофилактика инфекционных болезней птиц» и «Физиолого-биохимические основы иммунитета сельскохозяйственной птицы» (в соавторстве с Ю. В. Конопатовым). Последняя работа удостоена Государственной премии Совета Министров СССР III степени. Кроме этого И. А. Болотниковым были подготовлены к изданию «Записная книжка птицевода» и «Основные биохимические методы исследования кормов и крови животных и птиц» (руководство для зооветеринарных лабораторий совхозов и птицефабрик).

Среди работ более позднего периода необходимо отметить серию учебных пособий издательства ПетрГУ, подготовленную Игорем Алексеевичем в соавторстве с ведущими учеными-биохимиками и иммунологами Карелии и других регионов: «Иммунология. Иммунитет. Иммунологические реакции» (1987 г.), «Биохимические аспекты иммунологических реакций» (1989 г.), «Биология иммунитета» (1991 г.), «Многоликая иммунобиотехнология» (1993 г.), «Введение в экологическую биохимию» (1994 г.), «A new concept of immunology» (1996 г.). Перечисленные учебные пособия имели общебиологическую направленность и были посвящены различным фундаментальным и прикладным аспектам иммунитета живых организмов. В общей сложности И. А. Болотниковым написано и опубликовано свыше 180 научных работ по биохимии, микробиологии

и иммунологии, в том числе 6 монографий, ряд учебных и методических пособий, оформлены авторские свидетельства на четыре изобретения.

Большой вклад Игоря Алексеевича в развитие отечественной науки отмечен присвоением ему ученых званий профессора ветеринарной микробиологии, вирусологии, эпизоотологии и микологии КФ АН СССР (1979 г.) и профессора биохимии ПГУ (1982 г.). В период 1965–1991 гг. он регулярно представлял советскую науку на международных съездах и симпозиумах в Канаде, Польше, ГДР, Финляндии, США, Израиле. Был членом Экспертного совета по специальности «биотехнология» при Ленинградском технологическом институте (ныне Санкт-Петербургский государственный технический университет).

Плодотворная работа Игоря Алексеевича в должности заведующего лабораторией микробиологии Института биологии КФ АН СССР создала возможность для производственной апробации экспериментальных результатов на Сунской и Кондопожской птицефабриках, где были организованы научные опорные пункты. Он явился инициатором организации «служб иммунитета». Начиная с 1977 г. такие службы функционировали повсеместно, обеспечивая профилактику опасного вирусного заболевания (псевдочумы) на птицефабриках Карелии и принося народному хозяйству ощутимый экономический эффект.

В короткий период работы в качестве заместителя директора Института биологии Игорь Алексеевич успел зарекомендовать себя как высококвалифицированный и грамотный администратор. Его переход в ПГУ явился на тот момент весьма ощутимой для КФ АН СССР кадровой потерей. Отсутствие достойной замены вынудило отраслевое руководство Карельской АССР пойти на исключительную меру и разрешить И. А. Болотникову работать в ПГУ (на постоянной основе) и в КФ АН СССР (на правах совместителя). Так, будучи проректором ПГУ, в течение последующих пяти лет он продолжал исследовательскую работу в должности старшего научного сотрудника лаборатории микробиологии.

Игорь Алексеевич постоянно стремился к повышению эффективности научных исследований, увеличению объемов и качества выполнения НИР, усовершенствованию материально-технической базы кафедр и лабораторий ПГУ. В частности, под его руководством было сформировано несколько научно-производственных лабораторий для обслуживания предприятий Карелии, которые приносили бюджету

вуза ежегодно более 400 тыс. рублей, значительные по тем временам средства. Внедрение в промышленное птицеводство рекомендаций, касающихся профилактики стрессов в условиях массового содержания птицы, использования осинового жира в качестве витаминной подкормки и мелкодробленой мраморной крошки Кондопожского камнеобрабатывающего завода в качестве источника кальция только по птицефабрике «Сунская» ежегодно ощутимо увеличивало бюджет Республики Карелия.

В 1990-е годы И. А. Болотников глубоко заинтересовался развитием биотехнологических исследований. При его непосредственном участии запущена установка по производству кормового белка (на птицефабрике «Сунская»), подготовлены технические условия по производству дрожжевого молока на основе мелассы (побочного продукта сахарного производства), а также другая необходимая документация для организации цехов в совхозах Карелии.

На протяжении многих лет большое внимание Игорь Алексеевич уделял повышению квалификации научных и производственных кадров. Так, на базе ПетрГУ была организована методическая подготовка врачей Республиканской и Железнодорожной больниц. В 1984 г. он явился одним из инициаторов



И. А. Болотников – делегат Карельского комитета защиты мира



В составе делегации по обмену опытом научно-практической деятельности в Финляндии (1990-е годы)

создания Карельского республиканского научного общества иммунологов, председателем которого был избран единогласно. Двумя годами позже совместно с Министерством здравоохранения КАССР на базе Детской республиканской больницы удалось организовать первую в Карелии лабораторию клинической иммунологии.

В течение целого ряда лет И. А. Болотников выполнял обязанности председателя Государственной экзаменационной комиссии на биологическом факультете ПетрГУ. Под его руководством подготовлены и успешно защищены дипломные работы студентов сельскохозяйственного и биологического факультетов, 17 диссертационных работ на соискание степени кандидата наук и одна докторская диссертация.

Необходимо отметить широкую известность общественной работы Игоря Алексеевича. Он неоднократно принимал участие в работе выборных научных, партийных и профсоюзных органов. В 1976–1979 гг. являлся председателем Объединенного комитета профсоюза КФ АН СССР и членом Президиума КФ АН СССР, членом Ученого совета Института биологии КФ АН СССР. За более чем десятилетний период (1980–1990-е гг.) участвовал в работе профкома университета, Президиума республиканского общества «Знание», Всесоюзного биохимического общества при АН СССР, Всемирной ассоциации птицеводства, Совета народных уни-

верситетов республики, Карельского комитета защиты мира и некоторых других общественных организаций. Кроме того, И. А. Болотников ежегодно выступал с лекциями перед слушателями промышленных и сельскохозяйственных предприятий республики, в течение восьми лет вел программу «Природа и мы» на карельском телевидении.

За большой вклад в педагогическую, научную и общественную работу Игорь Алексеевич был награжден почетными грамотами Министерства высшего и среднего специального образования СССР и РСФСР, Министерства здравоохранения и Министерства сельского хозяйства РК, КФ АН СССР, ПетрГУ и профсоюзных органов, Общества «Знание» РСФСР, удостоен премий Совета Министров СССР и Госкомитета СССР по народному образованию (1987 г.), удостоен званий «Заслуженный деятель науки РК» (1988 г.), «Заслуженный деятель науки РФ» (1995 г.), «Почетный работник высшего образования РФ» (1998 г.).

Сегодня многочисленные ученики и последователи Игоря Алексеевича продолжают преподавательскую и научно-практическую деятельность в различных федеральных и республиканских научно-исследовательских институтах и вузах страны, дальнего и ближнего зарубежья, а также учреждениях здравоохранения, сельского хозяйства и лесного комплекса Карелии.

Ю. И. Попова, О. И. Болотникова

АЛЕКСАНДР ИВАНОВИЧ КЯЙВЯРЯЙНЕН (1946–2009)



А. И. Кяйвяряйнен родился 9 августа 1946 г. в Петрозаводске. Его отец Юхо (Иван) Иванович Кяйвяряйнен был родом из ингерманландской деревни Кяйвяряйзи, приход Хиетамяки (сейчас это д. Яльгелево Ломоносовского района Ленинградской области), впоследствии стал профессором, заведующим кафедрой всеобщей истории на историко-филологическом факультете Петрозаводского университета. Мать, Мария Александровна, работала старшим лаборантом на кафедре иностранных языков того же университета.

После окончания средней школы № 9 в 1964 г. Александр Иванович поступил на физический факультет Ленинградского университета. Проучившись там два года, перевелся на физико-математический факультет Петрозаводского университета и окончил его в 1969 г. по специальности «оптика». Практику Александр Иванович проходил в Карельском НИИ лесной промышленности. Защитил дипломную работу на тему «Исследование взаимодействия лигнина с органическими растворителями методами инфракрасной спектроскопии и парамагнитного резонанса». Совет факультета рекомендовал его в аспирантуру.

Во время учебы участвовал в работе студенческого научного общества; на научной конференции его доклад «Некоторые вопросы методики ИК-спектроскопии» был отмечен первой премией. В течение двух лет обучался на факультете общественных профессий и окончил его по специальности «журналистика». Самостоятельно занимался языками (финским и английским). По поручению обкома ВЛКСМ работал переводчиком с туристами из Финляндии, в составе карельской молодежной делегации ездил в Венгрию.

После окончания университета Александр Иванович был направлен на работу в Институт леса Карельского филиала Академии наук СССР и зачислен лаборантом в лабораторию биохимии древесных растений. В этом же году поступил в очную аспирантуру в Институте леса и был прикомандирован к Институту молекулярной биологии АН СССР (г. Москва); его научным руководителем утвержден выдающийся биофизик, чл.-корр. АН СССР М. В. Волькенштейн. После окончания аспирантуры в 1973 г. А. И. Кяйвяряйнен был зачислен младшим научным сотрудником в созданную незадолго до этого лабораторию физиологии пушных зверей Института биологии КФ АН СССР. В 1974 г. он защитил кандидатскую диссертацию на тему «Изучение



Лаборатория молекулярной биофизики. 1986 г.

конформационных свойств гемоглобина и иммуноглобулинов методом спиновых меток» (специальность «биофизика»), ему присвоена ученая степень кандидата физико-математических наук.

Александр Иванович являлся членом совета молодых ученых Карельского филиала АН СССР, в 1976 г. за цикл работ «Актуальные проблемы молекулярной биофизики» он был удостоен премии Ленинского комсомола Карелии. Начиная с 1977 г. неоднократно принимал участие в международных и всесоюзных научных совещаниях и конференциях.

Работая в лаборатории физиологии пушных зверей, Александр Иванович занимался изучением молекулярных основ иммунитета – строением антител и механизмов образования специфических комплексов «антиген-антитело». Эти исследования проводились в содружестве с Институтом молекулярной биологии АН СССР и Институтом органической и биологической химии Академии наук Чехословакии с привлечением современных физических методов исследования – электронного парамагнитного резонанса (ЭПР) и ядерного магнитного резонанса (ЯМР).

Помимо научной А. И. Кяйвяряйнен занимался и научно-организационной деятель-

ностью – в 1980–1981 гг. работал в должности заместителя директора Института биологии по науке. В 1981 г. он создал и возглавил группу молекулярной биофизики, которая позже была преобразована в лабораторию (1983 г.). В лаборатории развивал новое направление в молекулярной биофизике, основанное на предложенной им в 1975 г. динамической модели поведения белковых макромолекул в водной среде. Теоретическое и экспериментальное обоснование и развитие этой модели привело к созданию новых моделей образования специфических комплексов типа «белок-лиганд» и механизмов ферментативного катализа.

Комсомольско-молодежный творческий коллектив, объединивший молодых ученых под руководством с.н.с. А. И. Кяйвяряйнена, в 1981 г. стал победителем соцсоревнования среди КТМК в Карельском филиале АН СССР.

В 1989 г. Александр Иванович защитил докторскую диссертацию на тему «Крупномасштабная динамика белковых молекул и их взаимодействие с водной средой».

В Институте биологии А. И. Кяйвяряйнен работал с 1973 по 1990 г. За это время вышло более 80 его печатных работ, из них более 40 статей и 2 монографии. Статьи опубликова-

ны в авторитетных российских и зарубежных журналах, таких как «Молекулярная биология», «Биофизика», «FEBS Letters», «Biochemical and Biophysical Research Communications», «Immunochimistry», «Immunological Letters», «Journal of Molecular Liquids», «Haematologia», «Folia Biologica», «Acta Chemica Scandinavica». Под его руководством подготовлены и защищены 4 кандидатские диссертации (С. П. Рожковым, А. С. Горюновым, А. А. Прохоровым, Л. И. Фрадковой).

В 1990 г. Александр Иванович переехал в Финляндию по программе репатриации ингерманландских финнов. Работал в Японии (грант университета Хоккайдо), читал лекции в университетах Оулу, Турку, Йозенсуу (Финляндия), Уппсалы, Стокгольма (Швеция), Рима, Пизы, Бари, Мессины (Италия), в Стэнфордском университете, а также в университетах Техаса, Майами и Аризоны (США). С 2000 г. вел исследовательскую работу на физическом факультете университета г. Турку (Финляндия).

В последние годы А. И. Кяйвяряйнен занимался вопросами квантовой теории конденсированного состояния. Одно из направлений – разработка новой иерархической теории материи, общей для жидкостей и твердых тел. Эта теория была подтверждена с помощью компьютерной программы (авторское право 1997, Kaivarainen) на примерах воды и льда. Доказательство существования мезоскопической молекулярной бозе-конденсации (mBC) при температуре окружающей среды в составе твердых тел и жидкостей размером несколько нанометров является одним из важных результатов новой теории.

А. Г. Борисова

ОСНОВНЫЕ НАУЧНЫЕ ТРУДЫ А. И. КЯЙВЯРЯЙНЕНА

1972. Study of conformational properties of hemoglobin by the method of two paramagnetic labels // *Mol. Biol. (USSR)*. Vol. 6. P. 875–882. (Совместно с V. P. Timofeev, M. V. Volkenstein.)

1973. Properties of myeloma immunoglobulin E (Yu). Chemical, fluorescence and spin-label study // *Immunochimistry*. Vol. 10, iss. 10. P. 681–688. (Совместно с R. S. Nezlin, Yu. A. Zagayansky, D. V. Stefany.)

Spin-spin interaction between nitroxil radicals localized in antibody combining sites // *FEBS Lett.* Vol. 35. P. 306–310. (Совместно с R. S. Nezlin, M. V. Volkenstein.)

Conformational changes of spin-labeled antibodies and antigens during the specific complex formation // *Mol. Biol. (USSR)*. Vol. 6. P. 760–768. (Совместно с R. Nezlin, G. I. Lichtenstein, A. Yu. Misharin, M. V. Volkenstein.)

1974. The distances between the iminoxyl radicals localized in active sites and the relative freedom of rotation of antibody subunits // *Mol. Biol. (USSR)*. Vol. 8, no. 6. P. 816–823. (Совместно с R. S. Nezlin, M. V. Volkenstein.)

1975. Dynamic model of proteins behavior in water // *Biophysics (USSR)*. Vol. 20. P. 267–271.

Separate determination of correlation times of spin-labeled proteins and labels // *Mol. Biol. (USSR)*. Vol. 9, no. 6. P. 805–811.

1976. Evidence for mobility of immunoglobulins domains obtained by spin-label method // *Biochem. Biophys. Res. Commun.* Vol. 68. P. 270–276. (Совместно с R. S. Nezlin.)

Spin-label approach to conformational properties of immunoglobulins // *Immunochimistry*. Vol. 13, no. 12. P. 1001–1008. (Совместно с R. S. Nezlin.)

1979. Dynamic model of protein behavior in water. Possible mechanism of the specific complexes association and dissociation // *Biophysics (USSR)*. Vol. 24. P. 419–425.

Dynamic model of protein behavior in water. Relationship between the kinetic and conformational properties of enzymes // *Biophysics (USSR)*. Vol. 24. P. 775–777.

1980. Динамическое поведение белков в водной среде и их функции. Л.: Наука. 272 с.

Immunoglobulin E dynamic properties changes after disulfide bonds reduction. Spin-label method approach // *Immunol. Lett.* Vol. 1, no. 5. P. 245–247. (Совместно с S. P. Rozhkov, Yu. K. Sykulev, R. S. Nezlin.)

1981. Hapten-induced changes in pig antidansyl antibodies revealed by EPR spectra of spin-labeled antibodies // *Immunol. Lett.* Vol. 3. P. 5–11. (Совместно с S. P. Rozhkov, Yu. K. Sykulev, F. Franek.)

Effect of hapten binding on the interaction between antibody and water. Concept of fluctuating cavities // *Immunol. Lett.* Vol. 3, no. 6. P. 323–327. (Совместно с E. I. Käiväräinen, F. Franek, Z. Olsovska.)

1982. Intramolecular mobility in anti DNP antibodies and their fragments. EPR spectra of antibody complexes with a spin-labeled hapten in H₂O–D₂O mixtures at various temperatures // *Folia Biologica*. Vol. 29, no. 3. P. 209–220. (Совместно с S. P. Rozhkov, F. Franek, Z. Olsovska.)

1984. Changes in water properties in serum albumin solutions induced by alterations in protein flexibility. NMR studies // *Folia Biologica*. Vol. 30,

no. 6. P. 221–230. (Совместно с G. Suhanova, A. S. Gorjunov.)

Determination of the frequency of heme-cavity fluctuations in metmyoglobin and methemoglobin, based on the study of exchange rate of solvent water with paramagnetic Fe³⁺ ion of heme. H-NMR studies // *Folia Biologica*. Vol. 30, no. 6. P. 396–403. (Совместно с A. S. Gorjunov, G. Suhanova.)

1985. Solvent-Dependent Flexibility of Proteins and Principles of Their Function. Dordrecht, Boston, Lancaster: D. Reidel Publishing Company. 290 p.

Possible model of large-scale fluctuations in proteins // *Biophysics (USSR)*. Vol. 30, no. 5. P. 844–849. (Совместно с S. P. Rozhkov.)

Изучение гибкости молекул сывороточного альбумина методом спиновой метки // *Биофизика*. Т. 30, вып. 2. С. 772–776. (Совместно с С. П. Рожковым.)

1986. The effect of large-scale dynamics of serum proteins over solvent properties. New mechanism of regulation in biological systems // *Ann. Immunol. Hung.* Vol. 26. P. 425–444.

1987. Влияние температуры и связывания с ионами меди на подвижность субъединиц

спин-меченых окси- и метгемоглобина // *Биофизика*. Т. 32, вып. 3. С. 407–412. (Совместно с С. П. Рожковым.)

1989. Theory of condensed state as a Hierarchical system of quasiparticles formed by phonons and three-dimensional de Broglie waves of molecules. Application of the theory for description of thermodynamic properties of water and ice // *J. Mol. Liquids*. Vol. 41. P. 53–84.

1992. Mesoscopic properties of matter and its interaction with light. Principles of self-organization in ice water and biosystems. University of Turku, Finland. 280 p.

1993. Dynamic Model of Wave-Particle Duality and Grand Unification. University of Joensuu, Phys. Dept. Joensuu, Finland. 118 p.

Determination of the large and small-scale dynamics contributions into heat capacity of protein solutions. A new viscosity approach // *Acta Chem. Scand.* Vol. 47. P. 456–460. (Совместно с L. Fradkova, T. Korpela.)

1995. Hierarchic Concept of Matter and Field. Water, biosystems and elementary particles. New York, USA. 485 p.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

ПАТЕНТНОЙ СЛУЖБЕ КарНЦ РАН – 45 ЛЕТ

Право на защиту интеллектуальной собственности, как результата интеллектуальной деятельности человека, определено законодательством. Первый в России законодательный акт в области защиты интеллектуальной собственности был подписан 17 июня 1812 года императором Александром I и назывался Манифестом о привилегиях на разные изобретения и открытия в художествах и ремеслах (У истоков российского патентного права // Наука и жизнь. 2004. № 2. С. 81). С годами законодательство о защите интеллектуальной собственности, в том числе в области авторского и патентного права, развивалось и совершенствовалось, сменяли друг друга комитеты, ответственные за отбор заявок на изобретения, проведение их экспертизы и внедрение изобретений и технических усовершенствований в отрасли народного хозяйства. Так, в 1931 году был организован Комитет по изобретательству при Совете Труда и Оборона, его сменил в 1947 году Комитет по изобретениям и открытиям, а в 1955 году был создан Государственный комитет по изобретениям и открытиям при Государственном комитете Совета Министров СССР по науке и технике. В Российской Федерации до 1992 года действовал Комитет по патентам и товарным знакам, и с 1996 года ведомство стало называться Российским агентством по патентам и товарным знакам. В 2004 году агентство было переименовано в Федеральную службу по интеллектуальной собственности, патентам и товарным знакам, которая сейчас носит название Федеральная служба по интеллектуальной собственности (Патентное право в России, сборник / Под. ред. А. Н. Павловского. М.: Артбат-Информ, 2002. 248 с.).

Результатами интеллектуальной деятельности, которым предоставляется правовая охрана (интеллектуальной собственностью), являются: произведения науки, литературы и искусства; программы для электронных вычислительных машин (программы для ЭВМ); базы данных; исполнения; фонограммы; сообщение в эфир или по кабелю радио- или телепередач (вещание организаций эфирного или кабельного вещания); изобретения; полезные модели; промышленные образцы; селекционные достижения; топологии интегральных микросхем; секреты производства (ноу-хау); фирменные наименования; товарные знаки и знаки обслуживания; географические указания; наименования мест происхождения товаров; коммерческие обозначения (Гражданский кодекс Российской Федерации (часть четвертая) от 18.12.2006 № 230-ФЗ (ред. от 11.06.2021). ГК РФ Статья 1225. Охраняемые результаты интеллектуальной деятельности и средства индивидуализации).

До создания патентного отдела в Карельском филиале АН СССР (КФ АН СССР) патентно-лицензионную работу вели на общественных началах д. т. н., заведующий лабораторией биохимии древесных растений Института леса КФ АН СССР Н. Ф. Комшилов и инженер Н. Ф. Амосова. За период с 1968 по 1974 г. сотрудниками филиала было подано 58 заявок на изобретения, из которых 22 предложения признано изобретениями. Среди изобретателей того времени наиболее известны имена В. Я. Унта, Н. Ф. Комшилова и Ю. К. Калинина (Научный архив КарНЦ РАН, фонд 2, опись 93). Вальтер Янович Унт занимался конструированием новых почвообрабатывающих орудий для лесовосстановления на вырубках, имел



Генриетта Борисовна
Лаврененко



Марк Теодорович
Польковский



Нина Васильевна Петрова
и Людмила Степановна Бабушкина

8 авторских свидетельств на изобретения. Николай Федорович Комшилов изучал лесохимическое сырье и его первичные продукты, получил 7 авторских свидетельств, среди которых – «Способ получения щавелевой кислоты», «Способ получения ванилина», «Способ очистки сульфатного мыла» и др. В 1970-е годы Юрий Клавдиевич Калинин с соавторами получили авторские свидетельства на «Способ контроля железосодержащего каменного литья», «Стекло», «Каменное литье», «Способ изготовления окатышей». За все время своей плодотворной деятельности Ю. К. Калинин получил 40 авторских свидетельств на изобретения.

На основании решения Президиума КФ АН СССР (18.06.1975 г.) 1 сентября 1976 г. в структуре Карельского филиала АН СССР был организован патентный отдел, основной функцией которого было и является выявление и последующая правовая охрана объектов интеллектуальной собственности, созданных сотрудниками институтов Карельского научного центра РАН в результате их научной деятельности.

Первым штатным руководителем патентного отдела Карельского филиала АН СССР была назначена Генриетта Борисовна Лаврененко (1976–1987 гг.). Она сформировала кадровый состав службы, обучила сотрудников отдела принципам патентования. Благодаря слаженной работе патентной службы в период 1976–1990 гг. была получена правовая охрана по более чем 200 охраняемым документам. В целях повышения эффективности научных исследований оформлено более тысячи рационализаторских предложений.

С 1987 по 1990 год патентный отдел возглавлял Марк Теодорович Польковский. В этот период все сотрудники службы получили специальное высшее образование в области патентного и авторского права.

С 1990 по 2013 год отделом руководила Нина Васильевна Петрова. В это время несколько раз вставал вопрос о расформировании службы, но она была сохранена, хотя штат сотрудников сильно сократился (с 7 до 2 сотрудников).

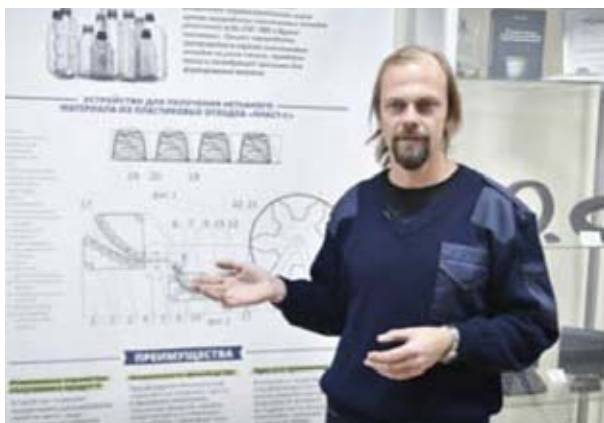
С 2013 по 2019 год патентный отдел возглавляла Людмила Степановна Бабушкина. В этот период актуальной становится охрана результатов интеллектуальной деятельности в области авторского права путем государственной регистрации баз данных и программ для ЭВМ, способствующая закреплению авторства и защиты служебной научной информации институтов КарНЦ РАН, а также регистрация объектов интеллектуальной собственности в качестве секрета производства (ноу-хау). В период с 2014 по 2019 г. число зарегистрированных баз данных увеличилось с 20 до 162 единиц (Итоги научной и научно-организационной деятельности за 2020 год / Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук». Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2021. 11 с.).

В 2018 году с целью коммерциализации результатов интеллектуальной деятельности в КарНЦ РАН был создан Инновационно-технологический центр, в состав которого теперь входит патентный отдел. Сегодня патентный отдел координирует патентно-лицензионную работу в институтах, организует ее правовое, информационное и методическое сопровождение.

По данным на 1 января 2021 года, количество действующих в Российской Федерации охраняемых документов КарНЦ РАН составляет: 23 изобретения, 6 полезных моделей, 50 программ для ЭВМ, 191 база данных и 10 ноу-хау (табл. 1). В таблице 2 представлено распределение количества объектов интеллектуальной собствен-



Л. В. Ветчинникова. Микроклональное размножение карельской березы



С. А. Симонов. Бионический нетканый материал и устройство для его изготовления

ности по Институтам КарНЦ РАН. Все объекты интеллектуальной собственности, по которым оформлена охрана в области патентного права, относятся преимущественно к естественным наукам: биология, экология, геология (табл. 3). К сожалению, в последние десятилетия идет значительное сокращение числа научных направлений, по которым у КарНЦ РАН оформлена охрана объектов интеллектуальной деятельности. Фотографии отдельных авторских свидетельств и патентов в настоящей статье могут дать представление обо всем разнообразии объектов интеллектуальной собственности, которые были получены сотрудниками КарНЦ РАН. Среди них: способ приготовления жидкой формы гидрофобного лекарственного препарата, Третьяков А. В. с соавторами (1989 г.); способ получения волокнистого углерода, Ковалевский В. В., Савельев Ю. А. (1990 г.); способ управления потоком коротковолнового электромагнитного излучения или медленных

нейтронов, Юшкин Н. П. с соавторами (1992 г.); способ клонального микроразмножения селекционного посадочного материала березы карельской, Ветчинникова Л. В. с соавторами (1994 г.); способ дифференциальной диагностики новообразований легких, Бахлаев И. Е. с соавторами (1995 г.); нематотическое средство против картофельной цистообразующей нематоды, Груздева Л. И. с соавторами (2006 г.); устройства для инкубации икры лососевых рыб, Веселов А. Е. с соавторами (2010, 2013, 2014, 2016 гг.); композиция для получения огнезащитного покрытия, Ильина В. П., Белашев Б. З. (2011 г.); способ получения бионического нетканого материала и устройство для его осуществления, Симонов С. А., Матанцева М. В. (2015 г.); способ получения водной дисперсии наночастиц углерода из шунгита, Рожкова Н. Н. с соавторами (2018 г.); способ управления памятью компьютерной системы, Соколов А. В., Барковский Е. А. (2018 г.).

Таблица 1. Сведения о создании, правовой охране и реализации объектов интеллектуальной собственности в 2020 году в КарНЦ РАН (на 01.01.2021 г.).

Показатели	Объекты интеллектуальной собственности									
	Изобретения	Полезные модели	Промышленные образцы	Селекционные достижения	Товарные знаки	Программы для ЭВМ	Базы данных	Топологии интегральных микросхем	Ноу-хау	
Подано заявок в РФ	3	1	–	–	–	6	27	–	–	
Получено положительных решений по заявкам на выдачу охранных документов РФ или свидетельств о регистрации	2	–	–	–	–	6	29	–	–	
Получено охранных документов в РФ	2	–	–	–	–	6	29	–	2	
Прекращено действие охранных документов в РФ	1	–	–	–	–	–	–	–	2	
Количество охранных документов, действующих в РФ	23	6	–	–	–	50	191	–	10	





Таблица 2. Распределение количества объектов интеллектуальной собственности по институтам КарНЦ РАН (на 01.01.2021 г.).

Институт	Изобретения	Полезные модели	Ноу-хау	Базы данных	Программы для ЭВМ
Институт биологии	8	2	–	84	–
Институт водных проблем Севера	–	2	–	35	11
Институт геологии	7	1	6	14	–
Институт леса	7	–	2	33	1
Институт прикладных математических исследований	1	–	–	1	31
Институт экономики	–	–	2	17	1
Институт языка, литературы и истории	–	–	–	6	6
Отдел комплексных научных исследований	–	1	–	1	–
Итого	23	6	10	191	50

Таблица 3. Основные научные направления объектов интеллектуальной собственности (изобретения, полезные модели)

Научное направление	Отрасль науки	Пример	Авторы
Биология	Биотехнология	микрклональное размножение растений и др.	Ветчинникова Л. В., Серебрякова О. С., Петрова Н. Е., Степанова А. И. и др.
	Ихтиология	устройство для инкубации икры и получения личинок лососевых рыб в реках и др.	Веселов А. Е. и др.
	Кормопроизводство	корма с/х животных и птиц	Болотников И. А., Демченко Е. А., Некрасова В. В. и др.
	Орнитология	искусственные гнездовья для дендрофильных и кустарниковых, открытогнездящихся и наземногнездящихся птиц; ловушки для птиц	Симонов С. А., Матанцева М. В., Зимин В. Б. и др.
	Пушное звероводство	выращивание пушных зверей; способы повышения качества пушнины норок и песцов; способы воспроизводства стада пушных зверей; способы повышения жизнестойкости пушных зверей и др.	Чернобровкина Н. П., Робонен Е. В. и др.
	Растениеводство	выращивание с/х культур с использованием регуляторов роста растений; выращивание растений с использованием ДРОП-технологий и др.	Сысоева М. И., Шибеева Т. Г., Шерудило Е. Г. и др.
	Селекция	овсяница луговая сорт «Карельская» и «Онежская»; тимopheвка луговая сорт «Олонецкая местная»	Винниченко Е. Ф., Дроздов С. Н. и др.
Геология	Использование минерального сырья Карелии	производство эмалей, керамики, фарфора бытового и хозяйственного назначения и др.	Ильина В. П., Щипцов В. В., Фролов П. В. и др.
	Камнелитейное производство	каменное литье для хранения радиоактивных отходов; машина для центробежной отливки труб и др.	Лебедева Г. А., Озерова Г. П. и др.
	Металлургия	литейное производство; футеровочные массы; противопожарное покрытие и др.	Рылеев А. В., Заверткин А. С. и др.
	Производство декоративно-облицовочных материалов	декоративное, глушеное стекло; композиции для декоративно-облицовочного материала; стеклокристаллический материал с огненно-полированной поверхностью; ювелирно-поделочные изделия и пробирный камень и др.	Ильина В. П., Щипцов В. В., Фролов П. В. и др.
	Разведка месторождений полезных ископаемых	оценка качества минерального сырья; переработка минерального сырья; способы исследования свойств минералов и материалов и др.	Скамницкая Л. С. и др.

Научное направление	Отрасль науки	Пример	Авторы
Геология	Строительные материалы	керамическая масса для изготовления строительного кирпича; радиопоглощающие материалы; экранирующие материалы и др.	Ильина В. П., Щипцов В. В. и др.
	Создание оптических систем	оптоэлектроника; способы управления потоком излучения в ИК-спектре и др.	Белашев Б. З., Терновой А. Н. и др.
	Шунгит	геологическая, технологическая оценка качества шунгитсодержащих пород; обогащение шунгитового сырья; сорбенты на основе шунгита; получение шунгитовых композиционных материалов и др.	Рожкова Н. Н., Рожков С. С., Ковалевский С. Н. и др.
Лесное хозяйство	Лесоводство	способы вегетативного размножения древесных растений; способ формирования стелющейся формы ствола древесных растений; способы выращивания карельской березы и др.	Ермаков В. И., Ветчинникова Л. В. и др.
	Мелиорация	способы мелиорации почв; системы осушения болот и др.	Нестеренко И. М. и др.
	Производство химических продуктов	способ получения ванилина; способ получения щавелевой кислоты и др.	Комшилов Н. Ф. и др.
	Удобрения	способы получения удобрений; составы удобрений из отходов окорки древесины	Гелес И. С., Березовский В. А., Васильева Н. А. и др.
	Устройства и машины для лесопосадочных работ	заякоривающее устройство мелиоративной машины; почвообрабатывающая фреза; устройство для обработки почвы и изготовления лунок и др.	Дмитриев А. С., Ярославцев В. И., Савельев Л. А., Яковлев В. В. и др.
	Целлюлозное бумажное производство	составы для варки целлюлозы; способы варки целлюлозы; способы утилизации отходов ЦБК и др.	Гелес И. С. и др.
Экология	Водные ресурсы	способы определения цветности воды; способы определения органического углерода в воде и др.	Зобков М. Б. и др.
	Очистка от загрязняющих веществ	способы биологической очистки почв от тяжелых металлов; способ биологической оценки токсичности веществ, вносимых в почву; способы очистки промышленных сточных вод от органических примесей и от нефтепродуктов; очистка промышленных сточных вод от органических примесей и от нефтепродуктов и др.	Горштейн А. Е., Пекки А. С. и др.

Важно отметить, что многие изобретения прошлого века актуальны и сегодня и могут служить основой для дальнейших разработок современных технологий и устройств в перспективных научных направлениях.

В государственной программе «Научно-технологическое развитие Российской Федерации» от 29.03.2019 г. одной из основных задач научного, технологического и инновационного развития России обозначена передача научных знаний для создания новых технологий и внедрения их в реальный сектор экономики (Государственная программа Российской Федерации «Научно-технологическое развитие Российской Федерации» от 29.03.2021 № 377). Несомненно, решение этой задачи невозможно без развития междисциплинарных и/или комплексных научных, научно-технических и ин-

новационных проектов, а также без создания охраняемых результатов интеллектуальной деятельности. В данных условиях проведение научных исследований обязательно должно сопровождаться методической и правовой поддержкой со стороны патентной службы, поскольку охрана результатов интеллектуальной деятельности гарантирует их законное использование и внедрение в производство.

45 лет – дата, близкая к полувековому юбилею. Патентная служба принимает поздравления и выражает огромную благодарность бывшим сотрудникам службы, желает им крепкого здоровья, а авторам-изобретателям – новых творческих идей, вдохновения и ясного осознания важности их работы в этом направлении.

Л. В. Бабушкина, Н. Н. Фокина

ЕВГЕНИЯ КОНСТАНТИНОВНА ОЛЕЙНИК (к 70-летию со дня рождения)



22 сентября 2021 г. исполнилось 70 лет доктору биологических наук, главному научному сотруднику и руководителю группы иммунологии Института биологии КарНЦ РАН Евгении Константиновне Олейник. Она родилась в г. Кзыл-Орда Казахской ССР. В 1974 году окончила биологический факультет МГУ им. Ломоносова.

С 1974 г. Евгения Константиновна работает в Институте биологии, где в 1980 г. защитила кандидатскую диссертацию, а в 2005 г. – докторскую диссертацию на тему «Характеристика функциональных и фенотипических изменений лимфоцитов периферической крови

у онкологических больных» по специальности 14.00.36 – аллергология и иммунология.

Привитый еще в студенческие времена интерес к клинической иммунологии она принесла в Институт биологии, где организовала работу по исследованию функциональных изменений периферических лимфоцитов при патологических процессах в организме. На протяжении всей дальнейшей работы главным направлением ее деятельности оставались молекулярные и клеточные аспекты адаптивного иммунитета человека, прежде всего при онкогенезе. Одной из первых в России Евгения Константиновна начала изучение роли Treg-клеток в иммунной регуляции противоопухолевого и воспалительного ответа. В настоящее время в область ее интересов входит иммунологический надзор и распознавание антигена при опухолевом росте и аутоиммунных процессах, а также исследование механизмов активации и дифференцировки иммунных клеток.

Будучи высококвалифицированным специалистом и целеустремленным человеком, Евгения Константиновна участвовала в реализации проектов РФФИ, в программе Президиума РАН «Фундаментальные науки – медицине», в проекте 7-й рамочной программы ЕС DIABIMMUNE, как в качестве руководителя, так и исполнителем. Является членом Ученого совета Института биологии, участвовала в работе диссертационного совета по защите докторских и кандидатских диссертаций по биохимии и физиологии (ДМ 212.087.02) при ФГУ ВПО КГПА. Опубликовала более 210 работ. Является соавтором патента «Способ дифференциальной диагностики новообразований легких».

Помимо научно-исследовательской работы Евгения Константиновна занимается педагогической деятельностью. С 1993 по 2007 г. Е. К. Олейник читала лекции студентам медицинского факультета ПетрГУ по дисциплинам

«Иммунология», «Клиническая иммунология и аллергология», «Молекулярная иммунология». Она уделяла большое внимание обучению студентов новым современным аспектам иммунологии. Являясь глубоко заинтересованным в своей работе человеком, она старается передать увлеченность иммунологией своим ученикам. Под ее руководством ведется подготовка аспирантов по специальности «Физиология», успешно защищены 3 кандидатские диссертации.

Коллеги и ученики Евгении Константиновны от всей души поздравляют ее с юбилеем и желают крепкого здоровья, счастья, оптимизма, реализации творческих планов, предприимчивых и любознательных учеников.

Г. А. Жулай, А. В. Чуров, П. Н. Семакова

СПИСОК ОСНОВНЫХ НАУЧНЫХ ТРУДОВ Е. К. ОЛЕЙНИК

1984. Тимусные клетки-няньки у птиц // Российская сельскохозяйственная наука. № 3. С. 37. (Совместно с И. А. Болотниковым.)

1985. Изменения показателей иммунного статуса больных диффузным токсическим зобом на разных стадиях заболевания // Проблемы эндокринологии. № 6. С. 6. (Совместно с А. Х. Лившиц.)

1987. Radioimmunological and immunological control of toxic goiter remission after radioiodine therapy and thyroidectomy // Медицинская радиология. Т. 32, № 2. С. 38–41. (Совместно с А. S. Ametov, A. Kh. Livshits.)

1988. Стимуляция В-активной противовирусной антителопродукции у птиц // Российская сельскохозяйственная наука. № 7. С. 35. (Совместно с И. А. Болотниковым.)

1997. Activation of blood lymphocytes in lung cancer patients with polyclonal mitogens // Problems in oncology. Vol. 43. P. 584–586. (Совместно с I. E. Bakhlaev, A. I. Ageenko.)

1998. Turtest в диагностике опухолевых заболеваний легких // Пульмонология. № 3. С. 48. (Совместно с И. Е. Бахлаевым, А. И. Агеенко, В. С. Ерховым.)

2000. Expression of CD95 on peripheral blood lymphocytes in patients with autoimmune diseases and neoplasms // Bulletin of Experimental Biology and Medicine. No. 3. P. 892–894. (Совместно с М. I. Shibaev.)

2001. Phenotype of peripheral blood lymphocytes in patients with lung cancer // Problems in oncology. Vol. 47. P. 436–439. (Совместно с V. M. Oleinik, I. E. Bakhlaev, A. I. Ageenko.)

2002. Особенности функционального состояния иммунной системы больных раком

желудка // Медицинская иммунология. Т. 4. С. 655–660. (Совместно с М. И. Шibaевым, В. М. Олейником.)

2004. Система апоптоза Fas/FasL в онкогенезе // Иммунология. Т. 25, № 4. С. 251. (Совместно с М. Ю. Донниковым, В. М. Олейником.)

2005. Динамика экспрессии маркеров активации лимфоцитов больных с опухолями желудочно-кишечного тракта на разных стадиях заболевания // Вопросы онкологии. № 5. С. 571. (Совместно с М. И. Шibaевым, В. М. Олейником.)

2006. A novel method of modifying immune responses by vaccination with lipiodol-siRNA mixtures // J. Translational Medicine. Vol. 4, no. 2. (Совместно с Т. Е. Ichim, N. H. Riordan, H. Izadi, I. A. Popov, Z. Zhong, Y. Li, S. Sher.)

2007. Снижение индуцированной митогенами поликлональной активации лимфоцитов периферической крови как параметр иммуносупрессии при различных опухолях человека // Вопросы онкологии. Т. 56, № 1. С. 49–53. (Совместно с В. М. Олейником, П. Г. Назаровым, В. М. Моисеенко.)

2008. Изменение регуляторных функций дендритных клеток после трансфекции SiRNA IL-12P35 // Цитокины и воспаление. Т. 7, № 1. С. 29–34. (Совместно с Т. Е. Иком, И. А. Поповым.)

2009. Экспрессия молекулярных маркеров регуляторных Т-лимфоцитов FOXP3 и TGF- β 1 при вирусных инфекциях, аутоиммунных и онкологических заболеваниях // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. Т. 11, № 1–5. С. 1006–1009. (Совместно с В. М. Олейником, А. В. Чуровым, И. Е. Бахлаевым, П. И. Ковчуром, А. А. Мясниковым, А. Т. Балашовым.)

2010. Регуляторные лимфоциты и субпуляции клеток памяти CD4⁺CD45RO⁺ у онкологических больных // Цитокины и воспаление. Т. 9, № 4. С. 105–106. (Совместно с В. М. Олейником, А. В. Чуровым.)

2011. Противовирусная терапия в комплексном лечении предопухолевых заболеваний шейки матки с хронической ВПЧ-инфекцией // Медицинский академический журнал. Т. 11, № 2. С. 86–96. (Совместно с П. И. Ковчуром, И. Е. Бахлаевым, В. М. Олейником, А. В. Чуровым.)

2012. Активация регуляторных Т-клеток у больных сосудистыми заболеваниями головного мозга // Медицинский академический журнал. Т. 12, № 3. С. 30–34. (Совместно с Н. С. Субботиной, В. М. Олейником, А. В. Чуровым, Г. А. Жулай, П. Н. Кравченко, И. В. Стафеевой.)

2013. Регуляторные Т-клетки и канцерогенез // Иммунология. Т. 34, № 1. С. 61–64. (Совместно с Г. А. Жулай.)

2014. Субпопуляционный состав лимфоцитов как показатель иммунной супрессии при остром панкреатите // Экспериментальная и клиническая гастроэнтерология. Т. 9. С. 21–25. (Совместно с Г. А. Жулай, К. А. Островским, В. М. Олейником, П. Н. Кравченко, А. В. Чуровым.)

2015. Экспрессия CD127 на регуляторных Т-лимфоцитах периферической крови при иммунных патологиях // Медицинская иммунология. Т. 17. С. 371. (Совместно с В. М. Олейником, А. В. Чуровым, Г. А. Жулай, П. Н. Кравченко.)

2016. Циркулирующие регуляторные Т-клетки и изменения в субпопуляционном

составе лимфоцитов у больных колоректальным раком // Вопросы онкологии. Т. 62, № 1. С. 96–100. (Совместно с Г. А. Жулай, А. А. Романовым, В. М. Олейником, А. В. Чуровым, П. Н. Кравченко.)

2018. Иммунологическая память: роль регуляторных клеток Treg // Медицинская иммунология. Т. 20, № 5. С. 613–621. (Совместно с В. М. Олейником, А. В. Чуровым.)

2020. Микроокружение опухоли: формирование иммунного профиля // Медицинская иммунология. Т. 23, № 1. С. 7–16. (Совместно с М. И. Шibaевым, К. С. Игнатьевым, В. М. Олейником, Г. А. Жулай.)

ВИКТОР МИХАЙЛОВИЧ ОЛЕЙНИК (к 70-летию со дня рождения)



В ноябре 2021 года исполнилось 70 лет доктору биологических наук, ведущему научному сотруднику группы иммунологии ИБ КарНЦ РАН Виктору Михайловичу Олейнику. Он родился в г. Грайвороне Белгородской области 29 ноября 1951 г. После окончания в 1974 г. биологического факультета МГУ им. Ломоносова поступил на работу в Институт биологии. В 1985 г. защитил кандидатскую диссертацию, а в 1997 г. – докторскую диссертацию на тему «Характеристика ферментного спектра пищеварительного тракта у хищных млекопитающих» по специальности «физиология человека и животных».

В область научных интересов Виктора Михайловича, прежде всего как физиолога животных, входила сравнительная физиология пищеварительных желез млекопитающих клеточного разведения. Он участвовал в исследо-

вании спектра пищеварительных ферментов сельскохозяйственных норок и песцов. Позднее увлекся экологическим аспектом функционирования иммунной системы человека. Под его руководством реализован проект РФФИ «Молекулярные и клеточные механизмы адаптации иммунной системы к условиям Севера. Роль регуляторных Т-лимфоцитов в индукции иммунной супрессии» (№ 13-04-98826). Виктор Михайлович участвовал в работе диссертационного совета по защите докторских и кандидатских диссертаций по биохимии и физиологии (ДМ 212.087.02) при ФГУ ВПО КГПА. Он является автором и соавтором более 130 работ в научных журналах, входит в редколлегию журнала «Проблемы биологии продуктивных животных».

Будучи человеком творческим и обладая широкой эрудицией, Виктор Михайлович всегда может поддержать любую дискуссию и украсить общение внутри коллектива. От всей души поздравляем Виктора Михайловича с юбилейной датой, желаем здоровья, счастья и благополучия.

Г. А. Жулай, А. В. Чуров, П. Н. Семакова

СПИСОК ОСНОВНЫХ НАУЧНЫХ ТРУДОВ В. М. ОЛЕЙНИКА

1988. Активность пищеварительных ферментов у норок под влиянием сухого гранулированного корма // Доклады Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук им. В. И. Ленина. 1988. № 9. С. 41–42. (Совместно с В. А. Берестовым, Н. Е. Куликовым.)

1993. The enzyme topography of the small intestine in Arctic foxes and mink // Fiziologicheski zhurnal imeni I. M. Sechenova. Vol. 79 (6). P. 109–114.

1995. Distribution of digestive enzyme activities along intestine in blue fox, mink, ferret

and rat // *Comp. Biochem. Physiol.* Vol. 112A, no. 1. P. 55–58.

2000. Активность пищеварительных ферментов у нутрий в зависимости от состава рациона // *Сельскохозяйственная биология.* № 2. С. 105. (Совместно с Б. Барабашем.)

2001. Активность ферментов пищеварительных желез в крови норок и песцов в течение года // *Сельскохозяйственная биология.* № 4. С. 111. (Совместно с Е. Б. Свечкиной, П. Н. Тютюнником.)

2002. Особенности функционального состояния иммунной системы больных раком желудка // *Медицинская иммунология.* Т. 4. С. 655–660. (Совместно с М. И. Шibaевым, Е. К. Олейник.)

2004. Expression of surface lymphocyte markers in various courses of gastrointestinal tumors // *Bulletin of Experimental Biology and Medicine.* Vol. 137, no. 4. P. 385–388. (Совместно с Е. К. Oleinik, M. I. Shibaev.)

2005. Динамика экспрессии маркеров активации лимфоцитов больных с опухолями желудочно-кишечного тракта на разных стадиях заболевания // *Вопросы онкологии.* № 5. С. 571. (Совместно с М. И. Шibaевым, Е. К. Олейник.)

2006. Маркеры активации лимфоцитов крови (CD25, CD71, CD95 и HLA-DR) у онкологических больных // *Гематология и трансфузиология.* Т. 51, № 1. С. 18–22. (Совместно с М. И. Шibaевым, Е. К. Олейник.)

2007. Снижение индуцированной митогенами поликлональной активации лимфоцитов периферической крови как параметр иммуносупрессии при различных опухолях человека // *Вопросы онкологии.* Т. 56, № 1. С. 49–53. (Совместно с Е. К. Олейник, П. Г. Назаровым, В. М. Моисеенко.)

2008. Изучение экспрессии молекулярных маркеров иммунной супрессии FOXP3, TGF- β , TPRII в лимфоцитах периферической крови онкологических больных // *Российский иммунологический журнал.* Т. 2, № 2–3. С. 123. (Совместно с Е. К. Олейник, А. В. Чуровым.)

2009. Экспрессия молекулярных маркеров регуляторных Т-лимфоцитов FOXP3 и TGF- β 1 при вирусных инфекциях, аутоиммунных и онкологических заболеваниях // *Известия Самарского научного центра Российской академии наук.* Т. 11, № 1–5. С. 1006–1009.

(Совместно с Е. К. Олейник, А. В. Чуровым, И. Е. Бахлаевым, П. И. Ковчуром, А. А. Мясниковым, А. Т. Балашовым.)

2010. Регуляторные лимфоциты и субпопуляции клеток памяти CD4⁺CD45RO⁺ у онкологических больных // *Цитокины и воспаление.* Т. 9, № 4. С. 105–106. (Совместно с Е. К. Олейник, А. В. Чуровым.)

2011. Противовирусная терапия в комплексном лечении предопухолевых заболеваний шейки матки с хронической ВПЧ-инфекцией // *Медицинский академический журнал.* Т. 11, № 2. С. 86–96. (Совместно с П. И. Ковчуром, И. Е. Бахлаевым, Е. К. Олейник, А. В. Чуровым.)

2012. Активация регуляторных Т-клеток у больных сосудистыми заболеваниями головного мозга // *Медицинский академический журнал.* Т. 12, № 3. С. 30–34. (Совместно с Н. С. Субботиной, Е. К. Олейник, А. В. Чуровым, Г. А. Жулай, П. Н. Кравченко, И. В. Стафеевой.)

2013. Регуляторные Т-клетки и канцерогенез // *Иммунология.* Т. 34, № 1. С. 61–64. (Совместно с Г. А. Жулай.)

2014. Субпопуляционный состав лимфоцитов как показатель иммунной супрессии при остром панкреатите // *Экспериментальная и клиническая гастроэнтерология.* Т. 9. С. 21–25. (Совместно с Г. А. Жулай, Е. К. Олейник, К. А. Островским, П. Н. Кравченко, А. В. Чуровым.)

2015. Экспрессия CD127 на регуляторных Т-лимфоцитах периферической крови при иммунных патологиях // *Медицинская иммунология.* Т. 17. С. 371. (Совместно с Е. К. Олейник, А. В. Чуровым, Г. А. Жулай, П. Н. Кравченко.)

2016. Циркулирующие регуляторные Т-клетки и изменения в субпопуляционном составе лимфоцитов у больных колоректальным раком // *Вопросы онкологии.* Т. 62, № 1. С. 96–100. (Совместно с Г. А. Жулай, Е. К. Олейник, А. А. Романовым, А. В. Чуровым, П. Н. Кравченко.)

2018. Иммунологическая память: роль регуляторных клеток Treg // *Медицинская иммунология.* Т. 20, № 5. С. 613–621. (Совместно с Е. К. Олейник, А. В. Чуровым.)

2020. Микроокружение опухоли: формирование иммунного профиля // *Медицинская иммунология.* Т. 23, № 1. С. 7–16. (Совместно с М. И. Шibaевым, Е. К. Олейник, К. С. Игнатьевым, Г. А. Жулай.)

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 оставляют 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 высылается 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 высылается 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; аннотация на английском языке; ключевые слова на английском языке; текст статьи (статьи 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 вклейках (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 TIF (* .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. Иллюстрация 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 mezhhvidovykh 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. Gidrogeokhimicheskie 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'shому 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. 11, 2021

“EXPERIMENTAL BIOLOGY”

TABLE OF CONTENTS

REVIEWS

O. M. Fedorenko, M. V. Zaretskaya, O. N. Lebedeva. GENETIC AND EPIGENETIC MECHANISMS OF PLANT ADAPTATION (EXAMPLE OF THE MODEL SPECIES *ARABIDOPSIS THALIANA*) 5

L. V. Vetchinnikova, A. F. Titov. SPATIAL AND AGE STRUCTURE OF SILVER BIRCH AND CURLY BIRCH POPULATIONS 22

ORIGINAL PAPERS

A. V. Egorova, T. B. Kalinnikova, D. M. Khakimova, R. R. Shagidullin. NEUROTOXIC EFFECT OF ACETYLCHOLINESTERASE INHIBITORS ON THE ORGANISM OF THE FREE-LIVING SOIL NEMATODE *CAENORHABDITIS ELEGANS* MAUPAS 39

T. N. Ilyina, I. V. Baishnikova, E. A. Hizhkin. EFFECT OF CONSTANT DARKNESS AND LUZINDOLE ON VITAMINS A AND E IN ORGANS YOUNG AND OLD RATS 48

O. V. Ermakova. EFFECTS OF CHRONIC LOW-DOSE-RATE IONIZING RADIATION AND COLD ON MORPHOLOGICAL PARAMETERS OF THE ADRENAL CORTEX IN MURIDS 59

R. U. Vysotskaya, E. A. Buoy, M. Yu. Krupnova, N. N. Nemova, D. L. Lajus. PARTICIPATION OF ACID HYDROLASES IN ADAPTATIONS OF JUVENILE THREESPINE STICKLEBACKS *GASTEROSTEUS ACULEATUS* L. IN THE WHITE SEA 69

D. A. Efremov, M. A. Skorobogatov, A. G. Potutkin. TRIALS OF AN ARTIFICIAL INCUBATION NEST FOR SALMONID (GENUS *SALMO*) EGGS “*SALMO-3000*” IN THE ARCTIC RIVER INDYORA (KOLA PENINSULA) 80

R. V. Ignatenko. CYTOGENETIC STUDIES OF THE SEED PROGENY OF *PINUS SYLVESTRIS* L. GROWING IN THE SEGEZHA PULP AND PAPER MILL AREA 93

SHORT COMMUNICATIONS

A. A. Ignatenko, N. M. Kaznina, Yu. V. Batova, N. I. Dubovets. THE RESPONSE OF WHEAT PLANTS WITH DIFFERENT ALLELE STATUSES OF THE *GPC-B1* GENE TO ZINC DEFICIENCY IN THE SUBSTRATE 103

HISTORY OF THE KARELIAN RESEARCH CENTRE RAS: PEOPLE AND EVENTS

Yu. I. Popova, O. I. Bolotnikova. Igor’ A. Bolotnikov (1939–1998) 113

A. G. Borisova. Alexander I. Kaivarainen (1946–2009) 120

DATES AND ANNIVERSARIES

L. V. Babushkina, N. N. Fokina. KarRC RAS Patent Office is 45	124
G. A. Zhulai, A. V. Churov, P. N. Semakova. Evgeniya K. Oleinik (on the 70 th anniversary)	131
G. A. Zhulai, A. V. Churov, P. N. Semakova. Viktor M. Oleinik (on the 70 th anniversary)	134
INSTRUCTIONS FOR AUTHORS	136

Научный журнал

**Труды Карельского научного центра
Российской академии наук**
№ 11, 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 М. И. Федорова

Подписано в печать 23.11.2021. Дата выхода 30.11.2021. Формат 60x84^{1/8}.
Печать офсетная. Уч.-изд. л. 15,8. Усл. печ. л. 16,7.
Тираж 100 экз. Заказ 690. 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