

Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр
Российской академии наук»

ТРУДЫ

КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

№ 7, 2022

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ БИОЛОГИЯ

Петрозаводск
2022

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, академик РАН, д. б. н., проф.; О. ОВАСКАЙНЕН, доктор математики, проф. (Финляндия); О. Н. ПУГАЧЕВ, академик РАН, д. б. н.; С. А. СУББОТИН, доктор биологии (США); Д. А. СУБЕТТО, д. г. н.; Н. Н. ФИЛАТОВ, член-корр. РАН, д. г. н., проф.; Т. Э. ХАНГ, доктор географии (Эстония); П. ХЁЛЬТТЯ, доктор геологии, проф. (Финляндия); К. ШАЕВСКИЙ, доктор математики, проф. (Польша); В. В. ЩИПЦОВ, д. г.-м. н., проф.

Редакционная коллегия серии «Экспериментальная биология»

А. М. АНДРЕЕВА, д. б. н.; Т. О. ВОЛКОВА, д. б. н.; А. С. ГОРЮНОВ, к. ф.-м. н., доцент; В. А. ИЛЮХА (отв. редактор), 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 (зам. отв. редактора), академик 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», 2022

© Институт биологии КарНЦ РАН, 2022

© Институт леса КарНЦ РАН, 2022

Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences

TRANSACTIONS

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

No. 7, 2022

EXPERIMENTAL BIOLOGY

Petrozavodsk
2022

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, Academician, 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 Thematic issue of the «Experimental Biology» Series

A. M. ANDREEVA, DSc (Biol.); A. S. GORYUNOV, PhD (Phys.-Math.), Assistant Prof.; V. A. ILYUKHA (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 (Deputy Editor-in-Charge), RAS Academician, DSc (Biol.), Prof.; 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

8 issues a year

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 of the Russian Academy of Sciences, 2022
© Institute of Biology, Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, 2022
© Forest Research Institute, Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, 2022

УДК 581.192.1 : 635.92

СОДЕРЖАНИЕ АСКОРБИНОВОЙ КИСЛОТЫ, ТАНИНОВ И ОБЩЕЙ ЗОЛЫ В ЛИСТЬЯХ ДЕКОРАТИВНЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ РОДА *HOSTA* TRATT. В УСЛОВИЯХ УРБАНИЗИРОВАННОЙ СРЕДЫ

О. Л. Цандекова^{1*}, Л. Л. Седельникова²

¹ Федеральный исследовательский центр угля и углехимии Сибирского отделения РАН (пр. Ленинградский, 10, Кемерово, Россия, 650065), *zandekova@bk.ru

² Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения РАН (ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, Россия, 630090)

В работе впервые представлены сравнительные результаты по содержанию аскорбиновой кислоты, водорастворимых фенольных соединений (танинов) и общей золы в листьях декоративных многолетников рода *Hosta* Tratt., культивируемых в условиях Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС, Академгородок) и озеленения городской среды Бердска и Кольцово (Новосибирская область) в течение сезонного развития 2020 года. Определено содержание представленных групп веществ в листьях *Hosta decorata*, *H. albomarginata*, *H. lancifolia* в период цветения. В условиях городской среды установлено увеличение содержания зольных веществ в листьях *H. albomarginata*, *H. lancifolia*, *H. decorata* в 1,5–1,8 раза. Отмечена общая тенденция накопления листьями золы у видов рода *Hosta*, с наибольшим значением у *H. albomarginata* (17%), произрастающих в зеленых насаждениях г. Бердска. Содержание аскорбиновой кислоты и танинов в листьях *H. albomarginata*, *H. lancifolia*, *H. decorata* в 1,2–1,8 раза меньше в городской среде Бердска и Кольцово, чем у растений, выращиваемых в условиях с благоприятной экологической ситуацией (ЦСБС).

Ключевые слова: *Hosta decorata*; *Hosta albomarginata*; *Hosta lancifolia*; лист; зола; танины; аскорбиновая кислота; городская среда; Новосибирская область

Для цитирования: Цандекова О. Л., Седельникова Л. Л. Содержание аскорбиновой кислоты, танинов и общей золы в листьях декоративных многолетников рода *Hosta* Tratt. в условиях урбанизированной среды // Труды Карельского научного центра РАН. 2022. № 7. С. 5–12. doi: 10.17076/eb1529

Финансирование. Работа выполнена при финансовой поддержке тем НИР ФИЦ УУХ СО РАН (проект № 0286-2021-0010) и ЦСБС СО РАН (проект № АААА-А21-121011290025-2 «Анализ биоразнообразия, сохранения и восстановления редких и ресурсных видов растений с использованием экспериментальных методов»).

O. L. Tsandekova^{1*}, L. L. Sedelnikova². CONTENT OF ASCORBIC ACID, TANNINS AND TOTAL ASH IN LEAVES OF ORNAMENTAL PERENNIALS OF THE GENUS *HOSTA* TRATT. IN AN URBANIZED ENVIRONMENT

¹ Federal Research Center of Coal and Coal Chemistry, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences (10 Leningradsky Ave., 650065 Kemerovo, Russia), *zandekova@bk.ru

² Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences (101 Zolotodolinskaya St., 630090 Novosibirsk, Russia)

The paper presents for the first time comparative results on the content of ascorbic acid, water-soluble phenolic compounds (tannins) and total ash in the leaves of ornamental perennials of the genus *Hosta* Tratt. grown in the Central Siberian Botanical Garden (CSBG, Akademgorodok) and in planted urban landscapes of Berdsk and Koltsovo (Novosibirsk Region) during the 2020 growing season. The content of the said groups of substances in leaves of *Hosta decorata*, *H. albomarginata*, *H. lancifolia* during the flowering period was determined. The content of ash substances in the leaves of *H. albomarginata*, *H. lancifolia*, *H. decorata* was 1.5–1.8 times higher in the urban environment. Leaves of *Hosta* spp. plants showed a general tendency to accumulate ash, with the highest value found in *H. albomarginata* (17 %) growing in green spaces of the City of Berdsk. The content of ascorbic acid and tannins in leaves of *H. albomarginata*, *H. lancifolia*, and *H. decorata* was 1.2–1.8 times lower in the urban environment of Berdsk and Koltsovo than in plants grown under favorable environmental conditions (CSBG).

Keywords: *Hosta decorata*; *Hosta albomarginata*; *Hosta lancifolia*; leaf; ash; tannins; ascorbic acid; urban environment; Novosibirsk Region

For citation: Tsandekova O. L., Sedelnikova L. L. Content of ascorbic acid, tannins and total ash in leaves of ornamental perennials of the genus *Hosta* Tratt. in an urbanized environment. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2022. No. 7. P. 5–12. doi: 10.17076/eb1529

Funding. The study was financed within the research area of the Federal Research Center for Coal and Coal Chemistry SB RAS (Project № 0286-2021-0010) and Central Siberian Botanical Garden SB RAS (Project № AAAA-A21-121011290025-2 “Analysis of biodiversity, conservation and restoration of rare and resource species of plants using experimental methods”).

Введение

Озеленение городов и поселков Новосибирской области требует значительного расширения и внедрения новых видов цветочно-декоративных растений. Роль зеленых насаждений в урбанизированных условиях особенно актуальна в связи с неблагоприятной экологической обстановкой, которая определена во многих регионах России, в том числе и Сибири [Государственный..., 2020]. Исследования биохимических показателей, которые являются важным критерием оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды, позволяют всесторонне анализировать состояние декоративных растений. В работах многих авторов показана аккумулятивная роль растений, произрастающих в неблагоприятных условиях окружающей среды [Николаевский, 1998; Кавеленова и др., 2001; Бессонова, Иванченко, 2008; Нопур et al., 2009; Казакова и др., 2011; Давлетбаева и др., 2015; Двуреченский, 2015;

Седельникова, Цандекова, 2015, 2021; Янчевская и др., 2015; Байкалова и др., 2017; Minkina et al., 2017; Sedelnikova, Tsandekova, 2020; Цандекова, Седельникова, 2021]. Однако оценка их состояния и устойчивости в урбанизированной среде не всегда определена.

Важными компонентами антиоксидантной системы растений, которая играет значимую роль в их адаптации к условиям техногенного загрязнения, являются фенольные соединения (танины) и аскорбиновая кислота. Фенольные соединения предохраняют аскорбиновую кислоту от окисления, поэтому можно наблюдать связь между содержанием данных метаболитов в растениях [Скрыпник и др., 2020]. Показатель содержания зольных веществ в листьях также важен как в аспекте химизма растений, так и с позиций поступления минеральных веществ из фитомассы в прочие компоненты экосистемы. Сравнительное изучение биохимических показателей в листьях декоративно-лиственных растений позволяет оценить их состояние при

неблагоприятных факторах среды, что представляет актуальность, обуславливает новизну и служит основанием для выполнения данной работы.

Цель работы – оценить состояние декоративных многолетников рода *Hosta* по содержанию некоторых биохимических показателей в условиях урбанизированной среды. В задачу исследований входило определение содержания аскорбиновой кислоты, водорастворимых фенольных соединений (танинов), общей золы в листьях трех видов хост (*Hosta decorata*, *H. albomarginata*, *H. lancifolia*), произрастающих в городской среде Бердска и Кольцово Новосибирской области.

Материалы и методы

Объектами изучения служили виды рода *Hosta* Tratt. – хоста, функия (сем. *Hostaceae*, хостовых), *H. decorata* Bailey – X. декоративная, *H. albomarginata* (Hook.) Nyl. – X. белоокаймленная, *H. lancifolia* (Thunb.) Engl. – X. ланцетолистная. Исследуемые виды были переданы в 2019 году из биоресурсной научной коллекции ЦБС СО РАН «Коллекции живых растений в открытом и закрытом грунте», УНУ № USU 440534 на объекты озеленения пгт. Кольцово, 21 (Клиническая районная больница № 1) и г. Бердска (Центр социальной помощи семье и детям «Юнона», ул. К. Маркса, 27). Контролем служили растения с коллекционного участка лаборатории декоративных растений, расположенного в относительно благоприятных экологических условиях (г. Новосибирск, Советский район, Академгородок).

Сбор растительного сырья осуществляли во второй декаде июля (15–16.07) 2020 г. Листья сушили и перетирали до мелкой фракции.

Определение общей золы проводили путем сухого озоления в муфельной печи по ГОСТ 24027.2-80. Навеску массой 1 г осторожно обугливали в фарфоровом тигле на электроплитке. После полного обугливания сырья тигель переносили в муфельную печь для сжигания угля и полного прокаливания остатка. Прокаливание вели при красном калении (+550...+650 °С) до постоянной массы, избегая сплавления золы и спекания ее со стенками тигля. По окончании прокаливания тигель охлаждали в течение 2 ч, затем ставили в эксикатор, на дне которого находился безводный хлористый кальций, охлаждали и взвешивали. Постоянная масса считалась достигнутой, если разница между двумя последующими взвешиваниями не превышала 0,0005 г. Содержание общей золы (X_1) в про-

центах в абсолютно сухом сырье вычисляли по формуле:

$$X_1 = \frac{m_1 \cdot 100 \cdot 100}{m_2 \cdot (100 - W)},$$

где m_1 – масса золы, г; m_2 – масса сырья, г; W – потеря в массе при высушивании сырья, % [Сырье..., 1981].

Содержание водорастворимых фенольных соединений (танинов) определяли методом Левенталя – Нейбауера, основанным на легкой окисляемости фенолов калия перманганатом в присутствии индигосульфокислоты при комнатной температуре, титрование проводили медленно до появления золотисто-желтого окрашивания [Коренская и др., 2007].

Содержание аскорбиновой кислоты определяли титриметрическим методом с применением 2,6-дихлорфенолиндофенола натрия. Для этого навеску (5 г) растирали в ступке, добавляя порциями 4–5 мл раствора соляной кислоты до получения однородной жидкой кашицы. Смесь из ступки переносили в мерную колбу на 100 мл, общий объем экстракта доводили до метки тем же раствором кислоты, затем фильтровали. В колбу (100 мл) приливали 20 мл полученного фильтрата и титровали индофеноловым реактивом до слабо-розового цвета, удерживающегося 30 секунд. Титрование повторяли с новыми порциями того же фильтрата. На основании средней величины рассчитывали содержание аскорбиновой кислоты [Неверова, 2005].

Аналитическая повторность опытов трехкратная из смешанной пробы. Данные представлены в виде средних арифметических значений и их среднеквадратических (стандартных) ошибок. Статистическая значимость различий между вариантами определяли с помощью t -критерия Стьюдента ($p < 0,05$). Экспериментальные данные обработаны статистически с помощью компьютерных программ Microsoft Office Excel 2007 и Statistica 10.

Результаты и обсуждение

Показано, что в листьях *H. decorata*, произрастающих в Кольцово, содержание танинов выше на 18 % относительно контроля. По содержанию аскорбиновой кислоты существенных различий не выявлено (рис. 1). Меньшим содержанием данных элементов (в 1,2–1,3 раза) отличались листья растений, произрастающих в центральной части г. Бердска. Однако показания по содержанию золы в листьях *H. decorata* в Бердске и Кольцово в 1,5 раза выше, чем в контроле.

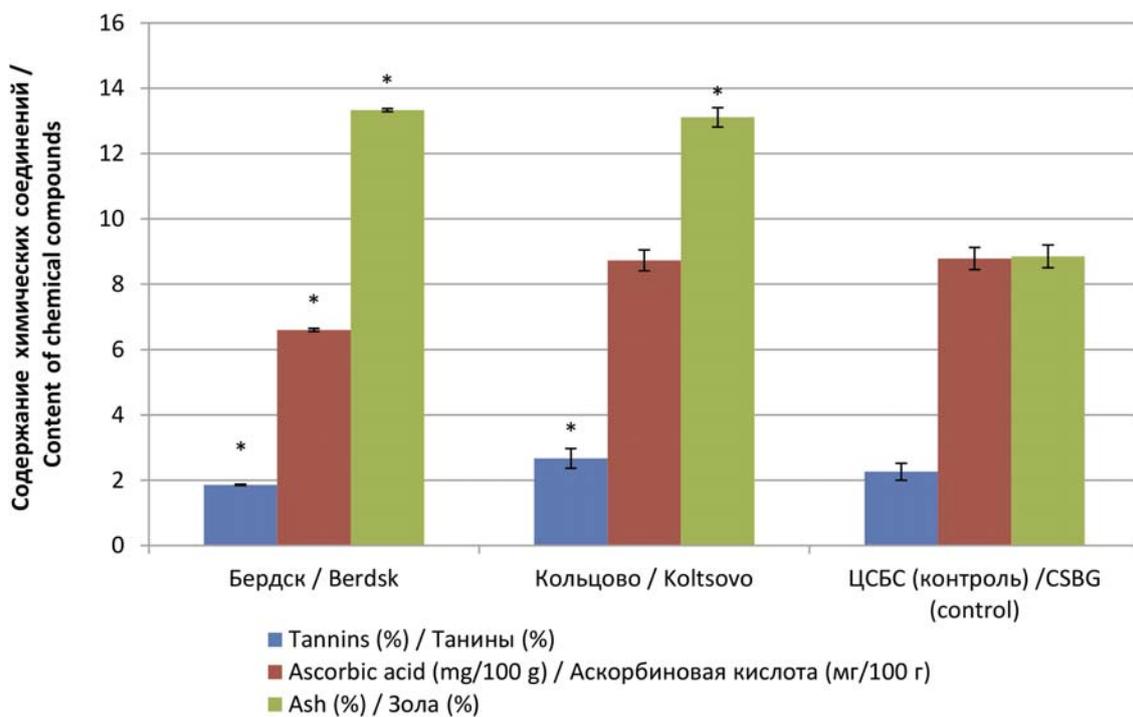


Рис. 1. Содержание химических соединений в листьях *Hosta decorata* в урбанизированной среде Новосибирской области. Здесь и на рис. 2, 3, в табл. 1: различия с контролем статистически значимы при $p < 0,05$

Fig. 1. The content of chemical compounds in leaves of *Hosta decorata* in the urbanized environment of the Novosibirsk Region. Here and in Fig. 2, 3, in Table. 1: the differences with the control are statistically significant at $p < 0.05$

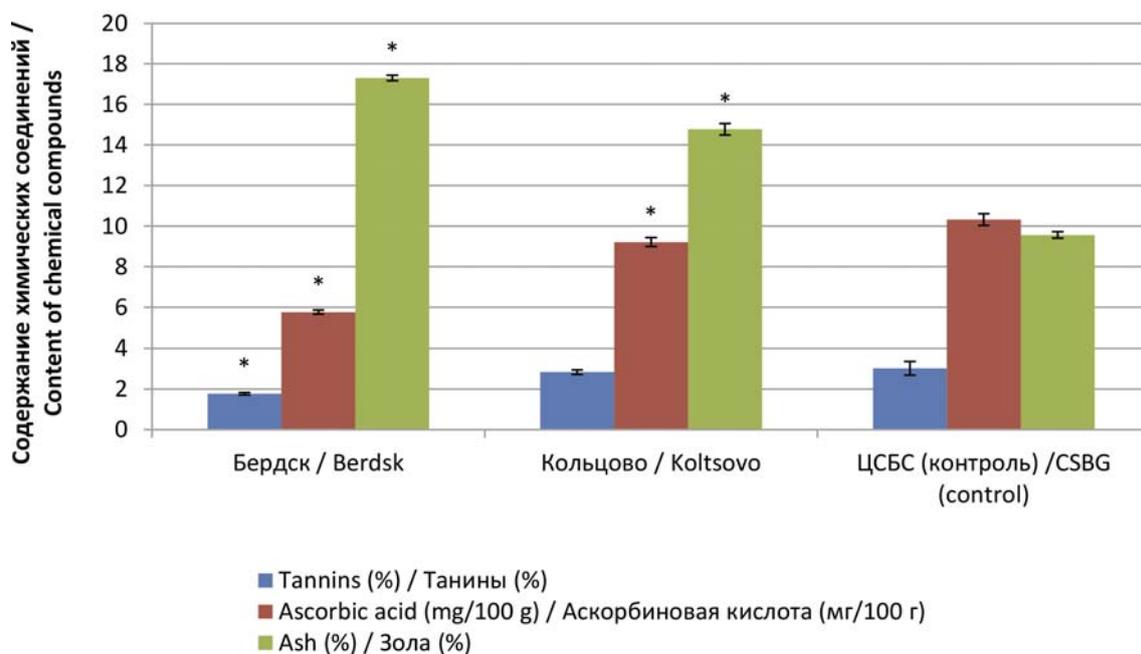


Рис. 2. Содержание химических соединений в листьях *Hosta albomarginata* в городской среде Бердска и Кольцово

Fig. 2. The content of chemical compounds in the leaves of *Hosta albomarginata* in the urban environment of Berdsk and Koltsovo

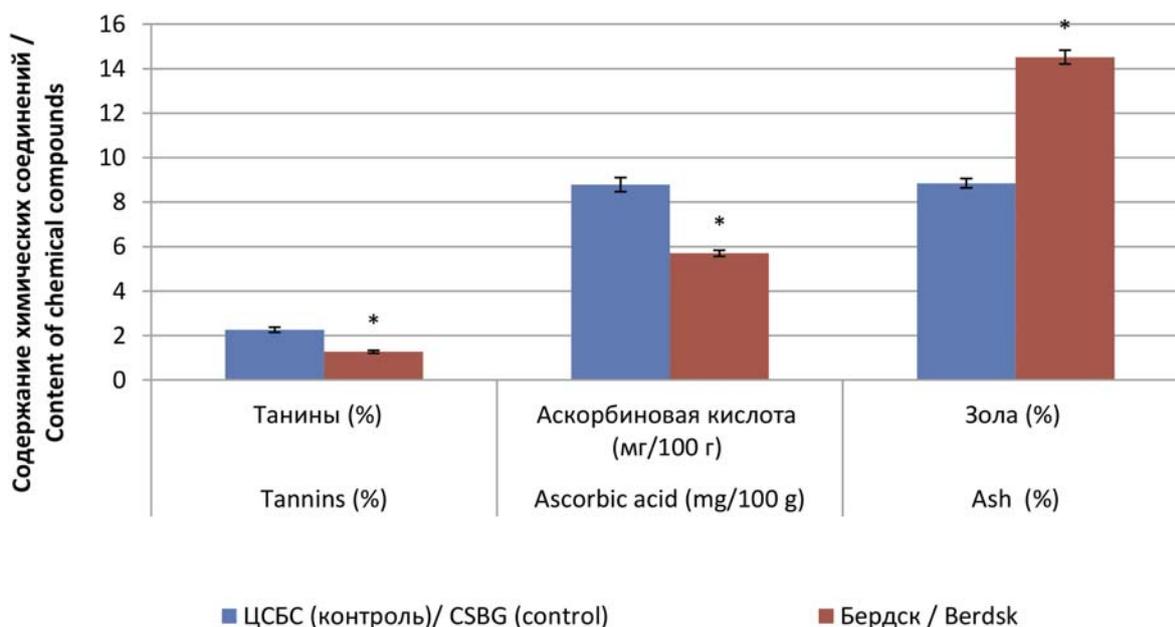


Рис. 3. Содержание танинов, аскорбиновой кислоты и золы в листьях *Hosta lancifolia* в ЦСБС и Бердске
 Fig. 3. The content of tannins, ascorbic acid and ash in the leaves of *Hosta lancifolia* in CSBG and Berdsk

Содержание золы в листьях *H. albomarginata* в 1,5–1,8 раза выше в условиях городской среды относительно контроля (рис. 2). Концентрация аскорбиновой кислоты и содержание танинов в листьях растений достоверно снижались в 1,7–1,8 раза, особенно в Бердске.

При сравнении этих же показателей в листьях *H. lancifolia* в условиях Бердска и контроля (ЦСБС) установлена схожая закономерность (рис. 3). Содержание аскорбиновой кислоты в листьях исследуемых растений, выращиваемых в Бердске, было ниже в 1,5 раза, танинов – в 1,8 раза относительно контроля. Однако накопление зольных веществ в листовом аппарате в условиях городской среды происходило интенсивнее в 1,6 раза по сравнению с контролем ($8,85 \pm 0,35$).

В некоторых работах отмечено снижение содержания фенольных соединений (танинов) и аскорбиновой кислоты с ростом степени техногенного загрязнения, что объясняют подавлением процессов их синтеза и способностью металлов уменьшать содержание метаболитов путем осаждения [Зубарева и др., 2011; Чупахина и др., 2012]. Другие авторы отмечают повышение биосинтеза танинов и аскорбиновой кислоты в загрязненных районах, что связывают с защитной реакцией растений на неблагоприятные условия среды. Это наблюдается в листьях *Fragaria viridis* L., произрастающих на территории газоперерабатывающего завода,

в образцах подорожника, взятых вблизи трассы [Немерешина и др., 2012; Сайдибекова, Юнусова, 2016].

Сравнительный фитохимический анализ содержания аскорбиновой кислоты и танинов в листьях трех видов хост *H. lancifolia*, *H. albomarginata*, *H. decorata* в городской среде Бердска и Кольцово Новосибирской области впервые показал, что уровень концентрации данных веществ в листьях растений в ответ на загрязнение городской среды понижен. Известно, что урбанизированная среда вызывает нарушение у растений окисления некоторых вторичных метаболитов, в частности аскорбиновой кислоты [Николаевский, 1998]. В работе показано, что и содержание танинов в листьях хост в городской среде понижается. Эти показатели можно использовать в качестве биоиндикации загрязнения атмосферного воздуха [Николаевский, 1998; Усманов и др., 2001]. Концентрация зольных элементов в листьях изученных хост в условиях городской среды значительно повышена по сравнению с контрольными растениями и отличается видоспецифичностью. В городской среде листья *H. lancifolia*, *H. albomarginata*, *H. decorata* аккумулируют в 1,5–1,8 раза больше зольных элементов, таких как калий, кальций, магний, железо, марганец, цинк и др., которые, как известно, находятся в золе после удаления органических веществ из фитомассы [Ковеленова и др., 2001]. Условия

городской среды служат стрессовым фактором и вызывают у растений так называемый адаптационный синдром [Пахомова, 1995]. Представителей рода *Hosta* Tratt. можно использовать в качестве биоиндикатора загрязнения городской среды.

Выводы

1. В условиях урбанизированной среды в листьях декоративных многолетников рода *Hosta* Tratt. выявлены изменения в содержании некоторых компонентов антиоксидантной системы, которые выражались в снижении в 1,2–1,8 раза концентрации аскорбиновой кислоты и танинов относительно контроля.

2. Установлено повышение содержания зольных веществ в листьях *H. albomarginata*, *H. lancifolia*, *H. decorata* в городской среде в 1,5–1,8 раза в сравнении с контролем. Наиболее высокие показатели по содержанию золы отмечены у *H. albomarginata* (17 %), произрастающей в зеленых насаждениях г. Бердска.

3. Выявлена видоспецифичность растений *H. lancifolia*, *H. albomarginata*, *H. decorata* в содержании аскорбиновой кислоты, танинов, зольных элементов в листьях хост.

Литература

Байкалова Т. В., Байкалов П. С., Коротченко И. С. Содержание тяжелых металлов в почвенном покрове, листьях березы под воздействием промышленности г. Красноярска // Вестник КГАУ. 2017. № 5. С. 123–130.

Бессонова В. П., Иванченко О. Е. Влияние загрязнения среды на величину коэффициента биологического накопления в растениях железа, марганца, цинка и меди // Проблемы озеленения крупных городов. М.: Прима-М, 2008. С. 171–173.

Государственный доклад «О состоянии и охране окружающей среды Новосибирской области в 2019 году». Новосибирск: Минприроды Новосибирской обл., 2020. 159 с.

Давлетбаева С. Ф., Миронова Л. Н., Реут А. А. Хосты для зеленого строительства на Южном Урале // Вестник Удмурт. гос. ун-та. Серия Биология. Науки о Земле. 2015. Т. 25, № 2. С. 51–57.

Двуреченский В. Г. Влияние предприятий металлургии на окружающий их растительный покров // Проблемы промышленной ботаники индустриально развитых регионов: Сб. трудов конф. (Кемерово, 1–2 октября 2015 года). Кемерово, 2015. С. 79–81.

Зубарева К. Э., Качкин К. В., Сиромля Т. И. Влияние выбросов автомобильного транспорта на элементный состав листьев подорожника большого // Химия растительного сырья. 2011. № 2. С. 159–164.

Кавеленова Л. М., Здетовский А. Г., Огневенко А. Я. К специфике содержания зольных веществ в листьях древесных растений в городской среде в

условиях лесостепи (на примере Самары) // Химия раст. сырья. 2001. № 3. С. 85–90.

Казакова И. С., Релецкая А. И., Бирюлева Э. Г. Анатомио-морфологические особенности видов рода *Hosta* Tratt. как реализация адаптивного потенциала в условиях интродукции в предгорном Крыму // Ученые записки. Тавр. нац. ун-та им. В. И. Вернадского. Сер. Биология, химия. 2011. Т. 24, № 4. С. 83–94.

Коренская И. М., Ивановская Н. П., Измалкова И. Е. Лекарственные растения и лекарственное растительное сырье, содержащие антраценпроизводные простые фенолы, лигнаны, дубильные вещества. Учебное пособие для вузов. Воронеж: ВГУ, 2007. С. 50–51.

Неверова О. А. Практикум по биохимии для студентов вузов. Кемерово: КемТИПП, 2005. 69 с.

Немерешина О. Н., Петрова Г. В., Гусев Н. Ф., Чукова Н. В. Индукция синтеза антиоксидантов *Achillea nobilis* L. в зоне влияния выбросов предприятиями Газпрома // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2012. № 1(35). Т. 3. С. 224–228.

Николаевский В. С. Экологическая оценка загрязнения среды и состояния наземных экосистем методами фитоиндикации. М.: МГУЛ, 1998. 192 с.

Пахомова В. М. Основные положения современной теории стресса и неспецифический адаптационный синдром у растений // Цитология. 1995. Т. 37, № 1/2. С. 66–88.

Сайдибекова Г. С., Юнусова Ф. М. Изменчивость химического состава лекарственных растений в зависимости от места произрастания // Вестник Дагестанского государственного университета. Серия 1. Естественные науки. 2016. Т. 31, вып. 1. С. 104–107.

Седельникова Л. Л., Цандекова О. Л. К специфике содержания химических элементов и зольности в листьях травянистых растений в условиях города Искитим Новосибирской области // Химия растительного сырья. 2021. № 1. С. 213–218. doi: 10.14258/jcprgm.2021018413

Седельникова Л. Л., Цандекова О. Л. Оценка поглощательной способности листьев декоративных растений в городской среде // Экология урбанизированных территорий. 2015. № 3. С. 26–29.

Скрипник Л. Н., Мельничук И. П., Королева Ю. В. Пищевая и биологическая ценность плодов боярышника *Crataegus oxyacantha* L. // Химия растительного сырья. 2020. № 1. С. 265–275. doi: 10.14258/jcprgm.2020015452

Сырье лекарственное растительное. Методы определения влажности, содержания золы, экстрактивных и дубильных веществ, эфирного масла: ГОСТ 24027.2-80. М.: Изд-во стандартов, 1981. С. 120–121.

Усманов И. Ю., Рахманкулова З. Ф., Кулагин А. Ю. Экологическая физиология растений. М.: Логос, 2001. 224 с.

Цандекова О. Л., Седельникова Л. Л. Влияние урбанизированной среды на содержание химических элементов в листьях декоративных растений // Экология урбанизированных территорий. 2021. № 8. С. 6–10. doi: 10.24412/1816-18-63-2021-2-6-10

Чупахина Г. Н., Масленников П. В., Скрипник Л. Н., Бессережнова М. И. Реакция пигментной и антиок-

сидантной систем растений на загрязнение окружающей среды г. Калининграда выбросами автотранспорта // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2012. № 2(18). С. 171–185.

Янчевская Т. Г., Ковалева О. А., Гриц О. А. Физиолого-биохимическая характеристика растений хосты (*Funkia*) *in vivo* при адаптации // Ботаника (исследования). 2015. Вып. 44. С. 333–343.

Honour S. L., Bell J. N., Ashenden T. W., Cape J. N., Power S. A. Responses of herbaceous plants to urban air pollution: Effects on growth, phenology and leaf surface characteristics // Environ. Pollut. 2009. Vol. 157, iss. 4. P. 1279–1286. doi: 10.1016/j.envpol.2008.11.049

Minkina T. M., Mandzhieva S. S., Chaplygin V. A., Bauer T. V., Zamulina I. V. Content and distribution of heavy metals in herbaceous plants under the effect of industrial aerosol emissions // J. Geochem. Explor. 2017. Vol. 174. P. 113–120. doi: 10.1016/j.gexplo.2016.05.011

Sedelnikova L. L., Tsandekova O. L. Ash content of ornamental plants in urban environment (through the example of cities of the Novosibirsk Region) // Chemistry for Sustainable Development. 2020. Vol. 28. P. 412–417. doi: 10.15372/CSD2020247

References

Baikalova T. V., Baikalov P. S., Korotchenko I. S. The content of heavy metals in the soil cover, birch leaves under the influence of industry in Krasnoyarsk. *Vestnik KGAU = Bulletin of KSAU*. 2017;5:123–130. (In Russ.)

Bessonova V. P., Ivanchenko O. E. The influence of environmental pollution on the value of the coefficient of biological accumulation of iron, manganese, zinc and copper in plants. *Problems of large cities greening*. Moscow: Prima-M; 2008. P. 171–173. (In Russ.)

Chupakhina G. N., Maslennikov P. V., Skrypnik L. N., Besserezhnova M. I. Response of the pigment and antioxidant systems of plants to environmental pollution in Kaliningrad by vehicle emissions. *Bulletin of Tomsk State University. Biology*. 2012;2(18):171–185. (In Russ.)

Davletbaeva S. F., Mironova L. N., Reut A. A. Hostas for green construction in the Southern Urals. *Bulletin of Udmurt University. Biology Series. Earth Sciences*. 2015;5:51–57. (In Russ.)

Dvurechenskiy V. G. Impact of metallurgy enterprises on the ambient vegetation cover. *Problems of industrial botany of industrially developed regions*. Kemerovo; 2015. P. 79–81. (In Russ.)

Honour S. L., Bell J. N., Ashenden T. W., Cape J. N., Power S. A. Responses of herbaceous plants to urban air pollution: Effects on growth, phenology and leaf surface characteristics. *Environmental Pollution*. 2009;157(4):1279–1286. doi: 10.1016/j.envpol.2008.11.049

Kavelenova L. M., Zdetovetskii A. G., Ognevenko A. Ya. To the specifics of the content of ash substances in the leaves of woody plants in the urban environment in the conditions of forest-steppe (on the example of Samara). *Khimiya rastitel'nogo syr'ya = Chemistry of Plant Raw Materials*. 2001;3:85–90. (In Russ.)

Kazakova I. S., Repetskaya A. I., Biryuleva E. G. Anatomical and morphological features of species of

the genus *Hosta* Tratt. how to realize adaptive potential in conditions of introduction in the foothill Crimea. *Uchenye zapiski. Tavr. nats. un-ta im. V. I. Vernadskogo. Ser. Biologiya, khimiya = Proceedings of Tavrida National V.I. Vernadsky University. Ser. Biology, Chemistry*. 2011;24(4):83–94. (In Russ.)

Korenskaya I. M., Ivanovskaya N. P., Izmailkova I. E. Medicinal plants and medicinal plant raw materials containing anthracene derivatives of simple phenols, lignans, tannins. A textbook for universities. Voronezh: Voronezh State University; 2007. P. 50–51. (In Russ.)

Medicinal plant raw materials. Methods for determining humidity, ash content, extractive and tannins, essential oil. GOST 24027.2-80. Moscow; 1981. P. 120–121. (In Russ.)

Minkina T. M., Mandzhieva S. S., Chaplygin V. A., Bauer T. V., Zamulina I. V. Content and distribution of heavy metals in herbaceous plants under the effect of industrial aerosol emissions. *J. Geochem. Explor*. 2017;174:113–120. doi: 10.1016/j.gexplo.2016.05.011

Neverova O. A. A laboratory course on biochemistry for university students. Kemerovo: KemTIPP; 2005. 69 p. (In Russ.)

Nemereshina O. N., Petrova G. V., Gusev N. F., Chuklova N. V. Induction of the synthesis of antioxidants *Achillea nobilis* L. in the zone of influence of emissions by Gazprom enterprises. *Izvestia of Orenburg State Agrarian University*. 2012;1(35):3:224–228. (In Russ.)

Nikolaevskii V. S. Ecological assessment of environmental pollution and the state of terrestrial ecosystems by phytoindication methods. Moscow: MSU forests; 1998. 192 p. (In Russ.)

Pakhomova V. M. The main provisions of the modern theory of stress and nonspecific adaptation syndrome in plants. *Cytology*. 1995;37(1-2):66–88. (In Russ.)

Saidibekova G. S., Yunusova F. M. The variability of the chemical composition of medicinal plants depending on the locus. *Herald of Dagestan State University. Series 1. Natural sciences*. 2016;31:1:104–107. (In Russ.)

Sedelnikova L. L., Tsandekova O. L. Ash content of ornamental plants in urban environment (through the example of cities of the Novosibirsk Region). *Chemistry for Sustainable Development*. 2020;28:412–417. doi: 10.15372/CSD2020247

Sedelnikova L. L., Tsandekova O. L. Assessment of the absorption capacity of leaves of ornamental plants in the urban environment. *Ecology of Urbanized Territories*. 2015;3:26–29. (In Russ.)

Sedelnikova L. L., Tsandekova O. L. On the specifics of the content of chemical elements and ash content in the leaves of herbaceous plants in the conditions of the city of Iskitim, Novosibirsk Region. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya = Chemistry of Plant Raw Materials*. 2021;1:213–218. (In Russ.) doi: 10.14258/jcprm.2021018413

Skrypnik L. N., Melnichuk I. P., Koroleva Yu. V. Nutritional and biological value of fruits of hawthorn *Crataegus oxyacantha* L. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya = Chemistry of Plant Raw Materials*. 2020;1:265–275. doi: 10.14258/jcprm.2020015452 (In Russ.)

State Report *On the state and environmental protection of the Novosibirsk Region in 2019*. Novosibirsk: Ministry of Natural Resources and Ecology of the Novosibirsk Region; 2020. 159 p. (In Russ.)

Tsandekova O. L., Sedelnikova L. L. Influence of urbanized environment on the content of chemical elements in leaves of ornamental plants. *Ecology of Urbanized Territories*. 2021;8:6–10. doi: 10.24412/1816-1863-2021-2-6-13 (In Russ.)

Usmanov I. Yu., Rakhmankulova Z. F., Kulagin A. Yu. Ecological physiology of plants. Moscow: Logos; 2001. 224 p. (In Russ.)

Yanchevskaya T. G., Kovaleva O. A., Grits O. A. Physiological and biochemical characteristics of hosta (*Fun-
kia*) plants in vivo during adaptation. *Botany (research)*. 2015;44:333–343. (In Russ.)

Zubareva K. E., Kachkin K. V., Siromlya T. I. Influence of road transport emissions on the elemental composition of plantain leaves. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya = Chemistry of Plant Raw Materials*. 2011;2:159–164. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 08.12.2021; принята к публикации / accepted: 06.07.2022.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Цандекова Оксана Леонидовна

канд. с.-х. наук, научный сотрудник

e-mail: zandekova@bk.ru

Седельникова Людмила Леонидовна

д-р биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: lusedelnikova@yandex.ru

CONTRIBUTORS:

Tsandekova, Oksana

Cand. Sci. (Agr.), Researcher

Sedelnikova, Lyudmila

Dr. Sci. (Biol.), Senior Researcher

УДК 581.1

К ВОПРОСУ О ВЛИЯНИИ ШУНГИТОВ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

Т. Г. Шibaева^{1*}, Е. Г. Шерудило¹, А. В. Первунина²,
С. Д. Кириллюк³, А. Ф. Титов¹

¹ Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»
(ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910),
*shibaeva@krc.karelia.ru

² Институт геологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»
(ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910)

³ ООО «Фонд развития шунгитовых технологий» (наб. Гюллинга, 11, помещ. 6-н,
Петрозаводск, Республика Карелия, 185005)

Изучено влияние шунгитовых пород (ШП) Турастамозерского (1, 5, 25, 100 %), Нигозерского (1, 5, 10, 25, 100 %) и Зажогинского (1, 5, 100 %) месторождений в составе субстрата для выращивания на рост и развитие пшеницы (*Triticum aestivum* L.) и ячменя (*Hordeum vulgare* L.). В качестве контрольного субстрата для выращивания растений использовали кварцевый песок. Растения выращивали в камерах искусственного климата при температуре 23 или 15 °С, ФАР 200 мкмоль/(м² с) и поливе полным или 25%-м питательным раствором. Солевой стресс обеспечивали поливом 1,68% раствором NaCl в течение 3 суток. Условия периодической засухи имитировали путем полива растений раз в 2-3 дня. Результаты экспериментов показали, что при добавлении ШП в субстрат рост и развитие растений зависят не только от количества ШП в субстрате, но и от типа (месторождения) ШП. Отмечено положительное влияние турастамозерской ШП в концентрациях от 1 до 25 % на фотосинтетическую активность и накопление биомассы растений. ШП Нигозерского месторождения в концентрации выше 5 % тормозила рост и развитие из-за высокой кислотности субстрата. Влияние зажогинской ШП на эти процессы в концентрациях от 1 до 5 % было незначительным. Использование ШП в качестве 100% субстрата показало, что только турастамозерская ШП пригодна для выращивания растений. В субстратах из нигозерской и зажогинской ШП семена не проросли вообще. В условиях дефицита минерального питания растения пшеницы в субстрате с добавлением 1 и 5 % турастамозерской ШП имели большую биомассу, чем в контроле. В условиях периодической засухи внесение 1 и 5 % ШП всех трех месторождений приводило к увеличению корневой системы ячменя, однако биомасса растения была выше контрольной только при использовании 1 % турастамозерской ШП. Не выявлено положительного воздействия ШП на устойчивость растений к солевому и низкотемпературному стрессу. Опираясь на собственные результаты и данные литературы, проанализировали возможные причины прямого и косвенного влияния ШП на рост и развитие растений. Сделан вывод, что практическое использование ШП требует большой осторожности и дальнейшего изучения, так как без понимания механизмов их воздействия на растения нельзя обеспечить их эффективное применение с целью управления

ростом, развитием и формированием продуктивности. Очевидно также и то, что обобщающий термин «шунгит» неприменим в физиологии растений и растениеводстве, поскольку ШП из разных месторождений и в смеси с другими веществами в составе удобрений могут оказывать на растения очень разные, вплоть до противоположных, эффекты.

Ключевые слова: шунгитовые породы; минеральное питание; рост растений; пшеница; ячмень

Для цитирования: Шибаета Т. Г., Шерудило Е. Г., Первунина А. В., Кирилюк С. Д., Титов А. Ф. К вопросу о влиянии шунгитов на рост и развитие растений // Труды Карельского научного центра РАН. 2022. № 7. С. 13–27. doi: 10.17076/eb1641

Финансирование. Работа выполнена по договору НИР по теме «Оценка возможности использования шунгитов Нигозерского и Турастамозерского месторождений в качестве субстратов для выращивания растений и/или кремниевых удобрений» (заказчик – ООО «Надвоицкий завод ТДМ») с использованием научного оборудования Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук» и при финансовой поддержке из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (№ FMEN-2022-0004).

T. G. Shibaeva^{1*}, E. G. Sherudilo¹, A. V. Pervunina², S. D. Kirilyuk³, A. F. Titov¹. ON THE EFFECT OF SHUNGITES ON PLANT GROWTH AND DEVELOPMENT

¹ Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
(11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *shibaeva@krc.karelia.ru

² Institute of Geology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
(11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia)

³ OOO Fund for Shungite Technology Development (11 Nab. Gyllinga, room 6-n,
185005 Petrozavodsk, Karelia, Russia)

We studied the effects of shungite rocks (ShR) from Turastamozero (1, 5, 25, 100 %), Nigozero (1, 5, 10, 25, 100 %) and Zazhogino (1, 5, 100 %) deposits added to the substrate on the growth and development of wheat (*Triticum aestivum* L.) and barley (*Hordeum vulgare* L.) plants. Silica sand was used as the control cultivation substrate. Plants were grown in growth chambers at a temperature of 23 or 15 °C, PAR 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and irrigated with a complete or 25 % nutrient solution. Salt stress was created by irrigation with 1.68% NaCl solution for 3 days. Periodic drought conditions were simulated by watering the plants at 2–3 day intervals. The results of the experiments show that plant growth and development is affected not only by the concentration of ShR in the substrate but also by the type (deposit location) of the ShR. We observed a positive effect of Turastamozero ShR at 1 and 25 % concentrations on the photosynthetic activity and plant biomass gain. ShR from the Nigozero deposit at concentrations above 5 % inhibited plant growth and development due to high acidity of the substrate. The effects of Zazhogino ShR on these processes at 1 and 5 % concentrations were insignificant. The use of ShR as 100% substrate showed that only ShR from the Turastamozero deposit was suitable for plant cultivation. Seeds in the substrates 100 % made up of ShR from Nigozero and Zazhogino did not germinate. Where mineral nutrition was in deficit, wheat plants in the substrate with 1 and 5 % Turastamozero ShR had a greater biomass compared to the control plants. Under periodic drought stress, the application of 1 and 5 % ShR from all the three deposits led to an increase in the root biomass of barley, but the plant biomass was higher than in the control only when 1% Turastamozero ShR was used. No positive effect of ShR on plant tolerance of the salt- and chilling stress was found. Based on our own results and data from the literature, we analyzed the hypothetical reasons for the direct and indirect effects of ShR on plant growth and development. It is concluded that the practical use of ShR requires great care and further study, since without understanding the mechanisms of their effects on plants it is impossible to ensure their efficacy in controlling growth, development and productivity. It is also obvious that the general term “shungite” is not applicable in plant physiology and crop science as ShR from different deposits and mixed with other substrates in the fertilizing compositions can have very different, even opposing effects on plants.

Keywords: shungite rocks; mineral nutrition; plant growth; wheat; barley

For citation: Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Pervunina A. V., Kirilyuk S. D., Titov A. F. On the effect of shungites on plant growth and development. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2022. No. 7. P. 13–27. doi: 10.17076/eb1641

Funding. The study was carried out under research contract “Feasibility study of the applicability of shungite from Nigozero and Turastamozero deposits as plant cultivation substrates and/or silica-based fertilizers” (customer – LLC Nadvoitskiy Zavod TDM) using equipment of the Core Facility of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences and with financial support from the federal budget allocated under state assignment to KarRC RAS (# FMEN-2022-0004).

Введение

Термином «шунгит» обозначают шунгитовые породы (ШП), содержащие любую концентрацию шунгитового вещества. Шунгитовое вещество (синоним – углеродистое вещество) – это аморфное неграфитизированное органическое вещество ($C_{орг}$), состоящее из углерода со следами N, O, S и H [Melezhik et al., 1999]. ШП представляет собой природный композит, содержащий равномерное распределение высокодисперсных кристаллических силикатных частиц (от 1 до 10 мкм) в аморфной углеродной матрице. Шунгитовое вещество встречается в рассеянном и в концентрированном виде в слоисто-осадочных и вулканогенных породах, а также в жилах и пленках. Известные месторождения и значимые проявления шунгитовых пород (ШП) расположены в пределах Онежской палеопротерозойской структуры (Карельский кратон, ЮВ часть Фенноскандинавского щита) [Онежская..., 2011].

В геологической литературе шунгитовыми породами принято называть кремнистые (лидиты), карбонатные (известняки, доломиты), глинистые (алевролиты) и вулканогенно-осадочные (туфопесчаники, туфоалевролиты) породы с содержанием $C_{орг}$ от > 1 до 80 % [Органическое..., 1994]. Некоторые авторы предлагают делить ШП на пять групп по содержанию свободного углерода: I – > 80 %; II – 35–80 %; III – 20–35 %; IV – 10–20 %; V – < 10 % [Борисов, 1956]. Другие, применяя генетический подход, разделяют их на четыре группы в зависимости от типа органического вещества (ОВ): 1 – первично-осадочное ОВ ($C_{орг}$ 0,1–15 %) – сапропелитовые породы; 2 – миграционное ОВ ($C_{орг}$ 0,5–15 %) – битумолитовые породы; 3 – смешанное первично-осадочное и миграционное ОВ ($C_{орг}$ 0,5–80%) – сапробитумолитовые породы; 4 – переотложенное ОВ ($C_{орг}$ 0,5–5 %) – терригенные породы с шунгитовым веществом [Филиппов, 2002]. В 3-ю группу входят высокоуглеродистые породы

Шунгского и Зажогинского месторождений, в 4-ю группу – низкоуглеродистые породы Нигозерского и Турастамозерского месторождений.

Таким образом, ШП весьма разнообразны по форме проявлений, времени формирования, генезису и вещественному составу зольной части, изотопному составу, агрегатному и структурному состоянию шунгитового углерода. Минеральный состав ШП варьирует в широком диапазоне изменений количества углерода. С этим связано и разнообразие внешнего облика шунгитовых и шунгитосодержащих пород.

Разноплановые исследования ШП показали, что они обладают сорбционными, бактерицидными, каталитическими, восстановительными свойствами, способностью экранировать радио- и электромагнитное излучение, а также биологической активностью [Калинин и др., 2008; Ignatov, Mosin, 2014]. Вполне понятно, что наличие столь разных и важных свойств очень быстро привлекло к шунгитам внимание ученых и специалистов различного профиля, а также обычных людей. Появилось и нашло широкое распространение мнение, что вещество, обладающее таким набором уникальных свойств, должно оказывать положительное воздействие на живые организмы, включая человека и животных, используемых в хозяйственных целях. Что касается влияния ШП на растения, то в рекламных брошюрах шунгитосодержащих удобрений указываются их многочисленные преимущества как комплексных удобрений с полным набором макро- и микроэлементов, которые обеспечивают увеличение урожая различных сельскохозяйственных культур на 40–70 %. Однако в научной литературе на этот счет имеются лишь единичные работы [Тойкка, Кекконен, 1946; Тойкка и др., 1969; Волкова, Будыкина, 1977; Котова, 2006; Ikkonen et al., 2021], в отношении которых возникает немало методических вопросов, что не позволяет считать выводы, сделанные авторами этих работ,

беспорными и предполагает необходимость проведения дальнейших исследований.

Исходя из вышеизложенного, цель нашего исследования заключалась в оценке влияния ШП Нигозерского (низкоуглеродистая, $C_{\text{орг}} < 1 \%$), Турастамозерского (низкоуглеродистая, $C_{\text{орг}} = 0,5-2,5 \%$) и Зажогинского (высокоуглеродистая, $C_{\text{орг}} > 25 \%$) месторождений в составе субстрата для выращивания на рост и развитие растений.

Материалы и методы

Объектами исследования в работе служили кремнефильные растения пшеница озимая (*Triticum aestivum* L.) с. Московская 39 и ячмень обыкновенный (*Hordeum vulgare* L.) с. Нур. Опыты проводили в камерах искусственного климата Vötsch (Германия), Snijders Micro Clima (Snijders Labs, Нидерланды) при температуре воздуха 23 °С, ФАР 200 мкмоль/(м² с), фотопериоде 16 ч и влажности воздуха 60 %. Семена высевали в сосуды (250 мл) с субстратом при плотности посева 7 растений на сосуд и поливе питательным раствором (в мг/л: 226 N; 55 P; 370 K; 180 Ca; 40 Mg; 45 S; 17 Na; 52 Cl; 2,5 Fe; 0,6 Mn; 0,35 B; 0,3 Zn; 0,15 Cu и 0,05 Mo; рН 6,2–6,4).

В качестве субстратов для выращивания растений использовали кварцевый песок (контроль), ШП Турастамозерского (1, 5, 25, 100 %), Нигозерского (1, 5, 10, 25, 100 %) и Зажогинского (1, 5, 100 %) месторождений.

Зажогинское месторождение (Медвежьегорский район РК) сложено высокоуглеродистыми ШП, в составе которых – свободный углерод ($C_{\text{орг}} \sim 35 \%$) в форме шунгитового вещества и SiO_2 (~ 50 %) в виде кварца (рис. 1); 3–5,5 % веса породы приходится на Al_2O_3 (входит в состав серицита и альбита); 1,5–2,5 % – на Fe_2O_3 (входит в состав хлорита, пирита, пирротина); по 1–2 % составляют S, CO_2 , K_2O , CaO, MgO. Содержание фосфора меняется от 0,01 до 0,1 %, углекислоты содержится менее 0,1 %. Наиболее высокие концентрации имеет цинк – 0,04 %. Форма нахождения основной части малых элементов – сульфиды (пирит, сфалерит, пирротин).

Месторождения низкоуглеродистых ШП Нигозерское и Турастамозерское расположены в Кондопожском районе РК. Обособления шунгитового вещества в породах наблюдаются в виде тонких прослоев, содержание $C_{\text{орг}}$ колеблется от 0,5 до 4 %. Главные породообразующие минералы – хлорит (36–65 %), альбит (10–40 %), серицит (~ 10 %), кварц (до 5 %) (рис. 2); второстепенные и акцессорные минералы – карбонат, лимонит, апатит, титанит, ру-

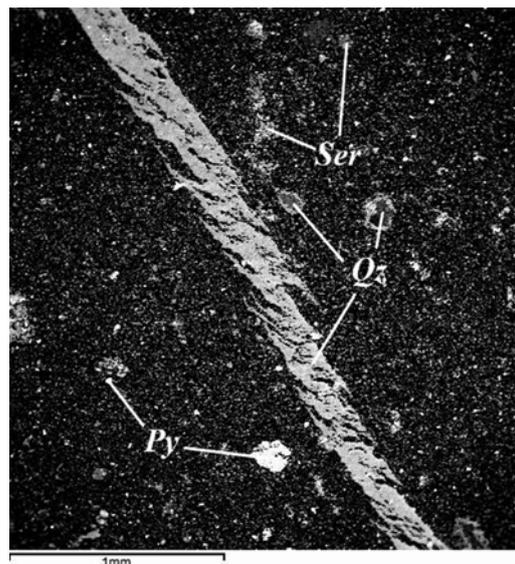


Рис. 1. Высокоуглеродистая ШП с массивной текстурой и прожилковым выделением кварца. В кварц-углерод-серицитовой пористой массе вмещающей породы наблюдаются округлые включения пирита и кварца с пиритовой оторочкой. Зажогинское месторождение. Полированный шлиф.

Qz – кварц, темное – углерод, Ser – серицит, Py – пирротин

Fig. 1. High-carbon shungite rock with massive structure and vein of quartz. Orbiculate pyrite particles and quartz with pyrite border are detected within quartz-carbon-sericite porous matrix of the main rock. Zazhogino deposit. Polished section. BSE.

Qz – quartz, dark color – carbon, Ser – sericite, Py – pyrrhotite

тил, циркон; рудные – сульфиды Cu и Fe, окислы Fe, V, Cu [Мясникова, Первунина, 2019]. В целом по минеральному и химическому составу породы Нигозерского и Турастамозерского месторождений аналогичны.

Средний химический состав двух разновидностей ШП, отличающихся по содержанию углерода, приведен в таблице 1. Образцы ШП проанализированы методом силикатного анализа. Микроэлементный состав образцов измельченных ШП (табл. 2) получен методом масс-спектрометрии с использованием квадрупольного масс-спектрометра X-Series 2 (Thermo Fisher Scientific, США) по методике [Светов и др., 2015] в аналитическом центре Института геологии КарНЦ РАН.

Помимо оптимальных условий часть растений выращивали в условиях абиотических стрессов в следующих субстратах: кварцевый песок (контроль), ШП 1 и 5 % Турастамозерского, Нигозерского и Зажогинского место-

рождений. Дефицит минерального питания создавался путем полива растений 25% питательным раствором. Солевой стресс обеспечивался поливом 1,68% раствором NaCl в течение 3 суток. Низкотемпературному воздействию растения подвергали, выращивая их

при температуре 15 °С. Условия периодической засухи имитировали путем полива растений раз в 2–3 дня, то есть после полного высыхания субстрата.

Все измерения растений проводили на 7-е сутки. Определяли высоту растений, длину

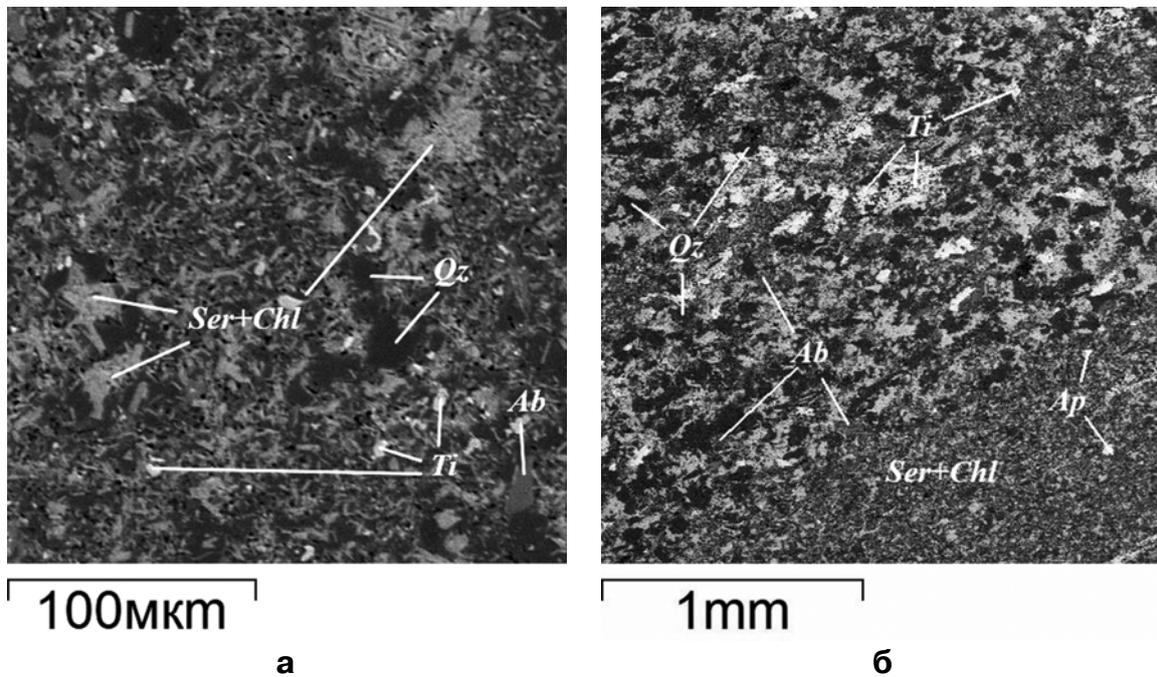


Рис. 2. Низкоуглеродистая ШП с массивной (а) и слоистой (б) текстурой. Полированный шлиф.

а – в кварц-серicits-альбит-хлоритовой основной массе отмечаются мелкие включения титанита. Нигозерское месторождение; б – в кварц-альбит-серicits-хлоритовой основной массе отмечаются гнездовые включения титанита и зерна апатита. Турастамозерское месторождение.

Ab – альбит, Ser – серicits, Chl – хлорит, Qz – кварц, Ti – титанит, Ap – апатит

Fig. 2. Low-carbon shungite rock with massive (a) and bedded (b) structures. Polished section. BSE.

а – fine grains of titanite are distinguished within quartz-sericite-albite-chlorite matrix. Nigozero deposit; б – aggregates of titanite and grains of apatite are distinguished within quartz-albite-sericite-chlorite matrix. Turastamozero deposit.

Ab – albite, Ser – sericite, Chl – chlorite, Qz – quartz, Ti – titanite, Ap – apatite

Таблица 1. Средний химический состав разновидностей ШП, вес. %

Table 1. Average chemical composition of different types of shungite rocks, wt %

	SiO ₂	TiO ₂	Al ₂ O ₃	Fe ₂ O ₃	MgO	CaO	Na ₂ O	K ₂ O	П.п.п.	P ₂ O ₅	Сумма Total
Высокоуглеродистые породы Захогинского месторождения High-carbon rocks of the Zazhogino deposit	53,89	0,25	3,98	2,22	0,72	0,25	0,15	1,24	36,93	0,089	99,72
Низкоуглеродистые породы Нигозерского месторождения Low-carbon rocks of the Nigozero deposit	49,66	1,96	16,12	17,05	2,92	2,64	2,51	1,19	4,83	He onp. ND	98,88

Примечание. П.п.п. – потери при прокаливании.

Note. П.п.п. – lost on ignition.

листьев, сырой вес побегов и корней, сухой вес побегов и корней после их высушивания при температуре 105 °С. Рассчитывали отношение сухой массы листьев к их площади (LMA, от leaf mass per area). Содержание фотосинтетических пигментов (хлорофиллов *a* и *b*) определяли с помощью измерителя уровня хлорофилла SPAD 502 Plus (Konica Minolta, Япония). Измерения параметров флуоресценции хлорофилла проводили с использованием флуориметра с импульсно-модулированным освещением MINI-PAM (Walz, Германия). Определяли потенциальный квантовый выход фотохимической

активности ФС II (Fv/Fm) после 20-минутной темновой адаптации листьев [Maxwell, Johnson, 2000].

В работе представлены средние значения по двум независимым опытам (с использованием 6–10 биологических повторностей в каждом варианте отдельного опыта в зависимости от изучаемого показателя) и их стандартные ошибки. Аналитическая повторность трехкратная. Статистическую обработку результатов исследования проводили с использованием дисперсионного анализа в MS Excel. Достоверными считали различия при уровне значимости $p < 0,05$.

Таблица 2. Содержание микроэлементов (в ppm) в образцах крошки ШП из разных месторождений
Table 2. The content of microelements (in ppm) in crushed shungites from different deposits

Элементы Elements	Месторождение / Deposit		
	Нигозерское Nigozero	Турастамозерское Turastamozero	Зажогинское Zazhogino
Необходимые Essential			
Cu	82,8	208,5	43,8
Mn	85,1	1103,0	91,0
Mo	8,5	0,1	6,8
Zn	164,9	234,4	74,2
Условно необходимые Conditionally essential			
Co	7,9	46,3	4,3
Li	9,1	68,9	7,8
Ультрамикроэлементы Ultramicroelements			
V	181,5	257,0	151,6
Cd	1,2	0,4	< PO
Ni	145,4	79,9	89,7
Rb	24,6	47,4	17,2
Cs	0,6	1,2	0,5
Se	5,5	< PO	< PO
Cr	48,1	127,2	44,7
Токсичные Toxic			
Ag	0,5	0,2	0,1
Pb	26,2	4,6	14,9
As	21,3	< PO	< PO
Sb	2,2	0,4	1,2
Be	1,0	1,3	< PO
Ba	394,8	204,6	285,8
Ce	19,8	37,1	13,9
Tl	3,4	< PO	< PO
U	9,5	0,6	8,4

Примечание. < PO – ниже предела обнаружения.

Note. < PO – below the limit of detection.

Результаты и обсуждение

Результаты экспериментов показали, что влияние содержания ШП в субстрате для выращивания растений на их рост и развитие зависело от количества ШП в субстрате. Кроме того, ответная реакция растений пшеницы и ячменя была неодинаковой при внесении в субстрат ШП из трех разных месторождений. ШП Турастамозерского месторождения в концентрации 1, 5 и 25 % увеличила сухую биомассу растений пшеницы (в результате увеличения биомассы побегов и корней) (табл. 3). При этом у ячменя биомасса растений не изменялась при использовании этой ШП в концентрации 1 % (табл. 4; рис. 3). При использовании ШП Нигозерского месторождения в концентрации 1 % накопление биомассы растений пшеницы не менялось, а биомасса корней у ячменя увеличивалась. Использование более высоких концентраций ШП (5, 10 и 25 %) приводило к значительному снижению биомассы побегов и корней пшеницы и ячменя (табл. 3, 4; рис. 4).

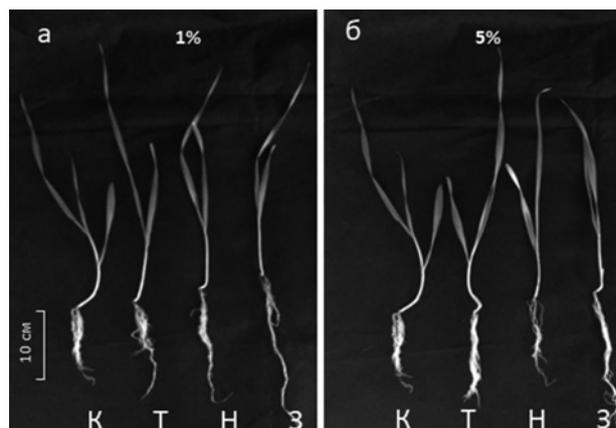


Рис. 3. Растения *Hordeum vulgare*, выращенные на субстратах, содержащих 1 % (а) или 5 % (б) ШП из разных месторождений:

К – контроль (кварцевый песок), Т – Турастамозеро, Н – Нигозеро, З – Захогино

Fig. 3. *Hordeum vulgare* plants grown on substrates containing 1 % (a) or 5 % (b) shungites from different deposits:

К – control (quartz sand), Т – Turastamozero deposit, Н – Nigozero deposit, З – Zazhogino deposit

Таблица 3. Физиолого-биохимические показатели растений *Triticum aestivum*, выращенных на субстратах с разным содержанием ШП из разных месторождений

Table 3. Physiological and biochemical indices of *Triticum aestivum* plants grown on substrates with different concentration of shungites from different deposits

Показатель Index	Контроль Control	Месторождение / Deposit						
		Турастамозерское Turastamozero			Нигозерское Nigozero			Захогино Zazhogino
		1 %	5 %	25 %	1 %	5 %	25 %	
Сухая масса побегов, мг Shoot dry mass, mg	66,1 ± 4,1 ^b	74,2 ± 4,3 ^a	75,0 ± 4,9 ^a	75,8 ± 5,1 ^a	66,2 ± 4,1 ^b	61,2 ± 3,9 ^c	-	67,1 ± 4,3 ^b
Сухая масса корней, мг Root dry mass, mg	18,8 ± 2,0 ^c	24,0 ± 1,5 ^b	24,5 ± 1,6 ^b	32,8 ± 2,6 ^a	18,3 ± 1,4 ^c	15,8 ± 1,4 ^d	-	26,0 ± 2,5 ^b
Сухая масса растения, мг Plant dry mass, mg	84,9 ± 4,4 ^c	98,1 ± 4,6 ^b	99,5 ± 4,6 ^{ab}	108,6 ± 5,7 ^a	84,6 ± 4,0 ^c	77,0 ± 3,7 ^d	-	93,1 ± 7,5 ^{bc}
LMA, мг/см ² Leaf mass per area, mg/cm ²	2,3 ± 0,1 ^b	2,2 ± 0,1 ^b	2,4 ± 0,1 ^{ab}	2,6 ± 0,1 ^a	2,0 ± 0,1 ^c	2,0 ± 0,1 ^c	-	2,5 ± 0,1 ^{ab}
Содержание хлорофилла, у.е. SPAD Chlorophyll content, SPADunits	38,6 ± 0,4 ^c	39,9 ± 0,7 ^{bc}	40,6 ± 0,6 ^b	40,7 ± 1,2 ^b	42,0 ± 1,0 ^b	36,5 ± 0,8 ^d	-	45,1 ± 0,7 ^a
Fv/Fm	0,811 ± 0,02 ^a	0,811 ± 0,02 ^a	0,816 ± 0,02 ^a	0,810 ± 0,01 ^a	0,814 ± 0,02 ^a	0,812 ± 0,03 ^a	-	0,810 ± 0,01 ^a
pH	7,2	6,8	6,6	6,4	6,3	5,0	4,2	5,6

Примечание. Здесь и далее разные буквы указывают на достоверность различий средних значений при $p < 0,05$. Прочерк – данные не определены, т. к. рост растений был полностью подавлен.

Note. Here and below different letters for each plant species indicate significant differences between the mean values at $p < 0.05$. Dash – not determined data as plant growth was inhibited.

Таблица 4. Физиолого-биохимические показатели растений *Hordeum vulgare*, выращенных на субстратах с разным содержанием ШП из разных месторождений

Table 4. Physiological and biochemical indices of *Hordeum vulgare* plants grown on substrates with different concentration of shungites from different deposits

Показатель Index	Контроль Control	Месторождение / Deposit						
		Турастамозерское Turastamozero		Нигозерское Nigozero			Забогинское Zazhogino	
		1 %	5 %	1 %	5 %	10 %	1 %	5 %
Сухая масса побегов, мг Shoot dry mass, mg	42,2 ± 1,6 ^b	39,5 ± 2,6 ^b	46,1 ± 2,6 ^a	43,4 ± 3,5 ^{ab}	40,1 ± 2,5 ^b	15,1 ± 0,5 ^d	39,6 ± 2,8 ^b	30,0 ± 2,1 ^c
Сухая масса корней, мг Root dry mass, mg	13,6 ± 0,8 ^{bs}	13,6 ± 0,6 ^b	15,9 ± 1,5 ^a	16,3 ± 1,9 ^a	7,9 ± 0,4 ^c	8,1 ± 1,3 ^c	14,5 ± 1,2 ^b	17,2 ± 1,8 ^a
Сухая масса растения, мг Plant dry mass, mg	55,8 ± 2,0 ^b	53,1 ± 2,4 ^b	62,0 ± 3,8 ^a	59,7 ± 4,4 ^a	48,0 ± 2,7 ^c	23,2 ± 1,3 ^d	54,1 ± 2,9 ^b	47,3 ± 3,6 ^c
LMA, мг/см ² Leaf mass per area, mg/cm ²	2,1 ± 0,1 ^c	2,4 ± 0,1 ^b	2,3 ± 0,1 ^b	2,3 ± 0,1 ^b	2,4 ± 0,1 ^b	3,5 ± 0,1 ^a	2,1 ± 0,1 ^c	2,3 ± 0,2 ^b
Содержание хлорофилла, у.е. SPAD Chlorophyll content, SPADunits	41,8 ± 0,4 ^a	41,9 ± 0,8 ^a	43,6 ± 0,5 ^a	39,8 ± 1,3 ^a	16,9 ± 1,9 ^b	15,0 ± 1,9 ^b	40,7 ± 0,8 ^a	38,7 ± 0,8 ^a
Fv/Fm	0,806 ± 0,001 ^a	0,809 ± 0,002 ^a	0,808 ± 0,004 ^a	0,808 ± 0,004 ^a	0,790 ± 0,004 ^b	0,786 ± 0,001 ^b	0,809 ± 0,002 ^a	0,808 ± 0,001 ^a
pH	7,2	6,8	6,4	6,4	4,8	4,4	6,3	5,6

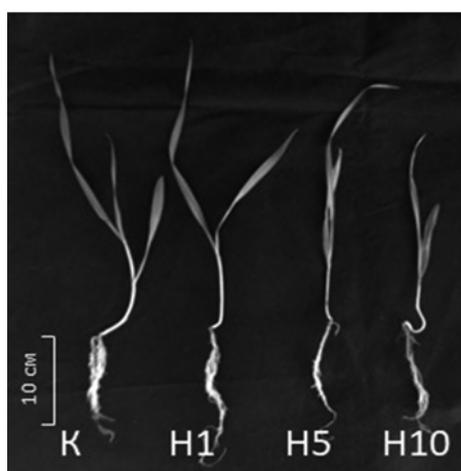


Рис. 4. Растения *Hordeum vulgare*, выращенные на субстратах, содержащих нигозерскую ШП:

К – контроль (кварцевый песок), H1 – Нигозеро, 1 %; H5 – Нигозеро, 5 %; H10 – Нигозеро 10 %

Fig. 4. *Hordeum vulgare* plants grown on substrates containing shungites from the Nigozero deposit:

K – control (quartz sand), H1 – 1 % of shungite, H5 – 5 % of shungite, H10 – 10 % of shungite

Добавление в субстрат ШП из Нигозера в концентрации 25 % полностью тормозило рост и развитие растений (рис. 5). Забогинская ШП в концентрации 5 % стимулировала рост корней, но накопление биомассы побегов и целого растения было ниже, чем в контроле, у пшеницы и ячменя (табл. 3, 4; рис. 3). В тех случаях, когда наблюдалось торможение роста, отмечалось и замедление развития, которое оценивали по количеству листьев (данные не представлены).

Величина отношения сухой массы листа к его площади (LMA) считается одним из ключевых параметров, связанных с ростом растений, и во многом определяет фотосинтетические способности растений [Poorter et al., 2009]. LMA у пшеницы увеличивалась в ответ на 25% турастамозерскую ШП и 5% забогинскую, а нигозерская ШП снижала значения LMA относительно контроля при концентрациях 1 и 5 % (табл. 3). У ячменя же все применяемые концентрации трех (за исключением забогинской в концентрации 1 %) приводили к увеличению значений LMA (табл. 4). Меньшая биомасса, синтезируемая в расчете на единицу поверхности листа, косвенно указывает на меньшую эффективность процессов фотосинтеза.



Рис. 5. Растения *Triticum aestivum*, выращенные на субстратах, содержащих 25 % ШП из разных месторождений:

T25 – Турастамозеро; H25 – Нигозеро

Fig. 5. *Triticum aestivum* plants grown on substrates containing 25 % shungites from different deposits:

T25 – Turastamozero, H25 – Nigozero



Рис. 6. Растения *Triticum aestivum*, выращенные на кварцевом песке (K – контроль) или на турастамозерской ШП (T, 100 %)

Fig. 6. *Triticum aestivum* plants grown on quartz sand (K – control) or Turastamozero shungite rocks (T, 100 %)

Содержание хлорофилла увеличивалось у пшеницы во всех вариантах опыта, кроме варианта, где использовалась нигозерская ШП в концентрации 5 % и выше (табл. 3). У этих растений наблюдался сильно выраженный хлороз, подтвержденный более низким содержанием хлорофилла. В отличие от пшеницы у растений ячменя не было отмечено повышения содержания хлорофилла в ответ на внесение ШП в субстрат, но при этом наблюдалось, как и у пшеницы, снижение содержания хлорофилла при использовании нигозерской ШП в концентрации 5 % (табл. 4).

Потенциальный квантовый выход фотохимической активности ФС II (Fv/Fm) является одной из основных характеристик функционального состояния ФС II. Снижение показателя Fv/Fm отождествляют с повреждением комплексов ФС II в результате стресса. Снижение фотохимической активности ФС II (Fv/Fm) наблюдалось только у ячменя в вариантах с нигозерской ШП в концентрации 5 % и выше (табл. 4). Однако надо заметить, что снижение не достигало критического уровня (ниже 0,79) [Bolhår-Nordenkampf et al., 1989], что свидетельствует о высокой эффективности использования энергии в фотохимических процессах и отсутствии стрессового воздействия на фотосинтетический аппарат растений. Хотя, учитывая относительно небольшую продолжительность эксперимента (7 сут), нельзя исключить дальнейшего снижения значений Fv/Fm ниже критического уровня в вариантах, где отмечена тенденция к снижению.

Использование ШП в качестве 100% субстрата показало, что только турастамозерская ШП пригодна для выращивания растений. Всхожесть семян в субстратах из нигозерской и заюгинской ШП составила 0 %. Растения, выращенные на турастамозерской ШП, превосходили контрольные растения (выращенные на кварцевом песке) по биомассе побегов и корней на 35 %, имели более высокие значения LMA и содержания хлорофилла (на 25 и 33 % выше соответственно) (рис. 6).

Помимо выращивания растений в оптимальных условиях среды на субстратах с разным содержанием ШП из трех месторождений аналогичные опыты проведены в условиях, создающих стрессовые воздействия на растения. В результате значимого повышения устойчивости пшеницы и ячменя к солевому и низкотемпературному стрессу при внесении ШП трех месторождений в субстрат для выращивания растений (данные не приводятся) не выявлено. В случае дефицита минерального питания биомасса побегов растений пшеницы,

выращенных в субстратах, содержащих 1 и 5 % турастамозерской и нигозерской ШП, была несколько выше, чем у контрольных растений, однако биомасса побегов была выше контроля только у растений, выращенных в субстрате с 1 и 5 % турастамозерской ШП (табл. 5). У растений ячменя в условиях дефицита минерального питания добавление ШП в субстрат не оказало положительного эффекта (данные не приводятся). В условиях периодической засухи добавление ШП всех трех месторождений в субстрат привело к увеличению биомассы корневой системы растений ячменя, однако увеличение биомассы растения по отношению к контролю отмечено только при использовании 1 % турастамозерской ШП (табл. 6). У растений пшеницы в аналогичных условиях положительного эффекта при внесении ШП в субстрат не выявлено (данные не приводятся).

Объяснить полученные результаты тем, что низкоуглеродные и высокоуглеродные ШП по-

разному влияют на рост растений, невозможно, так как турастамозерская и нигозерская ШП, будучи низкоуглеродными, вызывали разные реакции у растений. Объяснить результаты исключительно влиянием pH среды, созданной при добавлении ШП в субстрат, тоже нельзя, так как нигозерская и зажогинская ШП, создавая схожий pH среды, отличались по своим эффектам на рост растений. Выявленные различия в реакции растений пшеницы и ячменя на внесение ШП в субстрат можно объяснить только наличием видовой специфичности.

Физиолого-биохимический анализ растений, проведенный в данном исследовании, не позволяет говорить с определенностью о механизмах, благодаря которым растения, выращенные с использованием ШП, приобретали некоторые преимущества по сравнению с контрольными или уступали им. С учетом того, что ШП добавляли в кварцевый песок, который является инертным субстратом, не обеспечи-

Таблица 5. Сухая масса растений *Triticum aestivum*, выращенных на субстратах с разным содержанием ШП из разных месторождений в условиях дефицита минерального питания (полив 25% питательным раствором)

Table 5. Dry mass of *Triticum aestivum* plants grown on substrates with different concentration of shungites from different deposits under deficit of mineral nutrition (plants were supplied with 25% nutrient solution)

Показатель Index	Контроль Control	Месторождение / Deposit					
		Турастамозерское Turastamozero		Нигозерское Nigozero		Зажогинское Zazhogino	
		1 %	5 %	1 %	5 %	1 %	5 %
Сухая масса побегов, мг Shoot dry mass, mg	51,5 ± 1,6 ^c	67,4 ± 4,7 ^a	55,4 ± 1,9 ^b	71,5 ± 1,1 ^a	56,0 ± 1,6 ^b	53,1 ± 1,7 ^{bc}	50,9 ± 1,5 ^c
Сухая масса корней, мг Root dry mass, mg	33,1 ± 1,0 ^a	32,4 ± 0,8 ^a	26,7 ± 1,5 ^c	32,3 ± 1,2 ^a	30,4 ± 1,8 ^b	31,0 ± 2,0 ^b	27,3 ± 0,9 ^c
Сухая масса растения, мг Plant dry mass, mg	84,6 ± 2,3 ^b	100,5 ± 5,3 ^a	80,9 ± 2,1 ^{bc}	103,9 ± 1,3 ^a	84,5 ± 2,0 ^b	84,1 ± 2,1 ^b	78,2 ± 1,7 ^c

Таблица 6. Сухая масса растений *Hordeum vulgare*, выращенных на субстратах с разным содержанием ШП из разных месторождений в условиях периодической засухи

Table 6. Dry mass of *Hordeum vulgare* plants grown on substrates with different concentration of shungites from different deposits and treated by periodic drought

Показатель Index	Контроль Control	Месторождение / Deposit					
		Турастамозерское Turastamozero		Нигозерское Nigozero		Зажогинское Zazhogino	
		1 %	5 %	1 %	5 %	1 %	5 %
Сухая масса побегов, мг Shoot dry mass, mg	50,2 ± 2,4 ^a	50,5 ± 2,0 ^a	41,1 ± 2,8 ^b	38,7 ± 2,5 ^b	34,3 ± 2,3 ^{bc}	37,1 ± 2,7 ^b	28,5 ± 1,8 ^c
Сухая масса корней, мг Root dry mass, mg	17,4 ± 0,7 ^c	23,6 ± 0,8 ^b	28,4 ± 3,7 ^a	27,0 ± 1,2 ^a	22,9 ± 0,9 ^b	31,0 ± 2,0 ^a	28,6 ± 3,0 ^a
Сухая масса растения, мг Plant dry mass, mg	67,6 ± 2,5 ^b	74,1 ± 2,5 ^a	69,5 ± 7,2 ^b	65,7 ± 3,3 ^b	57,2 ± 2,8 ^c	68,1 ± 2,8 ^b	57,1 ± 3,2 ^c

вающим растения комплексом макро- и микро-элементов и не обладающим биологической активностью, можно предположить, что ШП Туратамозерского месторождения обеспечивали растениям дополнительное минеральное питание. ШП Нигозерского и Зажогинского месторождений оказывали в большинстве случаев негативное воздействие, вероятно, вследствие создания неблагоприятного для роста и развития растений рН субстрата.

На основании анализа литературы можно предположить, что ШП могут влиять на рост и развитие растений прямо и/или косвенно, оказывая при этом положительное или негативное воздействие в силу следующих причин:

– ШП могут улучшать минеральное питание растений, так как содержат в своем составе оксид кремния, оксид калия, оксид фосфора и ряд микроэлементов (Mg, Cu, Zn, Co, Mo и др.) [Тойкка, Кекконен, 1946; Пыжов и др., 2017];

– ШП структурируют почву, делая ее более рыхлой, и способствуют удержанию почвенной влаги [Котова, 2006; Пыжов и др., 2017];

– темные частицы шунгитового вещества с их высокой теплоемкостью аккумулируют тепло и улучшают тепловой режим почвы, что положительно сказывается на росте растений и способствует жизнедеятельности почвенных микроорганизмов [Пыжов и др., 2017]; использование ШП в качестве мульчирующего материала для ускорения снеготаяния позволяет раньше начать весенние работы в лесопитомниках и снижает заболеваемость сосновых культур болезнью «снежный шютте», которая провоцируется грибом *Phacidium infestans* Karst., развивающимся на иголках под снежным покровом [Крутов, 1977];

– внесение шунгит-доломитовых смесей в почву изменяет кислотные свойства торфяных кислых почв и подзолистых почв (известкует их) и снижает содержание нитратов в растениях [Волкова, Будыкина, 1977; Синькевич, 1981; Котова, 2006; Пыжов и др., 2017];

– внесение шунгитсодержащих удобрений (в частности, удобрения «ШунгиТерра» на основе тураатамозерской ШП), предположительно, усиливает аммонификацию и нитрификацию в почве и оказывает влияние на процессы трансформации фосфора и калия в почве [Бирюкова, 2017];

– фунгицидные свойства ШП (вероятно, благодаря вышеупомянутым сорбционным качествам) обеспечивают более высокую устойчивость растений к грибковым заболеваниям [Котова, 2006];

– при взаимодействии дробленых ШП с водой образуются сильнокислые растворы с рН

около 3, что исключает их использование в растениеводстве в чистом виде.

То, что высокое содержание кремния дает возможность использовать удобрения с содержанием ШП в качестве кремниевых удобрений, как заявляют производители удобрения «ШунгиТерра» (ООО «ЮГ-СЕРВИС»), пока не доказано. Растениям кремний доступен только в виде монокремниевых кислот [Матыченков и др., 2002]. Кремнийсодержащие породы значительно отличаются в плане их эффективности применения в качестве кремниевых удобрений. Например, цеолит, диатомиты, аморфный кремний обеспечивают растения доступным кремнием, тогда как кварцевый песок при высоком содержании кремния абсолютно бесполезен для растений как источник кремния [Бочарникова и др., 2011]. Результатов работ по определению доступности кремния, содержащегося в ШП (содержания водорастворимого и кислоторастворимого кремния), в литературе нет, и вопрос эффективности ШП в качестве источника кремния для растений требует изучения. Данный вопрос актуален, так как, несмотря на большое количество кремния в почвах и растениях, и в целом в окружающей среде, до сих пор элемент остается вне поля зрения агрохимиков нашей страны [Куликова, 2013]. Вместе с тем широкая мировая практика накопила определенный опыт производства и использования удобрений и других препаратов, средств защиты растений, содержащих значительные количества кремния. Например, в Южной Корее рис удобряют метасиликатом кальция, в Японии – отходами тепловых станций, шелухой и соломой риса, металлургическими шлаками; в Германии ресурсы кремния пополняют доменными силикатно-кальциевыми шлаками; на острове Маврикий в почву заделывают измельченный порошок базальта, содержащий около 50 % SiO_2 , в США – силикат кальция [Ермолаев, 1992].

Что касается применения шунгитсодержащих смесей в качестве агрокарбонатного сырья для известкования кислых почв, то следует заметить, что роль ШП в этих экспериментах не определена. Сами по себе ШП могут значительно подкислять субстрат (главным образом в результате образования серной кислоты из-за присутствия сульфидов в составе ШП), и степень изменения рН значительно варьирует в зависимости от месторождения ШП [Рожкова, Чаженина, 2013]. При этом при добавлении ШП в субстрат для выращивания растений ингибирующий эффект на рост растений определяется больше количеством ШП в субстрате, чем степенью ее измельчения [Икконен и др.,

2018]. Проводятся эксперименты для поиска оптимальных соотношений ШП и карбонатных веществ, например, доломитов или апатитов, для нейтрализации кислотности шунгитов. Например, показано, что Ковдорский апатит обладает в 8 раз большей эффективностью в нейтрализации кислотности зажогинского шунгита по сравнению с апатитом из Апатитов [Филиппов, 2002].

Наконец, остается неизученным и еще один важный аспект возможности применения ШП в растениеводстве. Известно, что ШП характеризуются повышенным содержанием ряда токсичных и потенциально токсичных элементов. Исследования экологических последствий разработки месторождений ШП показали, что, разрушаясь на поверхности под действием физико-химических и биогенных факторов, ШП являются источником поступления тяжелых металлов в почву и природные воды [Рожкова, Чаженгина, 2013; Чаженгина и др., 2019]. Анализ микроэлементного состава крошки ШП трех месторождений в нашем исследовании показал, что они содержат большой набор токсичных элементов в значительных количествах (табл. 2). В частности, содержание таких необходимых и условно необходимых (не для всех видов) для растений элементов, как Cu, Zn и Co, во всех образцах превосходит многократно не только ПДК для сельхозугодий, но и фоновые значения содержания элементов в дерново-подзолистых почвах (табл. 2). В турастамозерской ШП намного выше фоновое содержание Mn, а в нигозерской и зажогинской – содержание Mo. Из числа ультрамикроэлементов превышение фоновых значений отмечается по содержанию Cd, V и Ni, а содержание последнего намного выше, чем ПДК. Кроме того, во всех образцах ШП в разных количествах присутствуют такие биологически токсичные элементы, как Ag, Pb, As, Sb, Be, Ba, Se, Tl и U, причем содержание некоторых из них превосходит фоновое содержание этих элементов в почвах. Безусловно, вопрос о том, могут ли ШП быть источником тяжелых металлов или других токсических веществ, потенциально опасных для здоровья человека, требует изучения и однозначного ответа прежде, чем могут выдаваться рекомендации о применении тех или иных ШП самостоятельно или в составе сложных удобрений для использования в растениеводстве.

Имеется также предположение, что сильные антисептические свойства шунгита негативно отражаются на развитии клубеньковых бактерий, что делает невозможным применение ШП при выращивании бобовых растений [Тимейко и др., 2017].

Таким образом, результаты наших исследований и анализ литературы говорят о том, что практическое использование ШП требует определенной осторожности и дальнейшего изучения, т. к., не понимая механизмов их влияния на живые организмы, и в частности на растения, нельзя обеспечить их эффективное применение с целью управления ростом, развитием и формированием продуктивности. Очевидно также и то, что обобщающий термин «шунгит» неприменим в физиологии растений и растениеводстве, так как ШП разных месторождений и в смеси с другими веществами в составе удобрений могут оказывать на растения очень разные, вплоть до противоположных, эффекты. Вполне возможно, что спектр косвенных эффектов ШП, опосредованных изменением под их влиянием почвенных свойств, весьма широк, и это может дополнительно усложнять прогноз результатов от применения ШП в тех или иных условиях и, разумеется, требует специальных исследований в конкретных полевых условиях.

Литература

- Бирюкова О. А. О влиянии удобрений «Шунги-Терра» на физико-химические свойства чернозема обыкновенного // Актуальные агросистемы. 2017. № 6. С. 36–40.
- Борисов П. А. Карельские шунгиты. Петрозаводск: Карелия, 1956. 92 с.
- Бочарникова Е. А., Матыченков В. В., Матыченков И. В. Кремниевые удобрения и мелиоранты: история изучения, теория и практика применения // Агрехимия. 2011. № 7. С. 84–96.
- Волкова Р. И., Будыкина Н. П. Шунгитсодержащие карбонатные породы как сырье для известкования кислых почв // Минеральное сырье Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1977. С. 179–188.
- Ермолаев А. А. Кремний и устойчивость земледелия. Воронеж: Центр.-Чернозем. кн. изд-во, 1992. 216 с.
- Икконен Е. Н., Сидорова В. А., Шibaева Т. Г., Юркевич М. Г. Оценка физиологического отклика *Allium cepa* L. на содержание шунгита в почве // Механизмы устойчивости растений и микроорганизмов к неблагоприятным условиям среды: Сб. мат-лов Годичного собрания Общества физиологов растений России, Всерос. науч. конф. с междунар. участием и школы молодых ученых (Иркутск, 10–15 июля 2018 г.). Иркутск, 2018. Часть I. С. 389–391. doi: 10.31255/978-5-94797-319-8-389-391
- Калинин Ю. К., Калинин А. И., Скоробогатов Г. А. Шунгиты Карелии – для новых стройматериалов, в химическом синтезе, газоочистке, водоподготовке и медицине. СПб.: УНЦХ СПбГУ, ВВМ, 2008. 219 с.
- Котова З. П. Шунгитсодержащие удобрения // Агрехимический вестник. 2006. № 6. С. 31–32.
- Крутов В. И. Использование шунгитовой мульчи для ускорения снеготаяния в лесных питомниках и на

вырубках // Минеральное сырье Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1977. С. 175–179.

Куликова А. Х. Кремний и высококремнистые породы в системе удобрения сельскохозяйственных культур. Ульяновск: Изд-во УГСХА им. П. А. Столыпина, 2013. 176 с.

Матыченков В. В., Бочарникова Е. А., Аммосова Я. М. Влияние кремниевых удобрений на растения и почву // Агрохимия. 2002. № 2. С. 86–93.

Мясникова О. В., Первунина А. В. Перспективы комплексного использования низкоуглеродистых шунгитосодержащих пород Карелии // Горный журнал. 2019. № 3. С. 78–82. doi: 10.17580/gzh.2019.03.15

Органическое вещество шунгитоносных пород Карелии (генезис, эволюция, методы изучения) / Отв. ред. М. М. Филиппов. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 1994. 207 с.

Онежская палеопротерозойская структура (геология, тектоника, глубинное строение и минерагения) / Отв. ред. Л. В. Глушанин, Н. В. Шаров, В. В. Щипцов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2011. 431 с.

Пыжов В. С., Удовенко А. И., Каменев Р. А. Применение удобрения «Шунгитерра» в растениеводстве // Инновации в технологиях возделывания сельскохозяйственных культур: Мат-лы всерос. науч.-практ. конф. (пос. Персиановский, 09 февраля 2017 г.). Персиановский: ДонГАУ, 2017. С. 45–50.

Рожкова В. С., Чаженина С. Ю. Влияние окисления сульфидов шунгитовых пород на содержание тяжелых металлов в почве и карьерных водах // Экологическая геология: теория, практика и региональные проблемы: Мат-лы третьей науч.-практ. конф. (Воронеж, 20–22 ноября 2013 г.). Воронеж: Цифровая полиграфия, 2013. С. 258–261.

Синькевич Е. И. Эффективность шунгитосодержащего доломита Кяппесельгского месторождения как известкового материала // Продуктивность торфяных почв под луговыми агроценозами. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1981. С. 17–18.

Светов С. А., Степанова А. В., Чаженина С. Ю., Светова Е. Н., Михайлова А. И., Рыбникова З. П., Парамонов А. С., Утицина В. Л., Колодей В. С., Эхова М. В. Прецизионный (ICP-MS, LA-ICP-MS) анализ состава горных пород и минералов: методика и оценка точности результатов на примере раннедокембрийских мафитовых комплексов // Труды Карельского научного центра РАН. 2015. № 7. С. 54–73. doi: 10.17076/geo140

Тимейко Л. В., Кузнецова Л. А., Голубева О. А. К вопросу использования шунгитов в сельскохозяйственном производстве // Черноземы Центральной России: генезис, эволюция и проблемы рационального использования. Воронеж, 2017. С. 233–237.

Тойкка М. А., Кекконен А. П. Шунгит как удобрение // Ученые записки Карело-Финского государственного университета. 1946. Т. 1. С. 214–268.

Тойкка М. А., Левкина Т. И., Перевозчикова Е. М. Содержание микроэлементов в почвах Карелии и применение микроудобрений. Петрозаводск: Карелия, 1969. 60 с.

Филиппов М. М. Шунгитоносные породы Онежской структуры. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2002. 280 с.

Чаженина С. Ю., Рожкова В. С., Кочнева И. В. Моделирование процессов абиогенного выветривания углеродистого вещества палеопротерозойских шунгитовых пород Онежской структуры (Карелия) // Труды Карельского научного центра РАН. 2019. № 2. С. 67–79. doi: 10.17076/geo827

Bolhår-Nordenkamp H. R., Long S. P., Baker N. R., Oquist G., Schreiber U., Lechner E. G. Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: A review 113 of current instrumentation // *Funct. Ecol.* 1989. Vol. 3. P. 497–514. doi: 10.2307/2389624

Ignatov I., Mosin O. The structure and composition of carbonaceous fullerene containing mineral shungite and microporous crystalline aluminosilicate mineral zeolite. Mathematical model of interaction of shungite and zeolite with water molecules // *Advances in Physics Theories and Applications.* 2014. Vol. 28. P. 10–21. doi: 10.13187/ejnr.2014.1.30

Ikkonen E., Chazhengina S., Bakhmet O., Sidорова V. Effect of shungite application on the temperature sensitivity of *Allium cepa* respiration under two soil water regimes // *Agronomy.* 2021. Vol. 11. Art. 1302. doi: 10.3390/agronomy11071302

Maxwell K., Johnson G. N. Chlorophyll fluorescence – a practical guide // *J. Exp. Bot.* 2000. Vol. 51. P. 659–668. doi: 10.1093/jexbot/51.345.659

Melezhik V. A., Fallick A. E., Filippov M. M., Larsen O. Karelian shungite – an indication of 2.0-Ga-old metamorphosed oil-shale and generation of petroleum: geology, lithology and geochemistry // *Earth Sci. Rev.* 1999. Vol. 47. P. 1–40. doi: 10.1016/S0012-8252(99)00027-6

Poorter H., Niinemets U., Poorter L., Wright I. J., Villar R. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): A meta-analysis // *New Phytol.* 2009. Vol. 182. P. 565–588. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x

References

Biryukova O. A. On the effect of the ShungiTerra fertilizers on physical and chemical properties of ordinary chernozem. *Aktual'nye agrosistemy = Current Agrosystems.* 2017;6:36–40. (In Russ.)

Borisov P. A. Karelian shungites. Petrozavodsk: Karelia; 1956. 92 p. (In Russ.)

Bocharnikova E. A., Matychenkov V. V., Matychenkov I. V. Silicon fertilizers and ameliorants: The history of study, theory and practice of application. *Agrokhimia = Agrochemistry.* 2011;7:84–96. (In Russ.)

Bolhår-Nordenkamp H. R., Long S. P., Baker N. R., Oquist G., Schreiber U., Lechner E. G. Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: A review 113 of current instrumentation. *Funct. Ecol.* 1989;3:497–514. doi: 10.2307/2389624

Chazhengina S. Yu., Rozhkova V. S., Kochneva I. V. Modeling the chemical weathering effect on the shungite carbon from Paleoproterozoic shungite rocks of the Onega structure (Karelia). *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS.* 2019;2:67–79. doi: 10.17076/geo827 (In Russ.)

Ermolaev A. A. Silicon and farming sustainability. Voronezh: Tsentr.-Chernozem. kn. izd-vo; 1992. 216 p. (In Russ.)

Filippov M. M. (ed.). Organic matter of shungite-bearing rocks in Karelia (genesis, evolution, and study methods). Petrozavodsk: KarRC RAS; 1994. 207 p. (In Russ.)

Filippov M. M. Shungite-bearing rocks of the Onega structure. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2002. 280 p. (In Russ.)

Glushanin L. V., Sharov N. V., Shchiptsov V. V. (ed.). Palaeoproterozoic Onega structure (geology, tectonics, deep structure, and minerageny). Petrozavodsk: KarRC RAS; 2011. 431 p. (In Russ.)

Ignatov I., Mosin O. The structure and composition of carbonaceous fullerene containing mineral shungite and microporous crystalline aluminosilicate mineral zeolite. Mathematical model of interaction of shungite and zeolite with water molecules. *Advances in Physics Theories and Applications*. 2014;28:10–21. doi: 10.13187/ejnr.2014.1.30

Ikkonen E., Chazhengina S., Bakhmet O., Sidorova V. Effect of shungite application on the temperature sensitivity of *Allium cepa* respiration under two soil water regimes. *Agronomy*. 2021;11:1302. doi: 10.3390/agronomy11071302

Ikkonen E. N., Sidorova V. A., Shibaeva T. G., Yurkevich M. G. Evaluation of the physiological response of *Allium cepa* L. on shungite in the soil. *Mekhanizmy ustoychivosti rastenii i mikroorganizmov k neblagopriyatnym usloviyam sredy: Sb. mat-lov Godichnogo sobraniya Obshchestva fiziologov rastenii Rossii, Vseros. nauch. konf. s mezhdunar. uchastiem i shkoly molodykh uchennykh (Irkutsk, 10–15 iyulya 2018 g.) = Mechanisms of plants and microorganisms resistance to adverse environmental conditions: Proceedings of the Annual Meeting of the Society of Plant Physiologists of Russia, All-Russ. scientific conf. with int. part. and the school of young scientists (Irkutsk, July 10–15, 2018)*. Irkutsk; 2018. Pt. I. P. 389–391. doi: 10.31255/978-5-94797-319-8-389-391 (In Russ.)

Kalinin Yu. K., Kalinin A. I., Skorobogatov G. A. Shungites of Karelia – for new building materials, in chemical synthesis, gas cleaning, water treatment, and medicine. St. Petersburg: UNTsKh SPbGU, VVM; 2008. 219 p. (In Russ.)

Kotova Z. P. Shungite-bearing fertilizers. *Agrokhimicheskiy vestnik = Agrochemical Herald*. 2006;6:31–32. (In Russ.)

Krutov V. I. The use of shungite mulch to accelerate snowmelt in forest nurseries and glades. *Mineral'noe syr'e Karelii = Mineral Raw Materials of Karelia*. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR; 1977. P. 175–179. (In Russ.)

Kulikova A. Kh. Silicon and high-silicon rocks in the crop fertilization system. Ul'yanovsk: Izd-vo UGSKhA im. P. A. Stolypina; 2013. 176 p. (In Russ.)

Matychenkov V. V., Bocharnikova E. A., Ammosova Ya. M. The impact of silicon fertilizers on plants and soils. *Agrokhimia = Agrochemistry*. 2002;2:86–93. (In Russ.)

Maxwell K., Johnson G. N. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *J. Exp. Bot.* 2000;51:659–668. doi: 10.1093/jexbot/51.345.659

Melezhhik V. A., Fallick A. E., Filippov M. M., Larsen O. Karelian shungite – an indication of 2.0-Ga-old meta-

morphosed oil-shale and generation of petroleum: geology, lithology and geochemistry. *Earth Sci. Rev.* 1999;47:1–40. doi: 10.1016/S0012-8252(99)00027-6

Myasnikova O. V., Pervunina A. V. Integrated use prospects for low-carbon shungite-bearing rocks in Karelia. *Gornyi Zhurnal*. 2019;3:78–82. doi: 10.17580/gzh.2019.03.15 (In Russ.)

Poorter H., Niinemets U., Poorter L., Wright I. J., Villar R. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): A meta-analysis. *New Phytol.* 2009;182:565–588. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x

Pyzhov V. S., Udovenko A. I., Kamenev R. A. Application of the ShungiTerra fertilizer in crop production. *Innovatsii v tekhnologiyakh vozdeystvaniya sel'skokhozyaistvennykh kul'tur: Mat-ly vseros. nauch.-prakt. konf. (pos. Persianovskii, 09 fevralya 2017 g.) = Innovations in crop cultivation technologies: Proceedings of the All-Russ. scientific-practical. conf. (settlement of Persianovskii, Feb. 09, 2017)*. Persianovskii: DonGAU; 2017. P. 45–50. (In Russ.)

Rozhkova V. S., Chazhengina S. Yu. The impact of oxidation of shungite rocks sulfides on the content of heavy metals in soil and quarry waters. *Ekologicheskaya geologiya: teoriya, praktika i regional'nye problemy: Mat-ly tret'ei nauch.-prakt. konf. (Voronezh, 20–22 noyabrya 2013 g.) = Ecological geology: Theory, practice and regional problems. Proceedings of the 3rd scientific and practical. conf. (Voronezh, Nov. 20–22, 2013)*. Voronezh: Tsifrovaya poligrafia; 2013. P. 258–261. (In Russ.)

Sin'kevich E. I. Efficiency of shungite-bearing dolomite from the Kyappeselga deposit as a calcareous material. *Produktivnost' torfyanykh pochv pod lugovymi agrotsenozami = Productivity of peat soils under meadow agrocenoses*. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR; 1981. P. 17–18. (In Russ.)

Svetov S. A., Stepanova A. V., Chazhengina S. Yu., Svetova E. N., Mikhailova A. I., Rybnikova Z. P., Paramonov A. S., Utitsina V. L., Kolodei V. S., Ekhova M. V. Precision geochemical (ICP-MS, LA-ICP-MS) analysis of rock and mineral composition: The method and accuracy estimation in the case study of the Early Precambrian mafic complexes. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2015;7:54–73. doi: 10.17076/geo140 (In Russ.)

Timeiko L. V., Kuznetsova L. A., Golubeva O. A. On the use of shungites in agricultural production. *Chernozemy Tsentral'noi Rossii: genezis, evolyutsiya i problemy ratsional'nogo ispol'zovaniya = Chernozems of Central Russia: Genesis, evolution, and problems of rational use*. Voronezh; 2017. P. 233–237. (In Russ.)

Toikka M. A., Kekkonen A. P. Shungite as a fertilizer. *Uchenye zapiski Karelo-Finskogo gosudarstvennogo universiteta = Proceedings of the Karelian-Finnish State University*. 1946;1:214–268. (In Russ.)

Toikka M. A., Levkina T. I., Perevozchikova E. M. The content of trace substances in the soils of Karelia and the use of microfertilizers. Petrozavodsk: Karelia; 1969. 60 p. (In Russ.)

Volkova R. I., Budykina N. P. Shungite-bearing carbonate rocks as a raw material for liming acid soils. *Mineral'noe syr'e Karelii = Mineral Raw Materials of Karelia*. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR; 1977. P. 179–188. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 12.07.2022; принята к публикации / accepted: 11.10.2022.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Шибаета Татьяна Геннадиевна

д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник

e-mail: shibaeva@krc.karelia.ru

Шерудило Елена Георгиевна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: sherudil@krc.karelia.ru

Первунина Аэлита Валериевна

канд. геол.-мин. наук, старший научный сотрудник

e-mail: aelita@krc.karelia.ru

Кирилук Сергей Дмитриевич

заместитель директора по науке

e-mail: kir.sd@mail.ru

Титов Александр Федорович

чл.-корр. РАН, д-р биол. наук, профессор, руководитель
лаборатории экологической физиологии растений

e-mail: titov@krc.karelia.ru

CONTRIBUTORS:

Shibaeva, Tatyana

Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher

Sherudilo, Elena

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Pervunina, Aelita

Cand. Sci. (Geol.-Miner.), Senior Researcher

Kirilyuk, Sergey

Deputy Director for Science

Titov, Alexander

RAS Corr. Academician, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Head of
Laboratory

УДК 582.632:581.132:581.52

ИССЛЕДОВАНИЕ КОЭФФИЦИЕНТА ПРОПУСКАНИЯ ФАР КОРОЙ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ И КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

В. К. Болондинский*, Л. М. Виликайнен

Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия
(ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910),
*bolond@krc.karelia.ru

Изучали пропускание фотосинтетически активной радиации (ФАР) корой стволов и ветвей у 13-летних деревьев березы повислой *Betula pendula* Roth и карельской березы *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti (сем. Betulaceae). Использовался датчик ФАР, входящий в систему газоанализатора LI-6200 (LI-COR). Получена зависимость коэффициента пропускания ФАР (Tr) феллемой в зависимости от диаметров ветвей и стволов. Уже у двухлетних побегов *B. pendula* var. *carelica* наблюдалось снижение Tr на 20–30 % по сравнению с *B. pendula*. По мере увеличения диаметра ствола интенсивность ФАР, прошедшей через феллему, значительно падала, что, вероятно, связано с образованием в ней бетулина. При диаметре ствола 20–40 мм под берестой на хлоренхиме у *B. pendula* и *B. pendula* var. *carelica* наблюдали соответственно ФАР 200 и 40 мкмоль м⁻² с⁻¹. При толщине ствола 50 мм эти величины составляли 60 и 10 мкмоль м⁻² с⁻¹. Еще большее различие в Tr наблюдали для величин пропускания ФАР корой. У карельской березы, в связи со значительным снижением ФАР на хлоренхиме и во внутренних частях коры, поглощение углекислоты слабое, а во внешних слоях ксилемы в нижней части ствола может вовсе отсутствовать уже в раннем возрасте. Высказано предположение, что это может приводить к замедлению процессов восстановления водных тяжей, нарушаемых во время засухи из-за эмболии. Данное обстоятельство приводит к ограничению ростовых процессов у верхушечных побегов.

Ключевые слова: *Betula pendula* Roth; *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet Ahti; коэффициент пропускания ФАР; толщина коры; феллема

Для цитирования: Болондинский В. К., Виликайнен Л. М. Исследование коэффициента пропускания ФАР корой березы повислой и карельской березы // Труды Карельского научного центра РАН. 2022. № 7. С. 28–37. doi: 10.17076/eb1511

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН).

V. K. Bolondinskii*, L. M. Vilikainen. INVESTIGATION OF PHAR TRANSMISSION THROUGH BARK IN SILVER BIRCH AND KARELIAN BIRCH

Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
(11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *bolond@krc.karelia.ru

Photosynthetically active radiation (PhAR) transmitted through bark and phellem was studied in 13-year-old silver birch (*Betula pendula* Roth) and Karelian birch (*B. pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti). Quantum sensor of the LI-6200 Portable Photosynthesis System was used. A correlation was found between PhAR transmission (Tr) through phellem and the stem diameter. In two-year-old shoots, Tr in *Betula pendula* var. *carelica* was 20–30 % lower than in *Betula pendula* Roth. As stem diameter increased, PhAR transmission through phellem decreased considerably. This was probably due to betulin production. When stem diameters were 20–40 mm, PhAR on chlorenchyma was 200 and 40 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in *B. pendula* Roth and *B. pendula* var. *carelica*, respectively. When stem diameter was 50 mm, the respective values were 60 and 10 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Even greater differences in Tr were observed for PhAR transmission through bark. Because of the much lower PhAR on chlorenchyma and in the bark interior, CO_2 absorption in *Betula pendula* var. *carelica* is weak or can even be absent at all in external xylem layers in the bottom part of the trunk at early age already. We hypothesize that this can slow down recovery processes in water strands embolized during droughts. This circumstance restrains growth processes in apical stems.

Keywords: *Betula pendula* Roth; *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet Ahti; PhAR transmission coefficient; bark thickness; phellem

For citation: Bolondinskii V. K., Vilikainen L. M. Investigation of par transmission through bark in Silver birch and Karelian birch. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2022. No. 7. P. 28–37. doi: 10.17076/eb1511

Funding. The studies were funded from the federal budget through state assignment to the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (Forest Research Institute KarRC RAS).

Введение

В последние десятилетия исключительно важное внимание уделяется исследованию CO_2 -газообмена стволов и ветвей древесных растений [Pfanzen et al., 2002]. Одним из основных факторов, влияющих на интенсивность фотосинтеза коры и ксилемы, является солнечная радиация. Древесные стебли обладают морфологическими характеристиками, которые в большой степени определяют количество и качество света, достигающего хлоренхимы, внутренних слоев коры и ксилемы. Помимо этого, строение различных частей коры создает значительные препятствия на пути углекислого газа к хлоропластам хлоренхимы и другим структурам кортекса. Стебли покрыты пробковевшими перидермальными слоями, которые сильно ограничивают газообмен. Кроме того, перидерма имеет низкое количество (на единицу площади) чечевичек по сравнению с устьицами на листьях, что также снижает газообмен [Lendzian, 2006; Wittmann, Pfanz, 2008]. Камбий и кора тоже могут создавать значительные барьеры для диффузии газа [Steppe

et al., 2007]. К тому же стебли являются крупными органами с высокой дыхательной активностью, особенно во внешних частях, и концентрация CO_2 в хлоропластах может быть существенно выше, чем в атмосфере. Большинство работ, касающихся фотосинтеза коры, основываются на измерениях CO_2 -газообмена стеблей и приходят к заключению, что основной функцией фотосинтеза коры является рефиксация произведенного внутри CO_2 [Steppe et al., 2007]. Фотосинтез коры может составлять около 70 % от темного дыхания [Pfanzen et al., 2002].

При сравнении значений содержания хлорофилла в расчете на сырой вес молодых побегов бука европейского (*Fagus sylvatica* L.) была установлена возрастная зависимость. Начиная с величин около 233 мг Хл а г⁻¹ сырого веса (105 мг Хл б г⁻¹ сырого веса) в коре побегов содержание хлорофилла постепенно снижалось и достигало около 168 мг Хл а г⁻¹ сырого веса (70 мг Хл б г⁻¹ сырого веса) в коре 10-летних побегов. Поскольку с возрастом толщина коры увеличивается, пропускание света уменьшается, можно предположить, что количество пропущенного света коррелирует с содержанием

пигментов [Pfanzen et al., 2002]. На 1–2-летних побегах бука ситуация не такая однозначная. Содержание хлорофилла зависит от возраста стебля и от его экспозиции к свету. Освещенные солнцем верхние стороны побегов бука сильно отличаются по содержанию хлорофилла от затененных частей, спрятанных глубоко в кронах деревьев. В экспериментах с осинкой обыкновенной (*Populus tremula* L.) одно- и двухлетние побеги содержали соответственно 160 и 230 мг Хл (a+b) м⁻² в условиях полного солнечного света и 180 и 430 мг Хл (a+b) м⁻² при освещении 20 % от полного солнца [Pfanzen et al., 2002].

Значения Хл (a+b) внутренней коры 2-летних побегов *Betula pendula* были более чем в два раза выше содержания хлорофилла ксилемы. Число хлоропластов на клетку было наибольшим во внешней фракции (80 мкм) кортекса стебля *Quercus robur* (8-летних) и довольно резко снижалось с глубиной стебля, в области флоэмы и живых клеток ксилемы (клетки лучей, околосердцевинная область) оставалось лишь несколько хлоропластов на клетку [Wittmann, Pfanz, 2008].

Фотосинтез тканей коры и древесины может поставлять значительное количество кислорода в растущие ткани растения, что позволяет избегать локальной гипоксии и стимулировать в молодых стеблях под действием света метаболические реакции [Wittmann, Pfanz, 2014].

У древесных видов вплоть до начала плодоношения толщина коры на уровне груди в норме не превышает 2 мм. У березы при диаметре ствола 15 см толщина коры меньше 1 мм [Боровиков, Уголев, 1989, с. 10]. Этот важный морфологический показатель имеет большое значение для функционирования и нормального роста дерева. Выполняя защитную, транспортировочную, накопительную и другие функции, сравнительно тонкая кора обеспечивает прохождение света, достаточного для осуществления фотосинтеза во внешних (проводящих) слоях ксилемы молодых побегов древесных растений [Pfanzen et al., 2002].

Авторы подробного обзора [Pfanzen et al., 2002] в главе, посвященной пропусканию света феллемой и корой разных древесных пород, указывают, что проникновение света не останавливается на уровне внутренней коры. Некоторое количество света проникает глубже и достигает древесины и даже сердцевинки внутри побегов. Однако интенсивность света, достигающего древесины, невысока – максимальные величины, которые были измерены, составляют 0,2–5 % от падающего света. 5–1 % проходит через перидерму и внешние

части коры, 1–0,2 % – через феллему и хлоренхиму кортекса, 0,2–0,01 % достигает внешней ксилемы и несколько не доходит до центра стебля. В молодых стеблях перидермальное пропускание света составляет у *Betula pubescens* до 20 %. Измерения пропускания фотосинтетически активной радиации (ФАР) показали, что интенсивность света, достигающего древесины, невысока – в среднем 6 % ФАР проходит сквозь внешнюю и внутреннюю кору стеблей текущего года у бука (*Fagus sylvatica* L.) и 3 % у дуба (*Quercus robur* L.). При падающей ФАР около 2000 мкмоль м⁻² с⁻¹ до 60 мкмоль м⁻² с⁻¹ может быть использовано в фотосинтезе древесной ткани. Такую радиацию получает лист при низкой облачности.

У карельской березы на определенном этапе роста наблюдается избыточное количество транспортных сахаров в камбиальной зоне и происходит аномальное увеличение объема запасающей паренхимы, сахара оттекает в периферийные слои коры [Новицкая, 2008]. У деревьев березы с ярко выраженной узорчатостью толщина коры может быть во много раз больше, чем у обычной березы повислой [Новицкая, 2008; Ветчинникова и др., 2013]. Такая особенность карельской березы в значительной мере связана с запасающей функцией коры, и это начинает проявляться уже на ранних этапах роста.

Наши предыдущие исследования [Болондинский, Виликайнен, 2015] показали, что у карельской березы без проявлений признаков узорчатости толщина коры побегов была достоверно больше, чем у березы повислой, уже в двухлетнем возрасте, когда внешний диаметр составлял всего 4–6 мм. В трехлетнем возрасте кора толще в среднем на 0,3 мм. С увеличением возраста и, соответственно, диаметра ветвей эта разница постепенно росла, и при диаметре ветвей около 3 см она уже была у карельской березы на 1 мм больше, чем у березы повислой.

Несмотря на значительное количество исследований пропускания ФАР феллемой и корой и фотосинтеза ствола древесных растений, для карельской березы такие исследования отсутствуют. В данной работе поставлена задача изучить особенности пропускания ФАР феллемой и корой в зависимости от диаметра ствола у деревьев березы повислой (*Betula pendula* Roth) и карельской березы (*Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti).

Материалы и методы

Исследования проводили на экспериментальном участке Агробиологической станции

Карельского научного центра РАН в окрестностях города Петрозаводска (N61°45', E34°20'). Объектами исследований были 13-летние деревья березы повислой (*Betula pendula* Roth) и карельской березы (*Betula pendula* Roth var. *carelica* (Merclín) Hämet Ahti).

Определение коэффициентов пропускания ФАР проводили в основном на лидирующих побегах и стволах березы повислой и карельской березы начиная с диаметра 6–7 мм. Обычно это были побеги, сформировавшиеся в прошлом году. Береза повислая и карельская береза произрастали в 7 м друг от друга, и высота их составляла соответственно 9 и 7,5 м. Карельская береза имела слабовыраженные утолщения ствола и другие признаки «карелистости». Толщину коры измеряли штангенциркулем, толщину бересты – микрометром.

Для определения величин фотосинтетически активной радиации нами использовался датчик ФАР, входящий в систему LI-6200 (Licor). Измеряли ФАР, проходящую через кору или феллему, и определяли коэффициент пропускания (Tr) – безразмерную величину, равную отношению потока излучения (Φ), прошедшего через среду, к потоку излучения, упавшему на ее поверхность (Φ_0):

$$Tr = \Phi / \Phi_0$$

В общем случае значение коэффициента пропускания тела зависит как от свойств самого тела, так и от угла падения, спектрального состава и поляризации излучения. Для определения Tr вырезался квадрат коры размером 20×20 мм и прислонялся к датчику ФАР. Сначала измерялась ФАР, проходящая через кору, затем – через отделенную феллему. Перед этими измерениями определяли падающую на объект ФАР. Повторность измерений 10-кратная. Измерения проводили при безоблачном небе датчиком, направленным на солнце. При толщине коры до 2 мм погрешность измерений не превышала 5%. С увеличением толщины погрешность росла и при 4 мм достигала 10%.

Содержание хлорофиллов и суммы каротиноидов в ацетоновой вытяжке определяли на спектрофотометре СФ-2000 (ЛОМО, Россия) согласно общепринятым методикам [Гавриленко, Жигалова, 2003]. Расчет пигментов проводили по формулам Lichtenthaler [1987]. Расчет содержания пигментов производили в мг на грамм сырого веса. Аналитическая погрешность трехкратная.

Проверку статистических гипотез и оценку существенных различий между средними величинами осуществляли с помощью критерия Стьюдента при 5%-м уровне значимости.

Результаты и обсуждение

Ткани коры, содержащие значительное количество хлорофилла, находятся под слоем покровной ткани – феллемы. На начальном этапе роста побегов иногда используется термин «эпидерма» – полупрозрачная покровная ткань, содержащая устьица. За эпидермой находится хлоренхима, имеющая насыщенный зеленый цвет, содержащая значительное количество хлорофилла. По мере увеличения возраста побега феллема приобретает белый цвет, связанный с появлением в ней бетулина [Hordyjewska et al., 2019], и общепринятое название – береста. Бетулина в бересте может быть до 44%. Именно этот пигмент, обладающий высокой отражательной способностью, защищает растение от вредоносного воздействия грибков и паразитов, а также от перегрева. По всей вероятности, бетулин выполняет еще ряд важных функций, до конца пока не установленных. Помимо березовой пробки бетулин содержится в более низких концентрациях в корнях и листьях белого ясеня (*Fraxinus americana*), а также в листьях и коре американской рябины (*Sorbus americana*).

В начальный период роста побегов эпидерма березы повислой обладает большой пропускающей способностью. Через нее проходит 50–60% падающей радиации. После фенофазы опробковения побегов проницаемость для ФАР феллемы начинала значительно уменьшаться, их газообмен (без листьев) становился отрицательным [Болондинский, Виликайнен, 2015]. На этой фазе увеличивалась и отражательная способность бересты. У карельской березы при диаметре лидирующих побегов 8–9 мм пропускание ФАР феллемой было ниже, чем у березы повислой, примерно на 36% (рис. 1).

По мере увеличения диаметра ветвей у березы повислой с 10 до 13 мм коэффициент пропускания феллемы медленно уменьшался с 28 до 24%. У карельской березы падение Tr при таких диаметрах было гораздо более значительным – с 19 до 6%. У березы повислой значительное падение Tr началось с диаметра 12 мм. К 15 мм Tr достигло уровня 14%. Затем, по мере утолщения ветви с 16 до 20 мм пропускаемость ФАР уменьшилась с 15 до 10%. Далее снова наступила некоторая стабилизация вплоть до диаметра 45 мм. Tr колебался на уровне 10–11%. Коэффициент пропускания у карельской березы также в интервале диаметров ствола от 18 до 40 мм был относительно стабильным (2–3%). Очередное сильное уменьшение Tr у березы повислой наступило при диаметре 45 мм (до 3%), и далее вплоть

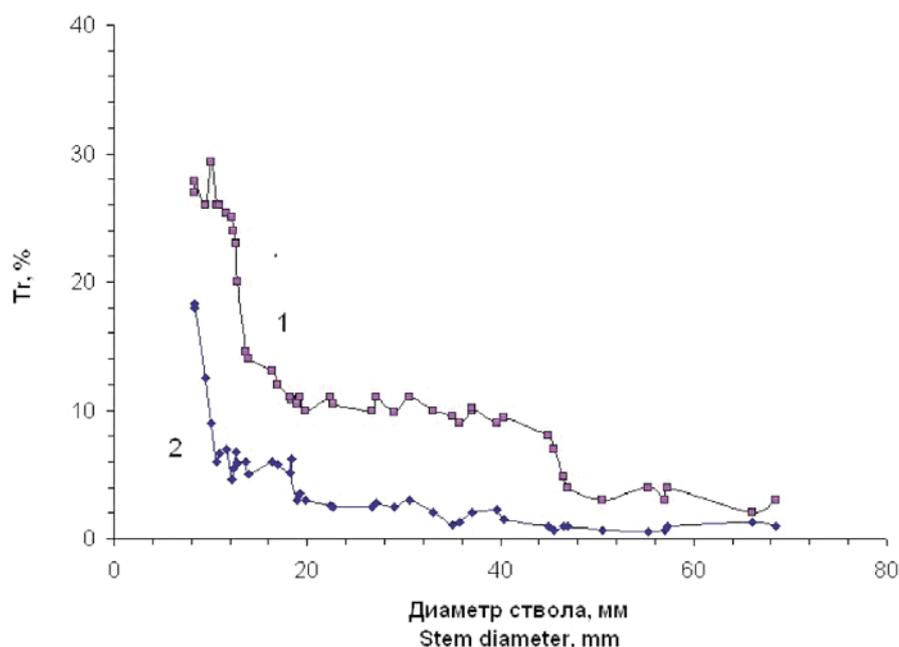


Рис. 1. Коэффициент пропускания ФАР (Tr) феллемой у *Betula pendula* Roth (1) и у *B. pendula* Roth var. *carelica* (2) в зависимости от диаметра ствола

Fig. 1. PhAR transmission coefficient (Tr) for phellem in *Betula pendula* Roth (1) and *B. pendula* Roth var. *carelica* (2) in relation to the stem diameter

до корневой шейки (место перехода корневой системы растения в ствол) он медленно уменьшался с увеличением диаметра ствола до 2% (рис. 1).

Таким образом, зависимость коэффициента пропускания от толщины ствола у карельской березы и березы повислой существенно различалась начиная с однолетних побегов. Даже одно-двухлетние зеленые побеги имели эпидерму с разной пропускаемостью ФАР. Структурные различия феллемы, в значительной мере определяющие коэффициент пропускания, вероятно, имели место уже на самых ранних этапах роста побегов. Побурение побегов, связанное с опробковением, у карельской березы происходило при меньшем диаметре, чем у березы повислой. Уже у 8-мм побегов карельской березы наблюдалось сильное снижение проникновения света к хлорофиллоносной ткани. У березы повислой значительное снижение Tr начиналось только с 12–13 мм (рис. 1).

Второй этап снижения Tr у березы повислой связан с образованием плотной бересты, обладающей сильной отражательной способностью. Медленное нарастание бересты (с 0,2 до 0,3 мм) в какой-то мере стабилизировало изменения процесса пропускания ФАР у березы повислой. Скачкообразное уменьшение Tr (более чем в два раза) наблюдалось только при диаметре 45 мм. У карельской березы та-

кого рода скачков не обнаружено. Коэффициент пропускания у нее и так был уже очень мал: 1–2%. У березы повислой пропускание ФАР наблюдалось и сквозь толстую бересту (0,9 мм) в 10 см от корневой шейки, что визуально подтверждалось наличием хлоренхимы с очень малым количеством пигментов. У карельской березы в 50 см от корневой шейки хлоренхима уже отсутствовала, а за берестой находился 10-мм слой омертвевшей коры.

Даже у молодых лидирующих побегов дерева до хлоренхимы у карельской березы проходило на 60–70% меньше ФАР, чем у березы повислой. У двух-трехлетних побегов диаметром 12–18 мм значения ФАР были почти в два раза меньше, чем у таких же побегов березы повислой. В результате, с учетом более толстой коры у карельской березы по сравнению с березой повислой, уже при этих диаметрах доходило до ксилемы ствола менее 1% ФАР. При перпендикулярном падении солнечных лучей на поверхность коры ФАР у ксилемы не превышала 20 мкмоль $m^{-2} c^{-1}$ (рис. 2). Такие значения ФАР часто наблюдались под пологом леса, и фотосинтез у листьев нижних ветвей был еще возможен [Болондинский, Виликайнен, 2015]. При снижении пропускания феллемы до 1–2%, что у карельской березы имело место при диаметре 35–40 мм, до ксилемы доходило ФАР на порядок меньше (рис. 2).

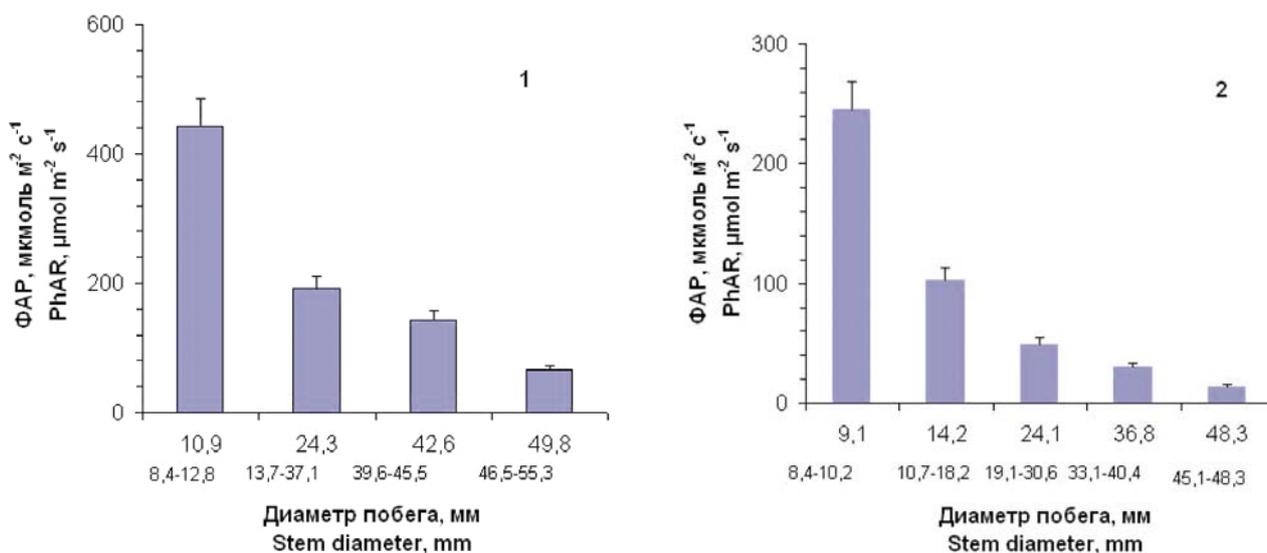


Рис. 2. Изменение средних величин ФАР на хлоренхиме, на участках ствола с относительно стабильным T_r у березы повислой (1) и у карельской березы (2). Солнечные лучи падали перпендикулярно, и интенсивность ФАР составляла 1660–1780 мкмоль $m^{-2} s^{-1}$. Нижняя строка под осью абсцисс – интервалы величин диаметров, где пропускание ФАР изменялось сравнительно медленно

Fig. 2. Mean values of PhAR on chlorophyllous tissue for intervals where T_r is comparatively stable in silver birch (*Betula pendula* Roth) (1) and Karelian birch (*B. pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti) (2). These intervals are shown on X-axis in the lower line. Sun rays were perpendicular to the surface of the tested specimens. PhAR of incident sunlight was in range of 1660–1780 $\mu mol m^{-2} s^{-1}$

Свет, прошедший через феллему, частично поглощается хлоренхимой и более глубоко лежащими тканями. Ряд клеток флоэмы, по литературным данным, также содержит хлорофилл. У некоторых древесных пород (мангровые виды *Rhizophora apiculata* L., *Ceriops decandra* L., *Xylocarpus granatum* L.) и меристематическая ткань содержит хлоропласты [Schmitz et al., 2012].

Кора гораздо сильнее задерживает солнечные лучи, чем береста. У двухлетних побегов березы повислой коэффициент пропускания коры составлял 3–3,5%. В солнечные дни на ксилему попадало до 60–70 мкмоль $m^{-2} s^{-1}$ ФАР. Такие значения ФАР наблюдаются на открытом месте при низкой облачности. В средней части ствола березы повислой (диаметр ствола 40 мм) были получены величины ФАР, не превышающие 10 мкмоль $m^{-2} s^{-1}$. Толщина коры с берестой составляла при этом около 1,5 мм. По мере увеличения толщины коры и у березы повислой количество входящей до ксилемы ФАР постепенно сходило на нет. Точных данных пропускания света корой в нижней части ствола получить не удалось, но они не превышали 3–4 мкмоль $m^{-2} s^{-1}$.

Пропускание света корой у карельской березы существенно отличалось от измеренного у березы повислой. У 1–3-летних побегов

карельской березы значительное количество ФАР (до 50 мкмоль $m^{-2} s^{-1}$) попадало на первый слой ксилемы. У терминальных побегов карельской березы коэффициент пропускания коры составлял всего 1%, а при диаметре ствола в верхней части кроны 20 мм он не превышал 0,5%. При диаметре 30 мм на ксилему попадало менее 3 мкмоль $m^{-2} s^{-1}$ (рис. 2). Если здесь еще могло наблюдаться очень слабое поглощение углекислоты, то в средней части ствола (40 мм) таковое отсутствовало. Кора карельской березы была более чем в два раза толще коры березы повислой. У карельской березы уже за 50 см от корневой шейки коэффициент пропускания был равен нулю. Толщина ее коры на этом участке составляла 5 мм. У некоторых 2-летних побегов карельской березы при толщине коры 0,3–0,4 мм до поверхности ксилемы доходило 60–70 мкмоль $m^{-2} s^{-1}$ ФАР. Поверхностные слои ксилемы таких побегов содержат хлорофилл. После снятия коры побеги имели светло-зеленую окраску. В силу того, что феллема и кора у карельской березы пропускают меньше света, чем у березы повислой, можно предположить, что количество хлорофилла в ксилеме 2-летних побегов у первой, скорее всего, будет меньше, чем у второй. Достоверных данных по

концентрации хлорофилла в ксилеме нами получено не было. Судя по литературным данным [Berveiller et al., 2007], у 1–2-летних побегов *Betula pendula* содержание Хл (*a+b*) в ксилеме составляло $0,66 \pm 0,07$ мг на грамм сырого веса.

В работе [Wittmann, Pfanz, 2014] фотосинтетическая активность, определяемая по флуоресценции хлорофилла на поперечных сечениях стеблей текущего года бука (*Fagus sylvatica* L.) и дуба (*Quercus robur* L.), была наибольшей во внешней части. При освещении 189 мкмоль фотонов $\text{м}^{-2}\text{с}^{-1}$ величины выхода снижались постепенно от внешнего кортекса к камбию и ксилеме, а в сердцевине стеблей подавлялись почти до нуля. Но всегда имелись «островки активности», то есть следы хлорофилла обнаруживались даже в сердцевине.

Значительное уменьшение концентрации хлорофилла в коре и ксилеме как у березы повислой, так и у карельской березы началось, когда диаметр побегов достигал 10–12 мм. В хлоренхиме содержание хлорофилла коррелировало ($r = 0,6–0,7$) с величиной пропускания ФАР. Хотя экспериментальное дерево карельской березы имело слабую узорчатость древесины и кору умеренной толщи-

ны (до 3 мм на высоте 3 м), уже при диаметре ствола 40–45 мм хлорофилл в коре практически отсутствовал (табл.).

На высоте 7 м от поверхности земли кора у карельской березы была более чем в два раза толще коры березы повислой (табл.). Это соотношение оставалось довольно стабильным до высоты 3 м. На уровне 2 м кора у карельской березы была уже в три раза толще, чем у березы повислой. Заметно толще была и береста, составляющая на высоте 3 м у карельской березы и березы повислой соответственно 0,9 и 0,6 мм. Это сказалось на коэффициентах пропускания ФАР (*Tr*), которые в верхней части дерева (7 м) различались почти в три раза. И в хлоренхиме содержание хлорофилла не превышало 0,2 мг/г. Малое содержание хлорофилла в хлоренхиме и коре в верхней части ствола карельской березы (5–7 м) и невысокая ФАР заставляют предположить, что процессы фотосинтеза у нее были значительно снижены по сравнению с березой повислой. Возможно, в определенные моменты кора и ствол карельской березы могли испытывать гипоксию, которая оказывает влияние на метаболические реакции. Поскольку процесс дыхания стволов и ветвей у карельской березы носит более ин-

Параметры стволов *Betula pendula* Roth и *B. pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti в зависимости от высоты

Stem parameters for *Betula pendula* Roth and *B. pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti in relation to distance from the ground

<i>h</i>	<i>D</i>	<i>Th</i>	<i>Tr</i>	Хл (<i>a+b</i>) в хлоренхиме chlorophyll <i>a</i> and <i>b</i> in chlorenchyma	Хл (<i>a+b</i>) в коре chlorophyll <i>a</i> and <i>b</i> in bark
м m	мм mm	мм mm	%	мг/г mg/g	
<i>Betula pendula</i> Roth var. <i>carelica</i>					
1,3	60	3,6	0,9	$0,02 \pm 0,01$	0
3	45	2,4	1,2	$0,1 \pm 0,02$	0
5	30	1,7	2,6	$0,17 \pm 0,03$	$0,05 \pm 0,03$
7	20	1,1	3,1	$0,31 \pm 0,04$	$0,12 \pm 0,05$
<i>Betula pendula</i> Roth					
1,3	53	1,4	2,1	$0,08 \pm 0,04$	0
3	40	1,1	7,2	$0,27 \pm 0,07$	$0,07 \pm 0,03$
5	27	0,8	9,8	$0,69 \pm 0,13$	$0,23 \pm 0,04$
7	17	0,5	11,3	$1,03 \pm 0,17$	$0,32 \pm 0,08$

Примечания. *h* – расстояние от земли, *D* – диаметр ствола, *Th* – толщина коры, *Tr* – коэффициент пропускания ФАР феллемой. В пятой и шестой колонке приведены средние величины и стандартное отклонение содержания хлорофилла Хл (*a+b*) в хлоренхиме и коре.

Note. *h* – distance from the ground, *D* – stem diameter, *Th* – thickness of bark, *Tr* – PhAR transmission coefficient for phellem. Mean values and standard deviations for chlorophyll *a* and *b* in chlorenchyma and in bark are shown in the 5th and 6th column.

тенсивный характер, чем у березы повислой [Болондинский, Виликайнен, 2015], помимо недостатка кислорода возможны значительные скопления углекислого газа в ксилеме и внутренних слоях коры. Однако, скорее всего, этот процесс носил локальный характер и требует дополнительных исследований.

Через 7 лет после посадки толщина коры у березы повислой в 10 см от корневой шейки не превышала 2 мм. У карельской березы вплоть до 1 м от земли она составляла 3,5–4 мм и на ксилему попадало не более 1–2 мкмоль м⁻²с⁻¹ ФАР. Именно в это время у дерева начали проявляться признаки карельской березы: замедлился рост верхушечных побегов, в нижней части ствола появились слабовыраженные утолщения, нижние ветви не отмирали, активизировался их рост. Дерево начало отставать в росте от березы повислой, а диаметр ствола, напротив, увеличивался. Ствол начал отклоняться в сторону области наибольшей освещенности. К 13-летнему возрасту все эти признаки имели ярко выраженный характер.

В некоторых работах выдвинута гипотеза, что хлоропласты в ксилеме молодых побегов наряду с предотвращением гипоксии живых древесных тканей [Wittmann, Pfan, 2014] играют роль поставщика энергии (АТФ) для процессов, связанных с восстановлением водных тяжей, прерванных в результате эмболии [Schmitz et al., 2012]. При водном стрессе в периоды засухи водный потенциал побегов березы достигал величин –1,5 МПа [Сазонова др., 2012]. При таких значениях, как показано на некоторых видах березы [Sperry, Rockman, 1993], может происходить частичная эмболия – закупорка проводящих сосудов газом. При этом закрываются устьица, значительно снижается фотосинтез, прекращается рост побегов. Далее водный потенциал начинает увеличиваться и включаются механизмы для быстрого выхода из этого состояния. Процессы восстановления водных тяжей энергозатратны. Возможно, для этого и необходимы хлоропласты в проводящих слоях ксилемы. Такая частичная кратковременная эмболия проявляется в период засухи у многих древесных растений [Martin-StPaul et al., 2017]. Период восстановления достаточно быстрый и приводит лишь к некоторому замедлению роста. Полная эмболия, ведущая, как правило, к гибели растения, наблюдается сравнительно редко и происходит у березы при водном потенциале около –2 МПа [Sperry, Sullivan, 1992].

Не исключено, что отсутствие хлоропластов в ксилеме в нижней части ствола карельской

березы замедляло восстановление водных тяжей в периоды засухи, в связи с чем интенсивный рост верхушечных побегов замедлялся. Поток ассимилятов шел не к верхушечным побегам, а потреблялся ветвями в нижней и средней частях кроны. Нижние ветви не отмирали, как это наблюдалось у березы повислой, а росли и утолщались.

Уже в 7–8-летнем возрасте во время засухи наблюдалось замедление роста терминальных побегов у карельской березы и происходило, скорее всего, увеличение концентрации сахарозы в камбиальной зоне с последующим нарушением процессов ксилогенеза. Стимулировалось дальнейшее нарастание коры, которая со временем перестала пропускать свет и в средней части ствола. У березы повислой кора только к 12-летнему возрасту выросла у корневой шейки до 4 мм и ксилема лишилась хлоропластов лишь у основания ствола. Таким образом, полное прекращение фотосинтеза в ксилеме средней и нижней частей ствола в 12-летнем возрасте у карельской березы совпадает со значительным замедлением роста терминальных побегов и часть ассимилятов с кроны идет в нисходящий поток. Увеличение концентрации сахаров в прикамбиальной зоне способствовало аномальному морфогенезу ствола. Именно в этом возрасте, как правило, у деревьев начинают проявляться признаки «карелистости» [Курносов, 1998; Барсукова, 2006].

Заключение

Изучено пропускание света разными слоями коры, уровни ФАР, попадающие на хлоропласты и ксилему. Пропускание света феллемой у карельской березы, по сравнению с березой повислой, уменьшалось начиная с двухлетних побегов и продолжалось с образованием бересты, где разница между двумя формами становилась особенно существенной (более чем в 5 раз). Отчасти это обусловлено увеличением толщины бересты у карельской березы по сравнению с березой повислой (примерно в 1,5 раза). Вероятно, имеются и структурные различия феллемы у двух пород, которые и привели к столь большой разнице.

Пропускание ФАР феллемой ветвей и стволов у березы повислой оставалось высоким (25–30%) до диаметра побегов 15–18 мм. При диаметре 20 мм у побегов повышалась их отражательная способность. Цвет феллемы становился белым. При этом коэффициент пропускания ФАР падал до 10%, а у карельской березы до 2–2,5%. У 10-метровой березы повислой

в солнечный день на уровне 130 см сквозь бересту проходило до 50 мкмоль м⁻² с⁻¹, а в верхней части кроны – 150–200 мкмоль м⁻² с⁻¹ – ФАР, которую получают листья при высокой облачности. Для карельской березы эти показатели были значительно ниже. На расстоянии 1,3 м от земли через бересту проходило не более 10 мкмоль м⁻² с⁻¹, но в верхней части ствола величины ФАР под берестой составляли у ствола 15–20 мкмоль м⁻² с⁻¹, что в принципе достаточно для осуществления фотосинтеза.

Высокие значения ФАР, достигающие хлоренхимы у молодых побегов как березы повислой, так и карельской березы, и высокие концентрации хлорофилла в этой ткани приводят к поглощению значительной части углекислоты, выделяющейся с поверхности побегов. При увеличении возраста и диаметра ветвей более низкие значения ФАР на хлоренхиме и внутренних частях коры у карельской березы отчасти объясняют повышенные величины потока СО₂ с поверхности ее ветвей по сравнению с березой повислой [Болондинский, Виликайнен, 2015].

На разных участках ствола при одной и той же толщине коры у карельской березы в хлоренхиме, внутренней коре содержалось меньше Хл (a+b), чем у березы повислой. Это проявляется уже на 2–3-летних побегах и далее вплоть до нижней части ствола. Одна из основных причин этого явления заключается в большой разнице пропускания ФАР феллемой. Хлорофиллоносный слой коры у березы повислой более насыщен пигментами, чем у карельской березы. Наряду с меньшим количеством ФАР, падающей на него, следует ожидать, что фотосинтез коры у карельской березы будет меньше, чем у березы повислой. В какой-то мере это подтверждают наши исследования СО₂-газообмена стволов на свету и в темноте, проводящиеся в настоящее время.

В последнее десятилетие исследователи пытаются найти доказательства того, что продукты фотосинтеза в ксилеме играют определенную роль при выходе тонких (10–20 мм) побегов из состояния эмболии. В некоторых работах показано, что фотосинтез в ксилеме ускоряет процессы восстановления водных тяжей и способствует возобновлению транспирационных потоков. Быстрая ликвидация закупорки сосудов газом может предотвратить приостановку роста побегов. У карельской березы из-за малой пропускной способности коры данный процесс может быть нарушен.

Литература

- Барсукова Т. Л. Культуры березы карельской в Беларуси // Актуальные проблемы лесного комплекса. 2006. Вып. 15. С. 3–4.
- Болондинский В. К., Виликайнен Л. М. Исследование дыхания ветвей и стволов карельской березы и березы повислой // Труды КарНЦ РАН. 2015. № 12. С. 66–79. doi: 10.17076/eb249
- Боровиков А. М., Уголев Б. Н. Справочник по древесине. М.: Лесн. пром-ть, 1989. 296 с.
- Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф., Кузнецова Т. Ю. Карельская береза: биологические особенности, динамика ресурсов и воспроизводство. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 312 с.
- Гавриленко В. Ф., Жигалова Т. В. Большой практикум по фотосинтезу. М.: Академия, 2003. 256 с.
- Курносов Г. А. Селекция и семеноводство березы карельской // Лесной вестник. 1998. № 1. С. 124–126.
- Новицкая Л. Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Verso, 2008. 143 с.
- Сазонова Т. А., Позднякова С. В., Придача В. Б. Особенности водного режима *Betula pendula* (BETULACEAE) с нормальной и аномальной древесиной ствола в онтогенезе // Ботанический журнал. 2012. Т. 97, № 11. С. 1435–1447.
- Berveiller D., Kierzkowski D., Damesin C. Interspecific variability of stem photosynthesis among tree species // Tree Physiol. 2007. Vol. 27. P. 53–61. doi: 10.1093/treephys/27.1.53
- Hordyjewska A., Ostapiuk A., Horecka A., Kurzepa J. Betulin and betulinic acid: triterpenoids derivatives with a powerful biological potential // Phytochem. Rev. 2019. Vol. 18. P. 929–951. doi: 10.1007/s11101-019-09623
- Lendzian K. Survival strategies of plants during secondary growth: barrier properties of phellements and lenticels towards water, oxygen, and carbon dioxide // J. Exp. Bot. 2006. Vol. 57. P. 2535–2546. doi: 10.1093/jxb/erl014
- Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic membranes // Methods Enzymol. 1987. Vol. 148. P. 350–382. doi: 10.1016/0076-6879(87)48036-1
- Martin-StPaul N., Delzon S., Cochard H. Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure // Ecol. Lett. 2017. Vol. 20, iss. 11. P. 1437–1447. doi: 10.1111/ele.12851
- Pfanz H., Aschan G., Langenfeld-Heyser R., Wittmann C., Loose M. Ecology and ecophysiology of tree stems: cortical and wood photosynthesis // Naturwissenschaften. 2002. Vol. 89. P. 147–162. doi: 10.1007/s00114-002-0309-z
- Schmitz N., Egerton J. J. G., Lovelock C. E., Ball M. C. Light-dependent maintenance of hydraulic function in mangrove branches: do xylary chloroplasts play a role in embolism repair? // New Phytologist. 2012. Vol. 195. P. 40–46. doi: 10.1111/j.1469-8137.2012.04187
- Sperry J. S., Pockman W. T. Limitation of transpiration by hydraulic conductance and xylem cavitation in *Betula occidentalis* // Plant, Cell and Environ. 1993. Vol. 16. P. 279–287.
- Sperry J. S., Sullivan J. E. Xylem embolism in response to freeze-thaw cycles and water stress in ring-porous,

diffuse-porous, and conifer species // *Plant Physiol.* 1992. Vol. 100. P. 605–613. doi: 10.1104/pp.100.2.605

Steppe K., Saveyn A., McGuire M. A., Lemeur R., Teskey R. O. Resistance to radial CO₂ diffusion contributes to between-tree variation in CO₂ efflux of *Populus deltoides* stems // *Funct. Plant Biol.* 2007. Vol. 34, no. 9. P. 785–792. doi: 10.1071/FP07077

Wittmann C., Pfanz H. Antitranspirant functions of stem periderms and their influence on cortical photosynthesis under drought stress // *Trees.* 2008. Vol. 22 (2). P. 187–196. doi: 10.1007/s00468-007-0194-3

Wittmann C., Pfanz H. Bark and woody tissue photosynthesis: A means to avoid hypoxia or anoxia in developing stem tissues // *Funct. Plant Biol.* 2014. Vol. 41, no. 9. P. 940–953. doi: 10.1071/FP14046

References

Barsukova T. L. Karelian birch culture in Belarus. *Aktual'nye probl. lesnogo kompleksa = Topical Issues of the Forest Complex.* 2006;15:3–4. (In Russ.)

Berveiller D., Kierzkowski D., Damesin C. Interspecific variability of stem photosynthesis among tree species. *Tree Physiol.* 2007. Vol. 27. P. 53–61. doi: 10.1093/treephys/27.1.53

Bolondinskii V. K., Vilikainen L. M. Research of respiration of twigs and stems in Karelian birch and silver birch. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS.* 2015;12:66–79. doi: 10.17076/eb249 (In Russ.)

Borovikov A. M., Ugolev B. N. Wood reference guide. Moscow: Lesn. prom-t'; 1989. 296 p. (In Russ.)

Gavrilenko V. F., Zhigalova T. V. A big tutorial on photosynthesis. Moscow: Akademiya; 2003. 256 p. (In Russ.)

Hordyjewska A., Ostapiuk A., Horecka A., Kurzepa J. Betulin and betulinic acid: triterpenoids derivatives with a powerful biological potential. *Phytochem. Rev.* 2019. Vol. 18. P. 929–951. doi: 10.1007/s11101-019-09623

Kurnosov G. A. Selection and seed production of Karelian birch. *Lesnoi vestnik = Forestry Bull.* 1998;1:124–126. (In Russ.)

Lenzian K. Survival strategies of plants during secondary growth: barrier properties of phellem and lenticels towards water, oxygen, and carbon dioxide. *J. Exp. Bot.* 2006. Vol. 57. P. 2535–2546. doi: 10.1093/jxb/erl014

Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic membranes.

Methods Enzymol. 1987. Vol. 148. P. 350–382. doi: 10.1016/0076-6879(87)48036-1

Martin-StPaul N., Delzon S., Cochard H. Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure. *Ecol. Lett.* 2017. Vol. 20, iss. 11. P. 1437–1447. doi: 10.1111/ele.12851

Novitskaya L. L. Karelian birch: mechanisms of growth and development of structural anomalies. Petrozavodsk: Verso; 2008. 143 p. (In Russ.)

Pfanz H., Aschan G., Langenfeld-Heyser R., Wittmann C., Loose M. Ecology and ecophysiology of tree stems: cortical and wood photosynthesis. *Naturwissenschaften.* 2002. Vol. 89. P. 147–162. doi: 10.1007/s00114-002-0309-z

Sazonova T. A., Pozdnyakova S. V., Pridacha V. B. Water regime features of *Betula pendula* (BETULACEAE) with normal and abnormal trunk wood in the ontogeny. *Bot. zhurn.* 2012;97(11):1435–1447. (In Russ.)

Schmitz N., Egerton J. J. G., Lovelock C. E., Ball M. C. Light-dependent maintenance of hydraulic function in mangrove branches: do xylary chloroplasts play a role in embolism repair? *New Phytologist.* 2012. Vol. 195. P. 40–46. doi: 10.1111/j.1469-8137.2012.04187

Sperry J. S., Pockman W. T. Limitation of transpiration by hydraulic conductance and xylem cavitation in *Betula occidentalis*. *Plant, Cell and Environ.* 1993. Vol. 16. P. 279–287.

Sperry J. S., Sullivan J. E. Xylem embolism in response to freeze-thaw cycles and water stress in ring-porous, diffuse-porous, and conifer species. *Plant Physiol.* 1992. Vol. 100. P. 605–613. doi: 10.1104/pp.100.2.605

Steppe K., Saveyn A., McGuire M. A., Lemeur R., Teskey R. O. Resistance to radial CO₂ diffusion contributes to between-tree variation in CO₂ efflux of *Populus deltoides* stems. *Funct. Plant Biol.* 2007. Vol. 34, no. 9. P. 785–792. doi: 10.1071/FP07077

Vetchinnikova L. V., Titov A. F., Kuznetsova T. Yu. Karelian birch: biological characteristics, resource dynamics, and reproduction. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2013. 312 p. (In Russ.)

Wittmann C., Pfanz H. Antitranspirant functions of stem periderms and their influence on cortical photosynthesis under drought stress. *Trees.* 2008. Vol. 22(2). P. 187–196. doi: 10.1007/s00468-007-0194-3

Wittmann C., Pfanz H. Bark and woody tissue photosynthesis: A means to avoid hypoxia or anoxia in developing stem tissues. *Funct. Plant Biol.* 2014. Vol. 41, no. 9. P. 940–953. doi: 10.1071/FP14046

Поступила в редакцию / received: 27.10.2021; принята к публикации / accepted: 15.11.2021.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Болондинский Виктор Константинович

канд. биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: bolond@krc.karelia.ru

Виликайнен Людмила Матвеевна

физик

e-mail: vilikainen@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Bolondinskii, Viktor

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Vilikainen, Ludmila

Physicist

УДК 599.323.42:591.111.1:591.147.5:591.542

ВЛИЯНИЕ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ СВЕТОВОГО ДНЯ И МЕЛАТОНИНА НА МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНУЮ ОРГАНИЗАЦИЮ ЛЕЙКОЦИТОВ У СИРИЙСКИХ ХОМЯКОВ (*MESOCRICETUS AURATUS*)

В. О. Михеева (Фокина)*, А. Г. Кижина, Е. П. Антонова,
Э. Ф. Печорина, В. А. Илюха

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910), *vlada.fokina.4545@list.ru

Изучено влияние фотопериодических условий Северо-Западного федерального округа России (Республика Карелия, г. Петрозаводск) и гормона эпифиза мелатонина (100 мкг/животное) на состав лейкоцитарной формулы и морфометрические параметры лимфоцитов периферической крови у самок и самцов сирийского хомяка (*Mesocricetus auratus*). Животные были разделены на две группы: контроль (LD: 12 ч свет / 12 ч темнота) и опыт (NL: снижение продолжительности световой фазы дня от 19:36/4:24 до 12/12, характерное для Республики Карелия в период с 25.06 по 25.09). Каждая группа была поделена на две подгруппы: хомяки 1-й подгруппы получали питьевую воду без мелатонина (LD, NL), 2-й – на ночь мелатонин (100 мкг/животное) (LDmel, NLmel). В результате проведенного эксперимента показано, что естественный для Северо-Запада фотопериод лишь незначительно изменял большинство параметров лейкоцитарной формулы самок и самцов. Влияние продолжительности светового дня на общее содержание лейкоцитов у самок не выявлено, но обнаружено снижение количества палочкоядерных нейтрофилов при сокращении фотопериода. Как у самок, так и у самцов в NLmel выявлено увеличение соотношения нейтрофилов к лимфоцитам по сравнению LD и NL. Морфометрический анализ лимфоцитов показал, что уменьшение продолжительности светового дня и мелатонин оказывают влияние на площадь лимфоцитов и ядерно-цитоплазматическое соотношение (ЯЦО): у самок и самцов в группах NL и LDmel площадь клетки уменьшалась к концу эксперимента, при этом ЯЦО сокращалось только у самок NL и NLmel со снижением продолжительности светового дня. Отмечаемые изменения изученных показателей могут быть опосредованы влиянием эндокринных желез, в частности тимуса, надпочечников и гонад, которые участвуют в регуляции лейкопоэза и клеточного метаболизма.

Ключевые слова: режимы освещения; фотопериод; лейкоциты; мелатонин; *Mesocricetus auratus*

Для цитирования: Михеева (Фокина) В. О., Кижина А. Г., Антонова Е. П., Печорина Э. Ф., Илюха В. А. Влияние продолжительности светового дня и мелатонина на морфофункциональную организацию лейкоцитов у сирийских хомяков (*Mesocricetus auratus*) // Труды Карельского научного центра РАН. 2022. № 7. С. 38–48. doi: 10.17076/eb1496

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

V. O. Mikheeva (Fokina)*, A. G. Kizhina, E. P. Antonova, E. F. Pechorina, V. A. Ilyukha. THE EFFECT OF LIGHT DURATION AND MELATONIN ON THE MORPHOFUNCTIONAL CHARACTERISTICS OF LEUKOCYTES IN SYRIAN HAMSTERS (*MESOCRICETUS AURATUS*)

*Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *vlada.fokina.4545@list.ru*

We studied the effect of photoperiodic conditions in Northwestern Russia (Republic of Karelia, Petrozavodsk) and the pineal gland hormone melatonin (100 µg / animal) on the leukocyte formula and morphometric parameters of peripheral blood lymphocytes in female and male of Syrian hamsters (*Mesocricetus auratus*). The animals were divided into 2 groups: control (LD: 12 h light / 12 h dark) and experiment (NL: decrease in daily light duration from 19:36/4:24 to 12/12, happening in the Republic of Karelia in the period from June 25th to September 25th). Each group was divided into 2 subgroups: hamsters of the 1st subgroup received drinking water without melatonin (LD, NL), the 2nd subgroup received melatonin for the night (100 µg/animal) (LDmel, NLmel). The experiment showed that the northwestern photoperiod changed most of the parameters of the leukocyte formula in females and males only slightly. No effect of daylight duration on the total leukocyte count in females was revealed, but the number of stab neutrophils was found to decline with a reduction in the photoperiod. Both females and males in NLmel showed an increase in the ratio of neutrophils to lymphocytes compared to LD and NL. The morphometric analysis of lymphocytes showed that a decrease in daylight duration and melatonin affect the area of lymphocytes and the nuclear-cytoplasmic ratio (NCR): the cell area in females and males in the NL and LDmel groups decreased by the end of the experiment, while the NCR decreased only in NL and NLmel females with a decrease in the duration of daylight. These changes in the studied parameters can be mediated by the function of endocrine glands, in particular the thymus, adrenal glands and gonads, which are involved in the regulation of leukopoiesis and cellular metabolism.

Keywords: light conditions; photoperiod; leukocytes; melatonin; *Mesocricetus auratus*

For citation: Mikheeva (Fokina) V. O., Kizhina A. G., Antonova E. P., Pechorina E. F., Ilyukha V. A. The effect of light duration and melatonin on the morphofunctional characteristics of leukocytes in Syrian hamsters (*Mesocricetus auratus*). *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2022. No. 7. P. 38–48. doi: 10.17076/eb1496

Funding. The studies were funded from the federal budget through state assignment to the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (0218-2019-0073).

Одним из важнейших регуляторов многих физиологических процессов и функций организма млекопитающих является свет. В северных регионах животные находятся в экстремальных фотопериодических условиях из-за продолжительного воздействия света в летний сезон (период белых ночей, полярный день) и постоянной темноты в зимний период (полярная ночь), в то время как оптимальный цикл освещения «12 ч свет / 12 ч темнота» (LD) отмечается только в течение нескольких дней в период весеннего и осеннего равноденствия. Присутствие света в темновую фазу суток оказывает негативное влияние на физиологические про-

цессы у млекопитающих и приводит к нарушениям многих функций организма, в частности к более быстрому развитию болезней, связанных со старением [Nelson, 2004; Анисимов и др., 2014]. Известно, что организм реагирует на изменение светового режима посредством пинеальной (шишковидной) железы, основным гормоном которой является мелатонин, обладающий антиоксидантным, иммуномодулирующим и противоопухолевыми свойствами [Reiter, 1987; Vinogradova, Anisimov, 2013; Camp et al., 2021]. В последние годы большое внимание уделяется иммуномодулирующим свойствам мелатонина [Stevenson, Prendergast, 2015; Xu et al., 2018].

Эволюционно грызуны *Mesocricetus auratus* Waterhouse, 1839 и *Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769 формировались в световых условиях, существенно отличающихся от таковых на севере, этот факт делает возможным оценить воздействие «экстремального» фотопериода на физиологическое состояние организма в модельных экспериментах. Также сирийские хомяки проявляют сезонные адаптивные изменения, связанные с репродуктивной функцией, поэтому можно предположить, что действие экзогенного гормона мелатонина, синхронизирующего сезонные и суточные ритмы, на метаболизм сирийских хомяков будет зависеть от светового режима.

Сезонные колебания продолжительности световой фазы дня вызывают сильные изменения различных показателей иммунной функции млекопитающих. Иммунная система по-разному реагирует на длинные и короткие световые периоды, при этом изменяя норму реакции и включая адаптивные ответы [Stevenson, Prendergast, 2015]. По проблеме адаптации иммунной системы лабораторных животных к различным световым режимам накоплен большой теоретический и экспериментальный материал. Исследования в этой области весьма разнообразны, при этом в большинстве случаев изучается влияние искусственно созданных в лабораторных условиях фотопериодов – постоянного освещения LL (24 ч свет, Light), постоянной темноты DD (24 ч темнота, Dark) или резкой смены фотопериодов, в то время как сведения об адаптациях млекопитающих в естественном световом режиме районов Севера крайне мало численны и фрагментарны. По состоянию лейкоцитов можно судить об иммунореактивности организма, кроме того, их содержание и состав являются теми динамическими показателями, которые зависят от многих факторов окружающей среды и от фотопериода. Для изучения формирования устойчивости и адаптации животных могут быть использованы показатели периферической крови, отличающиеся высокой чувствительностью к факторам среды.

Целью данного исследования являлось сравнительное изучение влияния фотопериодических условий Северо-Запада России (NL: постепенное снижение продолжительности световой фазы дня с «19:36 ч свет / 4:24 ч темнота» до «12 ч свет / 12 ч темнота», характерное для г. Петрозаводска (Республика Карелия), в период с 25.06.18 по 25.09.18) и гормона эпифиза мелатонина (100 мкг/животное) на состав лейкоцитарной формулы и морфометрические параметры лимфоцитов периферической крови у сирийского хомяка.

Материалы и методы

В опыте использовались половозрелые самки и самцы сирийского хомяка конвенционального разведения, полученные в возрасте 3 месяцев из питомника лабораторных животных ООО «КролИнфо» (РФ, Московская область). Животные в питомнике содержались при регулярно чередующемся освещении (LD, 12/12) в соответствии с установленными нормативами разведения, выращивания, содержания и кормления лабораторных животных (имеется акт ветеринарно-санитарного обследования, проведенного Государственной ветеринарной службой, подтверждающий соответствие условий содержания животных для поставки в учреждения Министерства здравоохранения РФ, и Российской академией медицинских наук). После транспортировки в Петрозаводск сирийские хомяки были доставлены в виварий Петрозаводского государственного университета. Все животные содержались в течение 3,5 месяцев (до достижения фазы окончания прогрессивного роста массы тела) при стандартном освещении (LD, 12/12) в помещениях вивария площадью 25 м² в индивидуальных клетках размером 42×26×18,5 см при температуре 23 ± 1 °С и влажности в диапазоне от 45 до 55 %, в качестве подстилочного материала использовали древесную стружку. Хомяки получали стандартный готовый лабораторный корм (РФ, ЗАО «Тосненский комбикормовый завод», ГОСТ Р50258-92) и фильтрованную водопроводную воду без ограничений.

После достижения необходимого возраста (6,5 месяца) и самки (n=40), и самцы (n=16) были рандомизированно разделены на две группы: контроль (LD, 12/12) и опыт (NL, снижение продолжительности световой фазы дня от 19:30/4:30 до 12/12, характерное для Республики Карелия в период с 25.06 по 25.09). После адаптации животных (14 дней) к указанным световым условиям каждую группу разделили на две подгруппы: хомяки одной были контрольными и получали плацебо (вода без мелатонина), а животные другой подгруппы получали 5 раз в неделю с питьевой водой в ночное время мелатонин (100 мкг на животное) (LDmel, NLmel). Экспериментальное моделирование фотопериода Севера включало ежедневное изменение световых условий (уменьшение светового дня). Исследование проводили с 25.06.18 (NL, 19:36 ч / 4:24 ч) по 25.09.18 (NL, 12 ч / 12 ч, день осеннего равноденствия). К концу эксперимента фотопериод NL соответствовал LD (по продолжительности и по времени начала светлой фазы суток).

Препарат мелатонин (Sigma-Aldrich, США), растворенный в этаноле, добавляли в питьевую воду в концентрации 10 мг/л, конечная концентрация этанола составляла < 0,01% для всех экспериментальных групп. Свежие растворы готовились два раза в неделю: в вечернее время в клетки устанавливались покрытые алюминиевой фольгой поилки (по 10 мл раствора на животное). В среднем хомяки выпивали около 10–15 мл воды в день, при этом 95% от этого общего суточного количества потреблялось в ночное время, таким образом, используемая дозировка была приблизительно 100 мкг мелатонина в день на животное.

Самок декапитировали после адаптации к световым режимам (подгруппы: LD (12/12) и NL (19:36/4:24)), через один (LD, LDmel, NL (18/6) и NLmel) и три (LD, LDmel, NL (12/12) и NLmel) месяца эксперимента и отбирали образцы крови (по 4 самки в каждой подгруппе). Самцов (n=16) декапитировали только в конце эксперимента (4 подгруппы (LD, LDmel, NL (12/12) и NLmel) по 4 самца в каждой). Мазки крови готовились непосредственно после взятия. Окрашенные по Паппенгейму [Кост, 1975] мазки исследовались при помощи светового микроскопа Axiscore 40 (Carl Zeiss, Германия) и программы анализа изображения «ВидеоТест 4.0» по стандартной методике [Мейер, Харви, 2007]. Производилось определение относительного содержания всех типов лейкоцитов, а также измерение морфометрических параметров лимфоцитов. Определяли площадь клетки, ядра и ядерно-цитоплазматическое отношение.

Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук». Содержание, питание животных, уход за ними и выведение их из эксперимента осуществляли в соответствии с требованиями «Правил проведения работ с использованием экспериментальных животных», а также основываясь на положениях Хельсинкской декларации Всемирной медицинской ассоциации.

Полученные данные обрабатывали общепринятыми статистическими методами, используя пакеты программ MS Excel и Statgraphics 5.0. Для оценки влияния факторов «пол», «световой режим» и «препарат мелатонин» на изученные показатели применяли многофакторный анализ (MANOVA). Сравнение проводили с применением U-критерия Манна – Уитни. Статистически значимыми считали различия при $p < 0,05$.

Результаты и обсуждение

В настоящее время установлено, что сезонные изменения фотопериода оказывают влияние на синтез мелатонина и активность иммунокомпетентных клеток млекопитающих [Xu et al., 2018]. При этом в большинстве работ продемонстрировано, что короткий фотопериод оказывает стимулирующее действие на иммунную функцию [Nelson, 2004; Wen et al., 2007; Walton et al., 2011]. У сирийских хомяков показано увеличение массы лимфоидных органов и усиление цитолитической активности клеток-киллеров при короткой продолжительности светового дня [Brainard et al., 1987; Yellon et al., 1999].

В ходе проведенного нами исследования под влиянием фотопериодических условий Северо-Запада России (летне-осенний период, NL) не было выявлено изменений общего содержания лейкоцитов, но при этом наблюдались перестройки в их составе и морфометрических параметрах. Прежде всего это касается уровня палочкоядерных нейтрофилов, количество которых достоверно снижалось при сокращении освещенности с 19:36 до 18 ч ($p < 0,05$) и в дальнейшем оставалось постоянным. Аналогичное возрастное снижение уровня палочкоядерных нейтрофилов отмечено в группе LD (12 ч свет / 12 ч темнота) через месяц после начала эксперимента (рис. 1). Содержание других типов лейкоцитов крови не изменялось в группе NL по мере снижения уровня освещенности.

Несмотря на существующее мнение об усилении иммунологической защиты при уменьшении продолжительности дня [Walton et al., 2011], в работе на барабинском хомяке (*Cricetulus barabensis* Pallas, 1773) было продемонстрировано снижение общего содержания лейкоцитов и гуморального иммунитета при коротком (зимнем) фотопериоде [Xu, Hu, 2020]. Эти результаты указывают на видоспецифическую реакцию иммунной системы на изменение фотопериодических условий. В нашем исследовании мы не выявили активации иммунных свойств в связи с переходом на зимнее время у сирийского хомяка. По всей видимости, в естественных условиях на перестройку лейкопоза оказывают влияние и другие внешние факторы: температура и доступность пищевых ресурсов [Kuznetsova et al., 2016].

Для оценки влияния силы факторов среды помимо определения состава лейкоцитарной формулы очень информативным является показатель соотношения нейтрофилов и лимфоцитов (Нф/Лф) [Tabuchi et al., 2011]. Зависимость Нф/Лф от возраста, выраженности

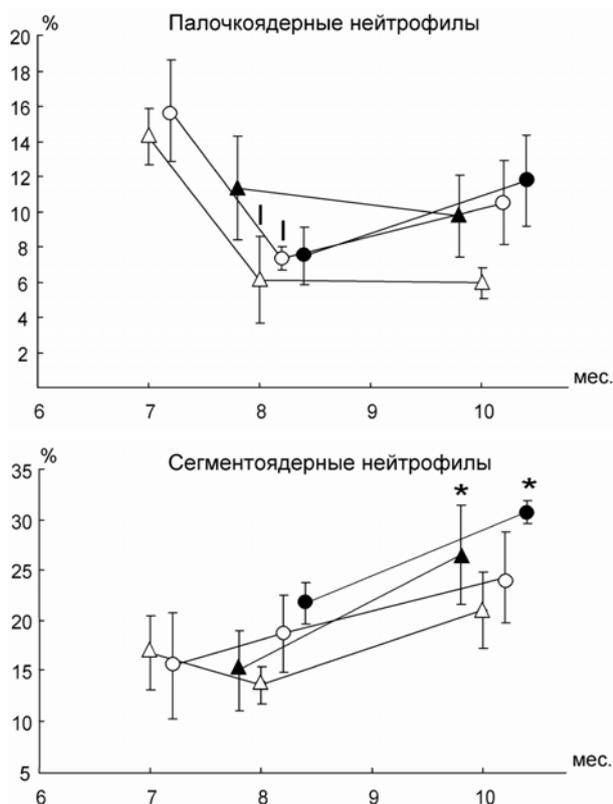


Рис. 1. Влияние различных режимов освещения на относительное содержание различных типов лейкоцитов в периферической крови сирийских хомяков.

Здесь и на рис. 2–4: LD – стандартное регулярно чередующееся освещение «12 ч свет / 12 ч темнота», NL – смоделированные фотопериодические условия Северо-Запада России, LDmel и NLmel – группы животных, которые получали мелатонин в ночное время; * – различия достоверны по сравнению с LD-животными того же возраста ($p < 0,05$). I – различия достоверны по сравнению с показателями 7-месячных животных в аналогичной экспериментальной группе ($p < 0,05$)

Fig. 1. Influence of different photoperiodic conditions on the relative content of different types of leukocytes in the peripheral blood of Syrian hamsters.

Here and in Fig. 2–4: LD – standard regularly alternating illumination “12 h light / 12 h dark”, NL – simulated photoperiodic conditions of the Northwest of Russia, LDmel and NLmel – groups of animals that received melatonin at night; * – differences are significant in comparison with LD animals of the same age ($p < 0.05$). I – the differences are significant in comparison with the indicators of 7-month-old animals in a similar experimental group ($p < 0.05$)

стресс-реакции, а также нарушения циркадной периодичности показана в многочисленных исследованиях [Казначеев и др., 1978; Бородин и др., 1987; Узенбаева и др., 2012]. Данные, полученные на разных видах млекопитающих и в клинических исследованиях на человеке [Greeley et al., 1996; Heaton et al., 2002; Prendergast et al., 2003; Абрашова и др., 2010], демонстрируют, что возрастное увеличение Нф/Лф совпадает

с ослаблением синтезирующей и функциональной способностей тимуса [Greeley et al., 1996]. Однако фотопериод может корректировать эти возрастные особенности у лабораторных крыс [Узенбаева и др., 2012]. У хомяков значимое увеличение соотношения Нф/Лф отмечено в группе NLmel (при сокращении световой фазы дня с добавлением экзогенного мелатонина) (рис. 2), что может служить косвенным доказательством зависимости пролиферативной активности тимуса от уровня освещенности.

В результате проведенного эксперимента показано, что естественный для Северо-Запада России фотопериод лишь незначительно изменял большинство параметров лейкоцитарной формулы. Ранее в длительном эксперименте на крысах (содержавшихся в специфических световых условиях с месячного возраста) также было установлено отсутствие различий в количестве лимфоцитов и сегментоядерных нейтрофилов между NL- и LD-режимами, а наиболее выраженные изменения состава лейкоцитов по сравнению с этими двумя режимами обнаружены при содержании животных в условиях постоянной темноты или освещенности [Узенбаева и др., 2008]. Чувствительность иммунных реакций к смене условий среды, в том числе к фотопериоду, зависит от возраста [Cardinali et al., 2008]. Поддержание количества различных типов лейкоцитов у 7-месячных хомяков на физиологическом уровне в условиях неодинаковой освещенности обеспечивается, по всей видимости, устойчивостью их иммунной системы к световому воздействию.

Механизм иммуностимулирующего действия короткого фотопериода связывают с повышенной секрецией мелатонина, который усиливает иммунные реакции [Carrillo-Vico et al., 2005; Stevenson, Prendergast, 2015]. В нашем эксперименте применение мелатонина достоверно увеличивало содержание нейтрофилов крови у хомяков при самом коротком фотопериоде NLmel по сравнению с животными, не получавшими гормон (NL) (рис. 2). Наши результаты согласуются с ранее полученными данными о зависимости эффектов мелатонина на гемопоэтическую и иммунную функции от светового режима [Wen et al., 2007]. Так, уровень лимфоцитов снижался у хомяков, потреблявших мелатонин и находившихся в условиях сокращения световой фазы суток с 19:36 ч свет / 4:24 ч темнота до 18 ч свет / 6 ч темнота и не изменялся в группе LDmel (рис. 1). В то время как количество нейтрофилов, напротив, возрастало при снижении уровня освещенности и достигало максимальных значений к окончанию эксперимента. Противоположный

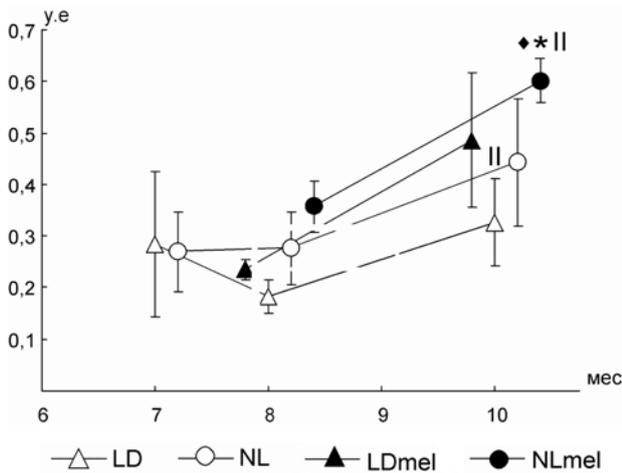


Рис. 2. Влияние различных режимов освещения на соотношение нейтрофилов и лимфоцитов (Нф/Лф) в периферической крови сирийских хомячков.

Здесь и на рис. 3, 4: II – различия достоверны по сравнению с показателями 8-месячных животных в аналогичной экспериментальной группе ($p < 0,05$). ♦ – различия достоверны по сравнению с NL-животными ($p < 0,05$)

Fig. 2. Influence of different lighting modes on the ratio of neutrophils to lymphocytes (Nf / Lf) in the peripheral blood of Syrian hamsters.

Here and in Fig. 3, 4: II – the differences are significant in comparison with the indicators of 8-month-old animals in a similar experimental group ($p < 0.05$). ♦ – differences are significant in comparison with NL-animals ($p < 0.05$)

эффект – снижение уровня содержания нейтрофилов у хомячков под влиянием мелатонина – установлен при регулярно чередующемся освещении (LDmel). Подобный результат применения мелатонина обнаружен и у 12-месячных крыс, для которых характерен достаточно высокий уровень лимфоцитов. Препарат приводил к достоверному снижению их количества [Узенбаева и др., 2012].

Следует отметить, что в ходе эксперимента половые различия исследуемых показателей найдены только для палочкоядерных нейтрофилов (рис. 1). Их значения были достоверно ниже у самцов по сравнению с самками в трех исследуемых группах – LD, LDmel и NL. Ранее у этих же животных [Antonova et al., 2020] было показано, что самцы сирийского хомяка более чувствительны к влиянию фотопериодических условий Северо-Запада России по сравнению с самками. В NL-условиях у них наблюдалось увеличение массы, повышение уровня общего холестерина и мочевины, а также уменьшение активности ферментов (ЛДГ, амилазы и АсАт) в сыворотке крови по сравнению с контрольными животными.

Лимфоциты, как объект исследований, привлекают внимание тем, что помимо контроля антигенного гомеостаза они аккумулируют, хранят и переносят информацию о реализации адаптивных и дезадаптивных процессов в иммунной системе. Известно, что лимфоидная система развивается и функционирует, претерпевая различные формообразовательные процессы – пролиферацию, миграцию и метаболизм – с определенными фазовыми взаимоотношениями на каждом этапе жизненного цикла. Морфофункциональные свойства лимфоцитов довольно лабильны и могут модифицироваться в зависимости от функционального состояния клетки, фазы ее клеточного цикла, возраста, степени дифференцировки и т. д. [Ватазин и др., 2009].

Все больше исследователей применяют морфометрические параметры лимфоцитов для оценки функциональной активности клеток, например, уровня пролиферации и дифференцировки [Давыдкин и др., 2010]. Активация метаболизма в клетке увеличивает размеры ее площади и ядра, которое становится более рыхлым [Новодержкина и др., 1996]. По результатам многофакторного анализа (MANOVA) установлено, что такие факторы, как пол, режим освещения и препарат мелатонин, влияют на площадь лимфоцита и на ядерно-цитоплазматическое соотношение (ЯЦО) (табл.). Так, в начале и через месяц эксперимента, когда разница в продолжительности светового дня была максимальна между группами, NL-самки имели лимфоциты большей площади по сравнению LD-самками. В конце опыта у самок не выявлено влияния светового режима на этот показатель, однако у самцов в NL-режиме размер лимфоцитов был значительно ниже, чем в контрольной группе (рис. 3). Достоверного изменения размеров лимфоцитов у самок в группе NL по мере снижения продолжительности световой фазы суток не найдено (рис. 3). По всей видимости, размерные характеристики клеток зависят не только от уровня освещенности, но и от длительности воздействия меняющихся световых условий.

Уменьшение ЯЦО рассматривают как признак активации лимфоцитов [Ватазин и др., 2009; Давыдкин и др., 2010]. Данный показатель снижался в ходе эксперимента и достигал минимальных значений в группе NL (12/12). Применение мелатонина вызывало схожий эффект, приводя к снижению ЯЦО, таким образом, наименьшие значения данного параметра выявлены у самок и самцов в NLmel (рис. 4). Необходимо отметить, что влияние мелатонина на размеры лимфоцитов зависело не только

Результаты многофакторного анализа (MANOVA) влияния светового режима и мелатонина на морфометрические параметры периферической крови самок и самцов сирийских хомяков

Results of multivariate analysis (MANOVA) of the effect of light and melatonin on the morphometric parameters of the peripheral blood parameters of female and male Syrian hamsters

Возраст (мес.), пол Age (months), sex	Фактор Factor	Площадь клетки Cell area			ЯЦО NCR		
		F	P	η^2	F	P	η^2
7, самки 7, females	A	4,96	0,02	1	56,14	0,000	10,4
8, самки 8, females	A	–	–	–	4,71	0,03	0,49
	Б	–	–	–	–	–	–
	АБ	5,27	0,02	0,54	–	–	–
10, самки 10, females	A	14,09	0,0002	2	48,64	0,000	7,25
	Б	14,78	0,0001	2,17	–	–	–
	АБ	23,93	0	3,52	–	–	–
10, самцы 10, males	A	–	–	–	–	–	–
	Б	–	–	–	–	–	–
	АБ	14,21	0,0002	2,53	–	–	–

Примечание. А – фактор «световой режим Северо-Запада России», Б – фактор «препарат мелатонин», АБ – совместное влияние факторов «световой режим Северо-Запада России» и «препарат мелатонин», F – критерий Фишера, P – уровень значимости, η^2 – степень влияния фактора, «–» – влияние не выявлено.

Note. A – factor “light regime of the Northwest of Russia”, B – factor “melatonin preparation”, AB – combined influence of factors “light regime of the Northwest of Russia” and “melatonin preparation”, F – Fisher’s criterion, P – level significance, η^2 – the degree of influence of the factor, «–» – no influence was revealed.

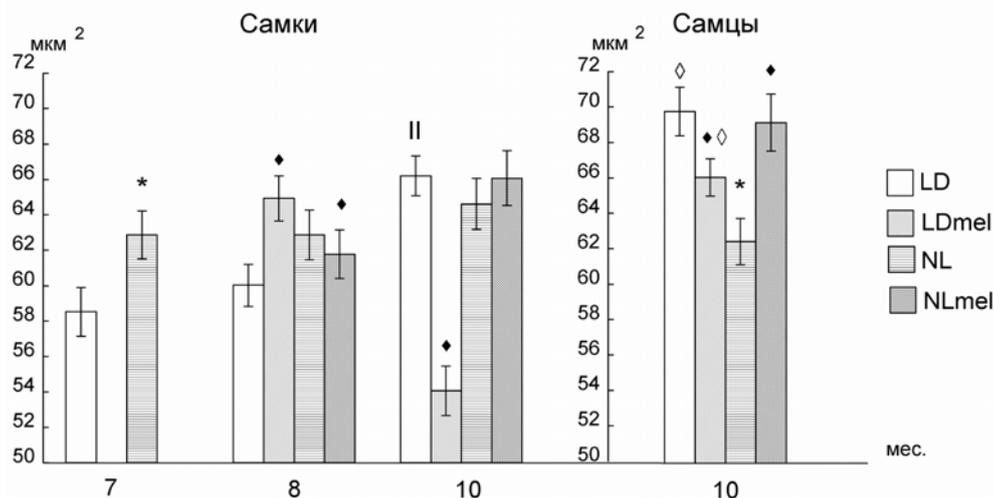


Рис. 3. Влияние различных режимов освещения на площадь лимфоцитов периферической крови самок и самцов сирийских хомяков.

Здесь и на рис. 4: ♦ – различия достоверны между самцами и самками одного возраста из того же светового режима ($p < 0,05$)

Fig. 3. Influence of different photoperiodic conditions on the area of peripheral blood lymphocytes in female and male Syrian hamsters.

Here and in Fig. 4: ♦ – differences between males and females of the same age from the same light regime are significant ($p < 0.05$)

от светового режима, но и от продолжительности приема препарата. Обнаружено, что у LD-самок экзогенный мелатонин увеличивал размеры лимфоцитов через месяц эксперимента, однако к концу опыта данный показатель был минимальным среди всех экспериментальных групп (рис. 3). В NLmel-режиме гормон действовал в другом направлении, увеличивая площадь клетки у самок и самцов в конце опыта. Усиление пролиферативных свойств лимфоцитов под влиянием мелатонина также подтверждается снижением ЯЦО в группах NL и NLmel (рис. 4), что, скорее всего, связано

с сокращением продолжительности светового дня, когда синтез мелатонина усиливается. Это согласуется с ранее опубликованными данными Zhou et al. [2002] на сирийском хомяке и сибирском хомяке (*Phodopus sungorus* Pallas, 1773): содержание их в условиях короткого дня приводило к значительному увеличению количества лимфатических узлов и росту клеточной пролиферации в ответ на стимуляцию конкавалином А (препарат, используемый при изучении иммунной регуляции различных иммунных клеток) по сравнению с животными, содержащимися в условиях длинного светового дня.

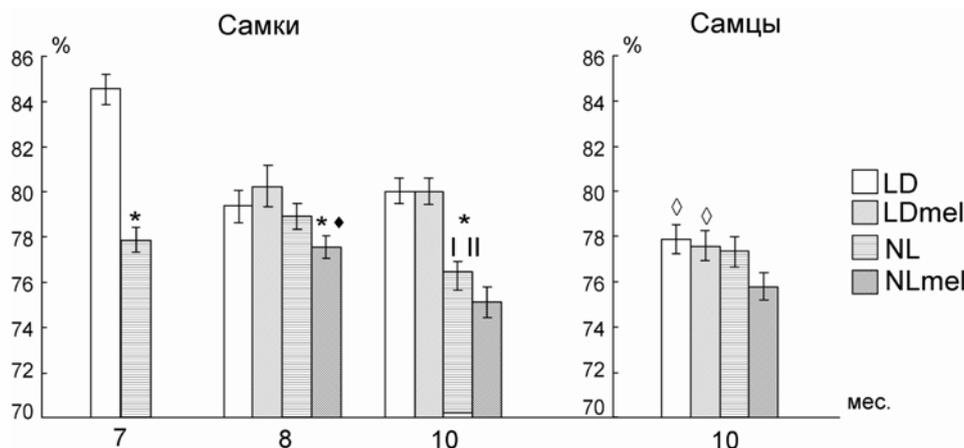


Рис. 4. Влияние различных режимов освещения на ядерно-цитоплазматическое соотношение лимфоцитов периферической крови самок и самцов сирийских хомяков
Fig. 4. Influence of different lighting modes on the nuclear-cytoplasmic ratio of peripheral blood lymphocytes in female and male Syrian hamsters

Таким образом, изучаемые фотопериодические условия и введение экзогенного мелатонина повлияли на содержание некоторых типов лейкоцитов, однако в целом показатели сохранялись на физиологическом уровне. Морфометрический анализ указывает, что снижение продолжительности светового дня, а также введение мелатонина в ряде случаев обладают сходным эффектом и активируют лимфопоэз. Отмечаемые изменения в составе крови могут быть опосредованы влиянием эндокринных желез, в частности тимуса, надпочечников и гонад, которые участвуют в регуляции лейкопоэза и клеточного метаболизма.

Литература

Абрашова Т. В., Соколова А. П., Селезнева А. И., Хуттунен О. Э., Макарова М. Н., Макаров В. Г. Вариабельность биохимических и гематологических показателей у лабораторных крыс в зависимости от ли-

нии и возраста (сообщение I) // Международный вестник ветеринарии. 2010. № 2. С. 55–60.

Анисимов В. Н., Виноградова И. А., Букалев А. В., Попович И. Г., Забежинский М. А., Панченко А. В., Тындык М. Л., Юрова М. Н. Световой десинхронизм и риск злокачественных новообразований у лабораторных животных: состояние проблемы // Вопр. онкологии. 2014. Т. 60, № 2. С. 15–27.

Бородин Ю. И., Григорьев В. Н., Летягин А. Ю. и др. Функциональная морфология иммунной системы. Новосибирск: Наука, 1987. 236 с.

Ватазин А. В., Василенко И. А., Валов А. Л., Метелин В. Б., Круглов Е. Е., Цалман А. Я. Витальная компьютерная морфометрия лимфоцитов в диагностике острого отторжения почечного аллотрансплантата // Вестник трансплантологии и искусственных органов. 2009. Т. 11, № 4. С. 18–25. doi: 10.15825/1995-1191-2009-4-18-25

Давыдкин И. Л., Федорова О. И., Захарова Н. О., Селезнев А. В. Компьютерная морфометрия лимфоцитов периферической крови у больных пневмонией различного возраста // Известия Самарского научного центра РАН. 2010. № 1–7. С. 1737–1741.

Казначеев В. П., Труфакин В. А., Козлов В. А., Шурлыгина А. В., Борукаева Л. А. Суточные колебания клеточного состава периферической крови у мышей разных генотипов // Физиол. журн. СССР. 1978. Т. 64, № 11. С. 1575–1580.

Кост Е. А. Справочник по клиническим лабораторным методам исследования. М.: Медицина, 1975.

Мейер Д., Харви Д. Ветеринарная лабораторная медицина: интерпретация и диагностика / Под ред. Ю. М. Кеда; пер. с англ. Л. А. Певницкого. М.: Софин-он, 2007. 458 с.

Новодержкина Ю. К., Караштин В. В., Морук-ов Б. В. и др. Морфометрические показатели лимфоцитов периферической крови в условиях 120-суточной антиортостатической гипокинезии // Клиническая лабораторная диагностика. 1996. № 1. С. 40–41.

Узенбаева Л. Б., Виноградова И. А., Голубева А. Г., Нюппиева М. Г., Илюха В. А. Влияние мелатонина и эпиталона на состав лейкоцитарной формулы и активность щелочной фосфатазы лейкоцитов крови крыс при разных режимах освещения в онтогенезе // Успехи геронтологии. 2008. Т. 21, № 3. С. 394–401.

Узенбаева Л. Б., Виноградова И. А., Кижина А. Г., Прокопенко О. А., Малкиель А. И., Горанский А. И., Лапински С., Илюха В. А. Влияние мелатонина на соотношение нейтрофилов и лимфоцитов в крови млекопитающих зависит от возраста животных // Успехи геронтологии. 2012. Т. 25, № 3. С. 409–414.

Antonova E. P., Ilyukha V. A., Kalinina S. N. Effect of Northwest Russia's photoperiodic conditions and exogenous melatonin on physiological and biochemical parameters in Syrian hamsters (*Mesocricetus auratus*) // Moscow Univ. Biol. Sci. Bull. 2020. Vol. 75, no. 3. P. 117–124. doi: 10.3103/S0096392520030013.

Brainard G. C., Knobler R. L., Podolin P. L., Lavasa M., Lublin F. D. Neuroimmunology: modulation of the hamster immune system by photoperiod // Life Sci. 1987. Vol. 40, no. 13. P. 1319–1326. doi: 10.1016/0024-3205(87)90589-3

Camp O. G., Bai D., Gonullu D. C., Nayak N., Abu-Soud H. M. Melatonin interferes with COVID-19 at several distinct ROS-related steps // J. Inorg. Biochem. 2021. Vol. 223. P. 111546. doi: 10.1016/j.jinorgbio.2021.111546

Cardinali D. P., Esquifino A. I., Srinivasan V., Pandi-Perumal S. R. Melatonin and the immune system in aging // Neuroimmunomodulation. 2008. Vol. 15, no. 4–6. P. 272–278. doi: 10.1159/000156470

Carrillo-Vico A., Guerrero J. M., Lardone P. J., Reiter R. J. A review of the multiple actions of melatonin on the immune system // Endocrine. 2005. Vol. 27, no. 2. P. 189–200. doi: 10.1385/ENDO:27:2:189

Greeley E. H., Kealy R. D., Ballam J. M., Lawler D. F., Serge M. The influence of age on the canine immune system // Vet. Immunol. Immunopathol. 1996. Vol. 55. P. 1–10. doi: 10.1016/s0165-2427(96) 05563-8

Heaton P. R., Blount D. G., Mann S. J., Devlin P., Koelsch S., Smith B. H. E., Stevenson J., Harper E. J., Rawlings J. M. Assessing age-related changes in peripheral blood leukocyte phenotypes in domestic

shorthaired cats using flow cytometry // J. Nutr. 2002. Vol. 132. P. 1607S–1609S. doi: 10.1093/jn/132.6.1607S

Kuznetsova E. V., Feoktistova N. Y., Naidenko S. V., Surov A. V., Tikhonova N. B. Seasonal changes in blood cells and biochemical parameters in the mongolian hamster (*Allocrietulus curtatus*) // Biol. Bull. 2016. Vol. 43, no. 4. P. 344–349.

Nelson R. J. Seasonal immune function and sickness responses // Trends Immunol. 2004. Vol. 25. P. 187–192. doi: 10.1016/j.it.2004.02.001

Prendergast B. J., Hotchkiss A. K., Nelson R. J. Photoperiodic regulation of circulating leukocytes in juvenile Siberian hamsters: mediation by melatonin and testosterone // J. Biol. Rhythms. 2003. Vol. 18. P. 473–480. doi: 10.1177/0748730403258486

Reiter R. J. The melatonin message: Duration versus coincidence hypotheses // Life Sci. 1987. Vol. 40, no. 22. P. 2119–2131. doi: 10.1016/0024-3205(87)90001-4

Stevenson T. J., Prendergast B. J. Photoperiodic time measurement and seasonal immunological plasticity // Front. Neuroendocrinol. 2015. Vol. 37. P. 76–88. doi: 10.1016/j.yfrne.2014.10.002

Tabuchi T., Shimazaki J., Satani T., Nakachi T., Watanabe Y., Tabuchi T. The perioperative granulocyte/lymphocyte ratio is a clinically relevant marker of surgical stress in patients with colorectal cancer // Cytokine. 2011. Vol. 53. P. 243–248. doi: 10.1016/j.cyto.2010.10.004

Vinogradova I., Anisimov V. Melatonin prevents the development of the metabolic syndrome in male rats exposed to different light/dark regimens // Biogerontology. 2013. No. 14. P. 401–409. doi: 10.1007/s10522-013-9437-4

Walton J. C., Weil Z. M., Nelson R. J. Influence of photoperiod on hormones, behavior, and immune function // Front. Neuroendocrinol. 2011. Vol. 32, no. 3. P. 303–319. doi: 10.1016/j.yfrne.2010.12.003

Wen J. C., Dhabhar F. S., Prendergast B. J. Pineal-dependent and -independent effects of photoperiod on immune function in Siberian hamsters (*Phodopus sungorus*) // Horm. Behav. 2007. Vol. 51, no. 1. P. 31–39. doi: 10.1016/j.yhbeh.2006.08.001

Xu D. L., Hu X. K. Season and sex have different effects on hematology and cytokines in striped hamsters (*Cricetulus barabensis*) // J. Comp. Physiol. B. 2020. Vol. 190, no. 1. P. 87–100. doi: 10.1007/s00360-019-01246-4

Xu X., Liu X., Ma S., Xu Y., Xu Y., Guo X., Li D. Association of melatonin production with seasonal changes, low temperature, and immuno-responses in hamsters // Molecules. 2018. Vol. 23, no. 3. P. 703. doi: 10.3390/molecules23030703

Yellon S. M., Teasley L. A., Fagoaga O. R., Nguyen H. C., Truong H. N., Nehlsen-Cannarella L. Role of photoperiod and the pineal gland in T cell-dependent humoral immune reactivity in the Siberian hamster // J. Pineal Res. 1999. Vol. 27. P. 243–248. doi: 10.1111/j.1600-079x.1999.tb00622.x

Zhou S., Cagampang F. R., Stirland J. A., London A. S., Hopkins S. J. Different photoperiods affect proliferation of lymphocytes but not expression of cellular, humoral, or innate immunity in hamsters // J. Biol. Rhythms. 2002. Vol. 17. P. 392–405. doi: 10.1177/074873002237133

References

- Abrashova T. V., Sokolova A. P., Selezneva A. I., Khuttunen O. E., Makarova M. N., Makarov V. G. Variability of biochemical and hematological parameters in laboratory rats depending on the line and age (report I). *Mezhdunarod. vestnik veterinarii = Int. Bull. Vet. Medicine*. 2010;2:55–60. (In Russ.)
- Anisimov V. N., Vinogradova I. A., Bukalev A. V., Popovich I. G., Zabezinskiy M. A., Panchenko A. V., Tyndyk M. L., Yurova M. N. Light-induced desynchronization and risk of malignant tumors in laboratory animals: state of the problem. *Vopr. onkologii = Problems in Oncology*. 2014;60(2):15–27. (In Russ.)
- Antonova E. P., Ilyukha V. A., Kalinina S. N. Effect of Northwest Russia's photoperiodic conditions and exogenous melatonin on physiological and biochemical parameters in Syrian hamsters (*Mesocricetus auratus*). *Moscow Univ. Biol. Sci. Bull.* 2020;75(3):117–124. doi: 10.3103/S0096392520030013.
- Borodin Yu. I., Grigor'ev V. N., Letyagin A. Yu. et al. Functional morphology of the immune system. Novosibirsk: Nauka; 1987. 236 p. (In Russ.)
- Brainard G. C., Knobler R. L., Podolin P. L., Lavasa M., Lublin F. D. Neuroimmunology: modulation of the hamster immune system by photoperiod. *Life Sci.* 1987;40(13):1319–1326. doi: 10.1016/0024-3205(87)90589-3
- Camp O. G., Bai D., Gonullu D. C., Nayak N., Abu-Soud H. M. Melatonin interferes with COVID-19 at several distinct ROS-related steps. *J. Inorg. Biochem.* 2021;223:111546. doi: 10.1016/j.jinorgbio.2021.111546
- Cardinali D. P., Esquifino A. I., Srinivasan V., Pandi-Perumal S. R. Melatonin and the immune system in aging. *Neuroimmunomodulation*. 2008;15(4-6):272–278. doi: 10.1159/000156470
- Carrillo-Vico A., Guerrero J. M., Lardone P. J., Reiter R. J. A review of the multiple actions of melatonin on the immune system. *Endocrine*. 2005;27(2):189–200. doi: 10.1385/ENDO:27:2:189
- Davydkin I. L., Fedorova O. I., Zakharova N. O., Seleznev A. V. Computer morphometry of peripheral blood lymphocytes in patients of different age with pneumonia. *Izv. Samarskogo nauch. tsentra RAN = Izvestia Samara Sci. Center RAS*. 2010;1–7:1737–1741. (In Russ.)
- Greeley E. H., Kealy R. D., Ballam J. M., Lawler D. F., Serge M. The influence of age on the canine immune system. *Vet. Immunol. Immunopathol.* 1996;55:1–10. doi: 10.1016/s0165-2427(96)05563-8
- Heaton P. R., Blount D. G., Mann S. J., Devlin P., Koelsch S., Smith B. H. E., Stevenson J., Harper E. J., Rawlings J. M. Assessing age-related changes in peripheral blood leukocyte phenotypes in domestic short-haired cats using flow cytometry. *J. Nutr.* 2002;132:1607S–1609S. doi: 10.1093/jn/132.6.1607S
- Kaznacheev V. P., Trufakin V. A., Kozlov V. A., Shurlygina A. V., Borukaeva L. A. The circadian rhythm of cell components in the peripheral blood of mice of different strains. *Fiziol. zhurn. SSSR = Physiol. J. of the USSR*. 1978;64(11):1575–1580. (In Russ.)
- Kost E. A. Clinical laboratory research guide. Moscow: Meditsina; 1975. (In Russ.)
- Kuznetsova E. V., Feoktistova N. Y., Naidenko S. V., Surov A. V., Tikhonova N. B. Seasonal changes in blood cells and biochemical parameters in the mongolian hamster (*Allocricetulus curtatus*). *Biol. Bull.* 2016;43(4):344–349.
- Meier D., Kharvi D. Veterinary laboratory medicine: Interpretation and diagnosis. Moscow: Sofion; 2007. 458 p. (In Russ., transl. from English.)
- Nelson R. J. Seasonal immune function and sickness responses. *Trends Immunol.* 2004;25:187–192. doi: 10.1016/j.it.2004.02.001
- Novoderzhkina Yu. K., Karashtin V. V., Morukov B. V. et al. Morphometric parameters of peripheral blood lymphocytes under conditions of 120-day antiorthostatic hypokinesia. *Klinicheskaya lab. diagnostika = Clinical Lab. Diagnostics*. 1996;1:40–41. (In Russ.)
- Prendergast B. J., Hotchkiss A. K., Nelson R. J. Photoperiodic regulation of circulating leukocytes in juvenile Siberian hamsters: mediation by melatonin and testosterone. *J. Biol. Rhythms*. 2003;18:473–480. doi: 10.1177/0748730403258486
- Reiter R. J. The melatonin message: Duration versus coincidence hypotheses. *Life Sci.* 1987;40(22):2119–2131. doi: 10.1016/0024-3205(87)90001-4
- Stevenson T. J., Prendergast B. J. Photoperiodic time measurement and seasonal immunological plasticity. *Front. Neuroendocrinol.* 2015;37:76–88. doi: 10.1016/j.yfrne.2014.10.002
- Tabuchi T., Shimazaki J., Satani T., Nakachi T., Watanabe Y., Tabuchi T. The perioperative granulocyte/lymphocyte ratio is a clinically relevant marker of surgical stress in patients with colorectal cancer. *Cytokine*. 2011;53:243–248. doi: 10.1016/j.cyto.2010.10.004
- Uzenbaeva L. B., Vinogradova I. A., Golubeva A. G., Nyuppieva M. G., Ilyukha V. A. The influence of melatonin and epithalon on blood leukocyte differential count and leukocyte alkaline phosphatase in rats under different light condition during ontogenesis. *Uspekhi gerontologii = Advances in Gerontology*. 2008;21(3):394–401. (In Russ.)
- Uzenbaeva L. B., Vinogradova I. A., Kizhina A. G., Prokopenko O. A., Malkiel' A. I., Goranskii A. I., Lapinski S., Ilyukha V. A. Influence of melatonin on neutrophil-to-lymphocyte ratio in mammalian blood depending on age of the animal. *Uspekhi gerontologii = Advances in Gerontology*. 2012;25(3):409–414. (In Russ.)
- Vatazin A. V., Vasilenko I. A., Valov A. L., Metelin V. B., Kruglov E. E., Tsalman A. Ya. Vital computer morphometry of lymphocytes in diagnosis of acute renal allograft rejection. *Vestnik transplantologii i iskusstvennykh organov = Russian J. of Transplantology and Artificial Organs*. 2009;11(4):18–25. doi: 10.15825/1995-1191-2009-4-18-25 (In Russ.)
- Vinogradova I., Anisimov V. Melatonin prevents the development of the metabolic syndrome in male rats exposed to different light/dark regimens. *Biogerontology*. 2013;14:401–409. doi: 10.1007/s10522-013-9437-4
- Walton J. C., Weil Z. M., Nelson R. J. Influence of photoperiod on hormones, behavior, and immune function. *Front. Neuroendocrinol.* 2011;32(3):303–319. doi: 10.1016/j.yfrne.2010.12.003
- Wen J. C., Dhabhar F. S., Prendergast B. J. Pineal-dependent and -independent effects of photoperiod on

immune function in Siberian hamsters (*Phodopus sungorus*). *Horm. Behav.* 2007;51(1):31–39. doi: 10.1016/j.yhbeh.2006.08.001

Xu D. L., Hu X. K. Season and sex have different effects on hematology and cytokines in striped hamsters (*Cricetulus barabensis*). *J. Comp. Physiol. B.* 2020;190(1):87–100. doi: 10.1007/s00360-019-01246-4

Xu X., Liu X., Ma S., Xu Y., Xu Y., Guo X., Li D. Association of melatonin production with seasonal changes, low temperature, and immuno-responses in hamsters. *Molecules.* 2018;23(3):703. doi: 10.3390/molecules23030703

Yellon S. M., Teasley L. A., Fagoaga O. R., Nguyen H. C., Truong H. N., Nehlsen-Cannarella L. Role of photoperiod and the pineal gland in T cell-dependent humoral immune reactivity in the Siberian hamster. *J. Pineal Res.* 1999;27:243–248. doi: 10.1111/j.1600-079x.1999.tb00622.x

Zhou S., Cagampang F. R., Stirland J. A., Loudon A. S., Hopkins S. J. Different photoperiods affect proliferation of lymphocytes but not expression of cellular, humoral, or innate immunity in hamsters. *J. Biol. Rhythms.* 2002;17:392–405. doi: 10.1177/074873002237133

Поступила в редакцию / received: 06.10.2021; принята к публикации / accepted: 27.10.2021.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Михеева (Фокина) Влада Олеговна

ведущий биолог

e-mail: vlada.fokina.4545@list.ru

Кижина Александра Геннадьевна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: golubewa81@yandex.ru

Антонова Екатерина Петровна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: antonova88ep@mail.ru

Печорина Эльвира Филипповна

старший биолог

e-mail: Elvi1955@yandex.ru

Илюха Виктор Александрович

д-р биол. наук, директор

e-mail: ilyukha@bio.krc.karelia.ru

CONTRIBUTORS:

Mikheeva (Fokina), Vlada

Leading Biologist

Kizhina, Alexandra

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Antonova, Ekaterina

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Pechorina, Elvira

Senior Biologist

Ilyukha, Victor

Dr. Sci. (Biol.), Director

УДК 571.27:612.422:616–002.2

CD39⁺ TREG-КЛЕТКИ ПРИ РЕВМАТОИДНОМ АРТРИТЕ И ВОСПАЛИТЕЛЬНЫХ ЗАБОЛЕВАНИЯХ КИШЕЧНИКА

П. Н. Семакова^{1*}, Г. А. Жулай¹, А. В. Чуров^{1,2}, Е. К. Олейник¹,
В. М. Олейник¹, И. М. Марусенко³, О. П. Дуданова³

¹ Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»
(ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910),
*k-polina13@mail.ru

² Центр медико-биологических исследований КарНЦ РАН (ул. Пушкинская, 3,
Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910)

³ Петрозаводский государственный университет (пр. Ленина, 33, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910)

Патогенез ревматоидного артрита и воспалительных заболеваний кишечника связан с нарушением иммунологической толерантности. Важная роль в регуляции иммунного ответа отводится регуляторным Т-клеткам (Treg), которые могут препятствовать развитию чрезмерного воспаления. Для реализации своей функции Treg используют различные иммуносупрессорные механизмы, в частности аденозин-опосредованный механизм, связанный с активацией эктонуклеотидазы ENTPD1 (CD39). Целью исследования было изучение содержания CD39⁺ Treg-клеток при ревматоидном артрите и воспалительных заболеваниях кишечника. По нашим данным, при аутоиммунных заболеваниях наблюдается высокая гетерогенность по маркеру CD39. При ревматоидном артрите число самих CD4⁺CD25⁺FOXP3⁺ Treg-клеток находилось на уровне контроля, тогда как доля CD39⁺ клеток была ниже. При воспалительных заболеваниях кишечника, напротив, наблюдалось более низкое содержание CD4⁺CD25⁺FOXP3⁺ Treg-клеток, однако доля CD39⁺ клеток была существенно больше как в сравнении с ревматоидным артритом, так и с контролем. Наряду с этим наблюдалось достоверное увеличение числа активированных Т-хелперов в обеих исследуемых группах по сравнению с контролем. При ревматоидном артрите отмечено повышенное число CD4⁺CD25⁺FOXP3⁺ Т-клеток относительно контроля, в то время как у пациентов с воспалительными заболеваниями кишечника оно было значительно снижено. Предполагаем, что изменение субпопуляционного состава и экспрессии CD39 связаны с патогенезом воспалительных заболеваний, поскольку эти показатели могут быть использованы как маркеры процесса воспаления.

Ключевые слова: регуляторные Т-клетки; Treg; ревматоидный артрит; воспалительные заболевания кишечника; FOXP3

Для цитирования: Семакова П. Н., Жулай Г. А., Чуров А. В., Олейник Е. К., Олейник В. М., Марусенко И. М., Дуданова О. П. CD39⁺ Treg-клетки при ревматоидном артрите и воспалительных заболеваниях кишечника // Труды Карельского научного центра РАН. 2022. № 7. С. 49–56. doi: 10.17076/eb1476

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (тема № 0218-2019-0083 «Изменение транскрипционных программ дифференцировки регуляторных Т-клеток при иммуновоспалительных и онкологических патологиях»).

P. N. Semakova^{1*}, G. A. Zhulai¹, A. V. Churov^{1,2}, E. K. Oleinik¹, V. M. Oleinik¹, I. M. Marusenko³, O. P. Dudanova³. CD39⁺ TREG CELLS IN RHEUMATOID ARTHRITIS AND INFLAMMATORY BOWEL DISEASES

¹ Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *k-polina13@mail.ru

² Centre for Biomedical Research, KarRC RAS (3 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia)

³ Petrozavodsk State University (33 Lenin Ave., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia)

The pathogenesis of rheumatoid arthritis (RA) and inflammatory bowel diseases (IBDs) is associated with impaired immunological tolerance. Regulatory T cells (Tregs) play an important role in the regulation of the immune response and can prevent the development of excessive inflammation. Tregs use various immunosuppressive mechanisms to fulfil their function, in particular the adenosine-mediated mechanism associated with the activation of ectonucleotidase ENTPD1 (CD39). Our aim was to study the content of CD39⁺ Treg cells in RA and IBDs. According to our data, high heterogeneity of the CD39 marker is observed in autoimmune diseases. The frequencies of CD4⁺CD25⁺FOXP3⁺ Treg cells themselves were at the control level in RA, while the proportion of CD39⁺ cells was lower. In IBDs, on the contrary, the content of CD4⁺CD25⁺FOXP3⁺ Treg cells was lower, whereas the proportion of CD39⁺ cells was significantly increased in comparison to both patients with RA and to the healthy control. There was a significant increase in the number of activated T-helpers in both groups of patients compared to the healthy control. The frequency of CD4⁺CD25⁺FOXP3⁺ T cells was higher in RA compared to controls, while in patients with IBDs it was significantly lower. We assume that changes in the subpopulation composition and expression of CD39 are associated with the pathogenesis of inflammatory diseases, since these indicators can be used as markers of the inflammation process.

Keywords: regulatory T cells; Treg; rheumatoid arthritis; inflammatory bowel diseases; FOXP3

For citation: Semakova P. N., Zhulai G. A., Churov A. V., Oleinik E. K., Oleinik V. M., Marusenko I. M., Dudanova O. P. CD39⁺ Treg cells in rheumatoid arthritis and inflammatory bowel diseases. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2022. No. 7. P. 49–56. doi: 10.17076/eb1476

Funding. The studies were funded from the federal budget through state assignment to the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (theme No. 0218-2019-0083 «Alteration of transcriptional programs for differentiation of regulatory T cells in immunoinflammatory and oncological pathologies»).

Введение

Воспаление тесно связано с патогенезом аутоиммунных заболеваний (АИЗ), однако конкретные механизмы, вовлеченные в регуляцию воспаления, остаются малоизученными [Duan et al., 2019]. Среди АИЗ одними из наиболее распространенных являются ревматоидный артрит (РА) и воспалительные заболевания кишечника (ВЗК), которые связаны с высоким уровнем инвалидности и смертности и трудно поддаются терапии, направленной на купирование процессов воспаления. CD4⁺ Т-клетки

являются центральным звеном регуляции воспалительного ответа при РА и ВЗК, поскольку баланс эффекторных и супрессорных популяций CD4⁺ клеток лежит в основе механизма нарушения толерантности к аутоантигенам.

Несмотря на накопившиеся данные об особенностях иммунных нарушений при РА и ВЗК, остаются открытыми вопросы вовлечения минорных популяций лимфоцитов и различных функционально активных молекул, которые играют особую роль в регуляции иммунного ответа и могут рассматриваться как биомаркеры АИЗ. Наибольший интерес представляет

популяция регуляторных CD4⁺ Т-клеток (Treg), которые выполняют важную функцию в поддержании иммунной толерантности на аутоантигенах [Sharabi et al., 2018]. Литературные данные о содержании и функциональной активности Treg-клеток при РА [Moradi et al., 2014; Morita et al., 2016] и ВЗК [Mohammadnia-Afrouzi et al., 2015; Khalili et al., 2018] противоречивы.

Для характеристики фенотипа Treg-клеток применяют различные мембранные и внутриклеточные молекулярные маркеры [Sakaguchi et al., 2020]. Наиболее специфичным маркером Treg-клеток является транскрипционный фактор forkhead box P3 (FOXP3), необходимый для дифференцировки, стабилизации специфического фенотипа и реализации функциональных характеристик Treg-клеток [Huehn, Beyer, 2015]. Фенотип Treg-клеток отличается также высокой конститутивной экспрессией α-цепи рецептора к IL-2 (CD25) [Sakaguchi et al., 2020].

Treg-клетки используют различные механизмы для осуществления своей супрессорной функции. В последние несколько лет все больше внимания уделяется аденозин-опосредованному механизму супрессии, который связан с белком ENTPD1, представляющим собой фермент эктонуклеотидазу, который экспрессируется на Treg-клетках. При участии CD39 Treg обеспечивают превращение АТФ до иммуносупрессорного аденозина [Allard et al., 2017]. Аденозин при связывании со своими рецепторами на клетках способен защищать нормальные ткани от повреждений при развитии воспалительных реакций. В частности, передача сигнала через аденозиновый рецептор A2AR лимфоцитов приводит к снижению эффекторной функции, уменьшению секреции IL-2 и пролиферативной активности CD4⁺ Т-клеток, снижению уровня IFN-γ и IL-4 у Т-хелперов, увеличению экспрессии молекул CTLA-4, PD-1 и CD40L [Antonioli et al., 2013]. При АИЗ уровень экспрессии CD39 на Treg-клетках рассматривается как показатель супрессорной функции [Rissiek et al., 2015]. Исследования, посвященные анализу популяции CD39⁺ Treg-клеток у пациентов с РА и ВЗК, немногочисленны [Gibson et al., 2015; Peres et al., 2018; Cronstein, Aune, 2020].

В настоящее время становится все более очевидным, что CD39 является многообещающей терапевтической мишенью. Увеличение или ингибирование CD39 может препятствовать патофизиологическому процессу заболеваний, особенно воспалению. Поэтому представляется важным изучение клеточных изменений, связанных с аутоиммунными реакциями, для понимания патогенеза заболеваний и разработки эффективных терапевтических подходов не толь-

ко на локальном уровне, в месте повреждения, но и на системном уровне, в периферической крови.

В связи с этим целью данного исследования было изучение содержания субпопуляции Treg-клеток, экспрессирующих эктонуклеотидазу CD39 при РА и ВЗК.

Материалы и методы

Биоматериал для исследования был получен на базе ГБУЗ РК «Республиканская больница им. В. А. Баранова», ЧУЗ «Клиническая больница «РЖД-Медицина» г. Петрозаводск». Проведение научно-исследовательской работы одобрено в Комитете по медицинской этике при ПетрГУ и Министерстве здравоохранения и социального развития Республики Карелия (протокол от 12.02.2013 г. № 25).

В ходе исследования выполнен анализ образцов периферической крови 28 пациентов, среди них 21 пациент (59,38 ± 13,6 года) с диагнозом РА и 7 (43,75 ± 18,1 года) – с диагнозом ВЗК. Группу ВЗК составили пациенты с неспецифическим язвенным колитом (НЯК) (n=5) и болезнью Крона (БК) (n=2). Все пациенты с НЯК и БК были в стадии обострения. Диагноз РА, НЯК и БК устанавливали общепринятыми методами диагностики, с учетом комплекса клинических данных и результатов лабораторных, эндоскопических и гистологических исследований. Все пациенты получали терапию базисными противовоспалительными препаратами: больные РА – метотрексат, сульфасалазин, пациенты с ВЗК – салофальк и сульфасалазин. Контрольную группу составили 20 здоровых доноров (50,29 ± 18,9 года).

Взятие крови проводили из локтевой вены в стандартные вакуумные пробирки объемом 4 мл, содержавшие антикоагулянт. Цельную кровь использовали для анализа лимфоцитов методом многоцветной проточной цитометрии на приборе Cytomics FC500 (Beckman Coulter, США). Для окрашивания клеток применялись моноклональные антитела CD4-PC7, CD25-PC5, CD39-FITC (Beckman Coulter, США), FOXP3-PE (eBioscience, США) и соответствующие изотипические контроли. Внутриклеточное окрашивание антителами к FOXP3 проводили с применением набора реагентов для пермеабиллизации и фиксации клеток (eBioscience, США). Гейт лимфоцитов выделяли по параметрам прямого и бокового светорассеяния, без учета моноцитов, гранулоцитов и дебриса.

Статистическую обработку данных проводили с использованием пакета программ Statistica 6.0. Достоверность различий между

группами рассчитывали по критерию Манна – Уитни при уровне значимости $p < 0,05$. Данные представлены в виде $M \pm SD$. Исследование выполнено на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Результаты и обсуждение

Для анализа относительного содержания $CD39^+$ клеток в общем пуле Т-хелперов при РА и ВЗК исследовали клетки со следующими фенотипами: $CD4^+$ Т-хелперы, $CD4^+CD25^+$ активированные Т-хелперы, $CD4^+CD25^+FOXP3^+$ Трег-клетки. Отмечено, что содержание $CD4^+CD25^+$ активированных Т-хелперов увеличено у пациентов с аутоиммунными нарушениями по сравнению с контролем ($20,87 \pm 4,6\%$ при РА и $22,59 \pm 6,7\%$ при ВЗК против $9,84 \pm 2,3\%$ в контроле; $p < 0,05$). В исследуемых группах с АИЗ наблюдается наиболее высокий процент активированных Т-хелперов, что характерно для воспалительной реакции организма. Результаты оценки числа $CD4^+CD25^+FOXP3^+$ Трег-клеток оказались не столь однозначны. При ВЗК уровень Трег-клеток ($2,18 \pm 0,5\%$) был ниже ($p = 0,002$), чем в контроле ($4,05 \pm 1,09\%$), тогда как при РА ($4,74 \pm 2,3\%$) значимых изменений по сравнению с контролем не обнаружено.

Далее проведен анализ содержания $CD39^+$ клеток. $CD39$ является мембранным маркером лимфоцитов и может служить удобным показателем для оценки количества функционально активных Трег-клеток, поскольку $CD39$ тесно связан с реализацией супрессорных механизмов этих клеток. Результаты анализа экспрессии $CD39$ на $CD4^+$ Т-клетках представлены в таблице. Содержание $CD4^+CD39^+$ Т-клеток в крови пациентов было на уровне контроля. Клетки с фенотипом Трег продуцировали значительно большее количество эктонуклеотидазы, в срав-

нении с активированными Т-хелперами, как у здоровых лиц, так и у пациентов с РА и ВЗК ($p < 0,05$). Были обнаружены достоверные различия в содержании $CD39^+$ Трег-клеток у пациентов в обеих исследуемых группах.

При РА отмечено сниженное количество $CD4^+CD25^+FOXP3^+CD39^+$ Трег-клеток (табл.), в то время как число Трег-клеток с фенотипом $CD4^+CD25^+FOXP3^+$ было на уровне контроля. Это может указывать на нарушение супрессорной функции Трег-клеток. Патогенез РА связан с дисбалансом эффекторных Т-клеток и Трег-клеток. Данные литературы о содержании и функциональной активности Трег-клеток в периферической крови пациентов с РА неоднозначны, что предположительно связано с особенностями терапии, а также с различиями в активности заболевания. Значительные изменения числа Трег-клеток отмечаются как в периферической крови, так и в синовиальной жидкости пациентов с РА. Содержание Трег-клеток в синовиальной жидкости часто коррелирует со снижением их числа в периферической крови, что может быть вызвано активным хомингом периферических Трег в очаги воспаления [Moradi et al., 2014; Morita et al., 2016]. В частности, полученные результаты, возможно, связаны с действием метотрексата (MTX), который является базисным противовоспалительным препаратом для больных РА. По некоторым данным, метотрексат способствует высвобождению во внеклеточное пространство аденозина и АТФ [Cronstein, Aune, 2020]. Peres с соавторами в недавней работе показали, что при РА ответ на MTX может быть связан с уровнем экспрессии $CD39$ на Трег-клетках. У пациентов, резистентных к терапии метотрексатом, отмечен более низкий уровень $CD39^+$ клеток. Низкая экспрессия $CD39$ на Трег-клетках предложена в качестве биомаркера ответа на терапию метотрексатом при РА [Peres et al., 2018].

Содержание $CD39^+$ Т0-клеток в популяциях Т-хелперов и Трег-лимфоцитов при РА и ВЗК (% от $CD4^+$ Т-клеток)
Content of $CD39^+$ T cells in populations of T helpers and Treg lymphocytes in RA and IBDs (% of $CD4^+$ T cells)

Фенотип лимфоцитов Phenotype of lymphocyte	Контроль Control	РА RA	ВЗК IBDs
$CD4^+$	$4,36 \pm 2,2$	$2,77 \pm 1,1$	$4,7 \pm 2,1$
$CD4^+CD25^+$	$10,9 \pm 3,6$	$14,8 \pm 9,6$	$11,85 \pm 7,7$
$CD4^+CD25^+FOXP3^+$	$40,6 \pm 15,5$	$19,01 \pm 4,5^*$	$64,8 \pm 12,1^*$

Примечание. * Различия достоверны по сравнению с контролем, $p < 0,05$.

Note. * Differences compared to the control are significant at $p < 0.05$.

У пациентов с ВЗК, напротив, наблюдалось снижение содержания Трег-клеток, однако уровень CD39⁺ Трег при ВЗК был существенно выше в сравнении как с РА ($p = 0,042$), так и с контролем (табл.). Эти данные согласуются с работами других авторов. Так, Eastaff-Leung с соавторами показали, что в периферической крови пациентов с активной ВЗК отмечается снижение количества CD4⁺CD25^{hi}FOXP3⁺ Т-клеток [Eastaff-Leung et al., 2010]. В то же время в другом исследовании Guidi с соавторами [2013] сообщили об отсутствии различий в содержании Трег-клеток между пациентами с ВЗК и здоровыми лицами из контрольной группы. Полученные результаты свидетельствуют о том, что у больных ВЗК происходит смещение баланса между аутореактивными CD4⁺ Т-хелперами и Трег-клетками, что отражает нарушение механизмов супрессии патологических аутоиммунных реакций. Несмотря на количественный недостаток Трег, они продуцировали существенно высокий уровень эктонуклеотидазы CD39. В литературе отмечается, что это также может быть связано с фармакологическим лечением у пациентов с ВЗК, реагирующих на терапию [Gibson et al., 2015]. Показано, что функция Трег при воспалениях кишечника может быть сохранена, но Т-эффекторы устойчивы к их супрессии из-за нарушения сигнального пути TGFβ. Механизмы регуляции воспалительного ответа в кишечнике и баланс между Трег и другими популяциями лимфоцитов являются сравнительно более сложными, чем при некоторых других аутоиммунных заболеваниях, так как в эти процессы вовлечена интестинальная микробиота [Monteleone et al., 2001; Agus et al., 2018].

Интересные данные получены относительно субпопуляции CD4⁺CD25⁺FOXP3⁺ Т-клеток, которые в настоящее время рассматриваются в качестве отдельной популяции клеток-супрессоров [Bonelli et al., 2009; Yin et al., 2018]. При РА отмечено повышенное содержание CD4⁺CD25⁺FOXP3⁺ Т-клеток ($1,23 \pm 0,5\%$, $p = 0,001$) по сравнению с контролем ($0,65 \pm 0,2\%$), в то время как у пациентов с ВЗК было значительно снижено число этих клеток ($0,33 \pm 0,1\%$, $p = 0,01$). В настоящее время происхождение и функциональное значение этой субпопуляции лимфоцитов вызывает активные дискуссии. Впервые эту субпопуляцию обнаружили у пациентов с системной красной волчанкой (СКВ) [Bonelli et al., 2009], и долгое время эта субпопуляция считалась характерной только для больных с данным заболеванием. Bonelli с соавторами [2009], сравнивая содержание CD4⁺CD25⁺FOXP3⁺ клеток при различных ревматических заболеваниях, обнаружили, что их содержание увеличивается

только у пациентов с СКВ, и было предложено использовать их в качестве биомаркера активности заболевания и вовлечения органов в СКВ [Bonelli et al., 2009].

Напротив, Vanesa de Paz с соавторами [2012] наблюдали, что доля клеток CD25^{lo} среди FOXP3⁺CD4⁺ Т-клеток выше у пациентов с РА, чем в контрольной группе, что согласуется с нашими наблюдениями [Vanesa de Paz et al., 2012]. Было показано, что большинство клеток CD25^{lo}FOXP3⁺, выделенных из синовиальной жидкости пациентов с ювенильным идиопатическим артритом, имеют деметилированный TSDR (Трег-специфическая деметилированная область) гена FOXP3. Это позволяет предположить, что данная субпопуляция может проявлять высокую супрессорную активность в очагах воспаления при некоторых аутоиммунных заболеваниях [Bending et al., 2014]. Хотя механизмы пластичности Трег еще предстоит прояснить, эти результаты указывают на потенциальную роль CD4⁺CD25⁺FOXP3⁺ Т-клеток как резервного пула клеток-супрессоров. Кроме того, наши данные отчасти отражают фундаментальные различия патогенеза системных (РА) и органоспецифических аутоиммунных заболеваний (ВЗК).

Заключение

Баланс про- и противовоспалительных субпопуляций Т-клеток имеет ключевое значение для патогенеза аутоиммунных заболеваний. Наши данные, наряду с данными литературы, свидетельствуют о важной роли клеток с высокой экспрессией CD39 при АИЗ. При АИЗ наблюдается высокая гетерогенность Трег-клеток по маркеру CD39, что отражает различный уровень функциональной активности Трег при РА и ВЗК. Необходимо дальнейшее исследование механизмов, влияющих на аденозиновый путь иммунной супрессии и включающих активацию ключевых клеточных популяций, в особенности Трег.

Литература

- Agus A., Planchais J., Sokol H. Gut microbiota regulation of tryptophan metabolism in health and disease // *Cell Host Microbe*. 2018. Vol. 23, no. 6. P. 716–724. doi: 10.1016/j.chom.2018.05.003
- Allard B., Longhi M. S., Robson S. C., Stagg J. The ectonucleotidases CD39 and CD73: Novel checkpoint inhibitor targets // *Immunol. Rev.* 2017. Vol. 276, no. 1. P. 121–144. doi: 10.1111/imr.12528
- Antonoli L., Blandizzi C., Pacher P., Haskó G. Immunity, inflammation and cancer: a leading role for adenosine // *Nat. Rev. Cancer*. 2013. Vol. 13, no. 12. P. 842–857. doi: 10.1038/nrc3613

Banesa de Paz, Catuxa P., Mercedes A.-L., Francisco J. B.-G., Javier R.-C., Patricia L., Ana S. Effects of glucocorticoid treatment on CD25⁺FOXP3⁺ population and cytokine-producing cells in rheumatoid arthritis // *Rheumatology*. 2012. Vol. 51, no. 7. P. 1198–1207. doi: 10.1093/rheumatology/kes039

Bending D., Pesenacker A. M., Ursu S., Wu Q., Lom H., Thirugnanabalan B., Wedderburn L. R. Hypomethylation at the regulatory T cell-specific demethylated region in CD25^{hi} T cells is decoupled from FOXP3 expression at the inflamed site in childhood arthritis // *J. Immunol.* 2014. Vol. 193, no. 6. P. 2699–2708. doi: 10.4049/jimmunol.1400599

Bonelli M., Savitskaya A., Steiner C. W., Rath E., Smolen J. S., Scheinecker C. Phenotypic and functional analysis of CD4⁺ CD25⁺ Foxp3⁺ T cells in patients with systemic lupus erythematosus // *J. Immunol.* 2009. Vol. 182, no. 3. P. 1689–1695. doi: 10.4049/jimmunol.182.3.1689

Cronstein B. N., Aune T. M. Methotrexate and its mechanisms of action in inflammatory arthritis // *Nat. Rev. Rheumatol.* 2020. Vol. 16, no. 3. P. 145–154. doi: 10.1038/s41584-020-0373-9

Duan L., Rao X., Sigdel K. R. Regulation of inflammation in autoimmune disease // *J. Immunol. Res.* 2019. Vol. 2019. P. 1–2. doi: 10.1155/2019/7403796

Eastaff-Leung N., Mabarrack N., Barbour A., Cummins A., Barry S. Foxp3⁺ regulatory T cells, Th17 effector cells, and cytokine environment in inflammatory bowel disease // *J. Clin. Immunol.* 2010. Vol. 30, no. 1. P. 80–89. doi: 10.1007/s10875-009-9345-1

Gibson D. J., Elliott L., McDermott E., Tosetto M., Keegan D., Byrne K., Martin S. T., Rispens T., Cullen G., Mulcahy H. E., Cheifetz A. S., Moss A. C., Robson S. C., Doherty G. A., Ryan E. J. Heightened expression of CD39 by regulatory T lymphocytes is associated with therapeutic remission in inflammatory bowel disease // *Inflamm. Bowel. Dis.* 2015. Vol. 21, no. 12. P. 2806–2814. doi: 10.1097/MIB.000000000000056

Guidi L., Felice C., Procoli A., Bonanno G., Martinelli E., Marzo M., Mocchi G., Pugliese D., Andrisani G., Danese S., De Vitis I., Papa A., Armuzzi A., Rutella S. FOXP3⁺ T regulatory cell modifications in inflammatory bowel disease patients treated with anti-TNF α agents // *Biomed. Res. Int.* 2013. Vol. 2013. P. 1–10. doi: 10.1155/2013/286368

Huehn J., Beyer M. Epigenetic and transcriptional control of Foxp3⁺ regulatory T cells // *Semin. Immunol.* 2015. Vol. 27, no. 1. P. 10–18. doi: 10.1016/j.smim.2015.02.002

Khalili A., Ebrahimpour S., Maleki I., Abediankenari S., Afrouzi M. M. CD4⁺CD25⁺CD127^{low}FoxP3⁺ regulatory T cells in Crohn's disease // *Rom. J. Intern. Med.* 2018. Vol. 56, no. 3. P. 158–166. doi: 10.2478/rjim-2018-0006

Mohammadnia-Afrouzi M., Zavaran H. A., Khalili A., Abediankenari S., Hosseini V., Maleki I. Decrease of CD4⁺ CD25⁺ CD127^{low} FoxP3⁺ regulatory T cells with impaired suppressive function in untreated ulcerative colitis patients // *Autoimmunity*. 2015. Vol. 48, no. 8. P. 556–561. doi: 10.3109/08916934.2015.1070835

Monteleone G., Kumberova A., Croft N. M., McKenzie C., Steer H. W., MacDonald T. T. Blocking Smad7 restores TGF- β 1 signaling in chronic inflammatory bowel disease // *J. Clin. Invest.* 2001. Vol. 108, no. 4. P. 601–609. doi: 10.1172/JCI12821

Moradi B., Schnatzer P., Hagmann S., Rosshirt N., Gotterbarm T., Kretzer J. P., Thomsen M., Lorenz H. M., Zeifang F., Tretter T. CD4⁺CD25^{+/high}CD127^{low/-} regulatory T cells are enriched in rheumatoid arthritis and osteoarthritis joints-analysis of frequency and phenotype in synovial membrane, synovial fluid and peripheral blood // *Arthritis Res. Ther.* 2014. Vol. 16, no. R97. P. 1–13. doi: 10.1186/ar4545

Morita T., Shima Y., Wing J. B., Sakaguchi S., Ogata A., Kumanogoh A. The proportion of regulatory T cells in patients with rheumatoid arthritis: A meta-analysis // *PLoS One*. 2016. Vol. 11, no. 9. P. 1–17. doi: 10.1371/journal.pone.0162306

Peres R. S., Donate P. B., Talbot J., Cecilio N. T., Lobo P. R., Machado C. C., Lima K. W. A., Oliveira R. D., Carregaro V., Nakaya H. I., Cunha T. M., Alves-Filho J. C., Liew F. Y., Louzada-Junior P., Cunha F. Q. TGF- β signalling defect is linked to low CD39 expression on regulatory T cells and methotrexate resistance in rheumatoid arthritis // *J. Autoimmun.* 2018. Vol. 90. P. 49–58. doi: 10.1016/j.jaut.2018.01.004

Rissiek A., Baumann I., Cuapio A., Mautner A., Kolster M., Arck P. C., Dodge-Khatami A., Mittrücker H. W., Koch-Nolte F., Haag F., Tolosa E. The expression of CD39 on regulatory T cells is genetically driven and further upregulated at sites of inflammation // *J. Autoimmun.* 2015. Vol. 58. P. 12–20. doi: 10.1016/j.jaut.2014.12.007

Sakaguchi S., Mikami N., Wing J. B., Tanaka A., Ichiyama K., Ohkura N. Regulatory T cells and human disease // *Annu. Rev. Immunol.* 2020. Vol. 38. P. 541–566.

Sharabi A., Tsokos M. G., Ding Y., Thomas R., Klatzmann D., Tsokos G. C. Regulatory T cells in the treatment of disease // *Nat. Rev. Drug Discov.* 2018. No. 17. P. 823–844. doi: 10.1038/nrd.2018.148

Yin Z. J., Ju B. M., Zhu L., Hu N., Luo J., He M., Feng X. Y., Lv X. H., Pu D., He L. Increased CD4⁺CD25⁺Foxp3⁺T cells in Chinese systemic lupus erythematosus: correlate with disease activity and organ involvement // *Lupus*. 2018. Vol. 27, no. 13. P. 2057–2068. doi: 10.1177/0961203318804881

References

Agus A., Planchais J., Sokol H. Gut microbiota regulation of tryptophan metabolism in health and disease. *Cell Host Microbe*. 2018;23(6):716–724. doi: 10.1016/j.chom.2018.05.003

Allard B., Longhi M. S., Robson S. C., Stagg J. The ectonucleotidases CD39 and CD73: Novel checkpoint inhibitor targets. *Immunol. Rev.* 2017;276(1):121–144. doi: 10.1111/imr.12528

Antonioni L., Blandizzi C., Pacher P., Haskó G. Immunity, inflammation and cancer: a leading role for adenosine. *Nat. Rev. Cancer*. 2013;13(12):842–857. doi: 10.1038/nrc3613

Banesa de Paz, Catuxa P., Mercedes A.-L., Francisco J. B.-G., Javier R.-C., Patricia L., Ana S. Effects of glucocorticoid treatment on CD25⁺FOXP3⁺ population and cytokine-producing cells in rheumatoid arthritis. *Rheumatology*. 2012;51(7):1198–1207. doi: 10.1093/rheumatology/kes039

Bending D., Pesenacker A. M., Ursu S., Wu Q., Lom H., Thirugnanabalan B., Wedderburn L. R. Hypomethylation at the regulatory T cell-specific demethylated region in CD25^{hi} T cells is decoupled from FOXP3 expression at the inflamed site in childhood arthritis. *J. Immunol.* 2014;193(6):2699–2708. doi: 10.4049/jimmunol.1400599

Bonelli M., Savitskaya A., Steiner C. W., Rath E., Smolen J. S., Scheinecker C. Phenotypic and functional analysis of CD4⁺ CD25⁺ Foxp3⁺ T cells in patients with systemic lupus erythematosus. *J. Immunol.* 2009;182(3):1689–1695. doi: 10.4049/jimmunol.182.3.1689

Cronstein B. N., Aune T. M. Methotrexate and its mechanisms of action in inflammatory arthritis. *Nat. Rev. Rheumatol.* 2020;16(3):145–154. doi: 10.1038/s41584-020-0373-9

Duan L., Rao X., Sigdel K. R. Regulation of inflammation in autoimmune disease. *J. Immunol. Res.* 2019;2019:1–2. doi: 10.1155/2019/7403796.

Eastaff-Leung N., Mabarrack N., Barbour A., Cummins A., Barry S. Foxp3⁺ regulatory T cells, Th17 effector cells, and cytokine environment in inflammatory bowel disease. *J. Clin. Immunol.* 2010;30(1):80–89. doi: 10.1007/s10875-009-9345-1

Gibson D. J., Elliott L., McDermott E., Tosetto M., Keegan D., Byrne K., Martin S. T., Rispen S. T., Cullen G., Mulcahy H. E., Cheifetz A. S., Moss A. C., Robson S. C., Doherty G. A., Ryan E. J. Heightened expression of CD39 by regulatory T lymphocytes is associated with therapeutic remission in inflammatory bowel disease. *Inflamm. Bowel. Dis.* 2015;21(12):2806–2814. doi: 10.1097/MIB.000000000000056

Guidi L., Felice C., Procoli A., Bonanno G., Martinielli E., Marzo M., Mocchi G., Pugliese D., Andrisani G., Danese S., De Vitis I., Papa A., Armuzzi A., Rutella S. FOXP3⁺ T regulatory cell modifications in inflammatory bowel disease patients treated with anti-TNF α agents. *Biomed. Res. Int.* 2013;2013:1–10. doi: 10.1155/2013/286368

Huehn J., Beyer M. Epigenetic and transcriptional control of Foxp3⁺ regulatory T cells. *Semin. Immunol.* 2015;27(1):10–18. doi: 10.1016/j.smim.2015.02.002

Khalili A., Ebrahimpour S., Maleki I., Abediankenari S., Afrouzi M. M. CD4⁺CD25⁺CD127^{low}FoxP3⁺ regulatory T cells in Crohn's disease. *Rom. J. Intern. Med.* 2018;56(3):158–166. doi: 10.2478/rjim-2018-0006

Mohammadnia-Afrouzi M., Zavaran H. A., Khalili A., Abediankenari S., Hosseini V., Maleki I. Decrease of

CD4⁺ CD25⁺ CD127^{low} FoxP3⁺ regulatory T cells with impaired suppressive function in untreated ulcerative colitis patients. *Autoimmunity.* 2015;48(8):556–561. doi: 10.3109/08916934.2015.1070835

Monteleone G., Kumberova A., Croft N. M., McKenzie C., Steer H. W., MacDonald T. T. Blocking Smad7 restores TGF-beta1 signaling in chronic inflammatory bowel disease. *J. Clin. Invest.* 2001;108(4):601–609. doi: 10.1172/JCI12821

Moradi B., Schnatzer P., Hagmann S., Rosshirt N., Gotterbarm T., Kretzer J. P., Thomsen M., Lorenz H. M., Zeifang F., Tretter T. CD4⁺CD25⁺/high/CD127^{low}/ regulatory T cells are enriched in rheumatoid arthritis and osteoarthritis joints-analysis of frequency and phenotype in synovial membrane, synovial fluid and peripheral blood. *Arthritis Res. Ther.* 2014;16(R97):1–13. doi: 10.1186/ar4545

Morita T., Shima Y., Wing J. B., Sakaguchi S., Ogata A., Kumanogoh A. The proportion of regulatory T cells in patients with rheumatoid arthritis: A meta-analysis. *PLoS ONE.* 2016;11(9):1–17. doi: 10.1371/journal.pone.0162306

Peres R. S., Donate P. B., Talbot J., Cecilio N. T., Lobo P. R., Machado C. C., Lima K. W. A., Oliveira R. D., Carregaro V., Nakaya H. I., Cunha T. M., Alves-Filho J. C., Liew F. Y., Louzada-Junior P., Cunha F. Q. TGF- β signaling defect is linked to low CD39 expression on regulatory T cells and methotrexate resistance in rheumatoid arthritis. *J. Autoimmun.* 2018;90:49–58. doi: 10.1016/j.jaut.2018.01.004

Rissiek A., Baumann I., Cuapio A., Mautner A., Kolster M., Arck P. C., Dodge-Khatami A., Mittrücker H. W., Koch-Nolte F., Haag F., Tolosa E. The expression of CD39 on regulatory T cells is genetically driven and further upregulated at sites of inflammation. *J. Autoimmun.* 2015;58:12–20. doi: 10.1016/j.jaut.2014.12.007

Sakaguchi S., Mikami N., Wing J. B., Tanaka A., Ichiyama K., Ohkura N. Regulatory T cells and human disease. *Annu. Rev. Immunol.* 2020;38:541–566.

Sharabi A., Tsokos M. G., Ding Y., Thomas R., Klatzmann D., Tsokos G. C. Regulatory T cells in the treatment of disease. *Nat. Rev. Drug Discov.* 2018;17:823–844. doi: 10.1038/nrd.2018.148

Yin Z. J., Ju B. M., Zhu L., Hu N., Luo J., He M., Feng X. Y., Lv X. H., Pu D., He L. Increased CD4⁺CD25⁺Foxp3⁺ T cells in Chinese systemic lupus erythematosus: correlate with disease activity and organ involvement. *Lupus.* 2018;27(13):2057–2068. doi: 10.1177/0961203318804881

Поступила в редакцию / received: 09.08.2021; принята к публикации / accepted: 18.10.2021.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Семакова Полина Николаевна

младший научный сотрудник группы иммунологии

e-mail: k-polina13@mail.ru

Жулай Галина Анатольевна

канд. биол. наук, научный сотрудник группы иммунологии

e-mail: zhgali-111@yandex.ru

CONTRIBUTORS:

Semakova, Polina

Junior Researcher

Zhulai, Galina

Cand. Sci. (Biol.), Researcher

Чуров Алексей Викторович

канд. биол. наук, старший научный сотрудник группы иммунологии

e-mail: achurou@yandex.ru

Олейник Евгения Константиновна

д-р биол. наук, главный научный сотрудник, руководитель группы иммунологии, доцент

e-mail: ole@krc.karelia.ru

Олейник Виктор Михайлович

д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник группы иммунологии

e-mail: scigraph@yandex.ru

Марусенко Ирина Михайловна

д-р мед. наук, профессор кафедры госпитальной терапии медицинского института

e-mail: imarusenko@yandex.ru

Дуданова Ольга Петровна

д-р мед. наук, профессор, заведующая кафедрой пропедевтики внутренних болезней и гигиены медицинского института

e-mail: odudanova@gmail.com

Churov, Aleksey

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Oleinik, Evgeniia

Dr. Sci. (Biol.), Chief Researcher, Immunology Group Leader, Associate Professor

Oleinik, Viktor

Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher

Marusenko, Irina

Dr. Sci. (Med.), Professor

Dudanova, Olga

Dr. Sci. (Med.), Professor, Department Chair

УДК 577.125.8

ПОКАЗАТЕЛИ АРТЕРИАЛЬНОЙ ЖЕСТКОСТИ НОСИТЕЛЕЙ РАЗНЫХ АЛЛЕЛЬНЫХ ВАРИАЦИЙ ГЕНА *NOS2* ПРИ АРТЕРИАЛЬНОЙ ГИПЕРТЕНЗИИ

Л. В. Топчиева^{1*}, В. А. Корнева², И. В. Курбатова¹

¹Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»
(ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910),
*topchieva67@mail.ru

²Петрозаводский государственный университет (пр. Ленина, 33, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910)

Оценивали показатели артериальной жесткости (время распространения отраженной волны (RWTT), скорость распространения пульсовой волны в аорте (СРПВ), индекс ригидности артерий (ASI), индекс аугментации (AIx)) у здоровых людей и пациентов с артериальной гипертензией, имеющих разные аллельные варианты гена *NOS2* (rs1730017 (C>T), rs1800482 (G>C)). Обследованы здоровые индивиды (64 человека (28 мужчин и 36 женщин), возраст $38,58 \pm 2,19$) и пациенты с АГ (I-II стадии) (36 человек (20 мужчин и 16 женщин), возраст $38,04 \pm 1,20$). В группе пациентов с АГ выявлено более низкое значение ASI у носителей аллеля T по rs1730017, чем у лиц с генотипом CC ($p = 0,036$). У гипертоников значения AIx среднесуточный, AIx дневной у лиц с генотипами GG оказались выше, чем у носителей генотипов GC+CC по rs1800482 (G>C) ($p = 0,049$, $p = 0,017$ соответственно). В группе здоровых людей обнаружено значимое повышение показателя AIx дневной у носителей аллеля C по rs1800482 ($p = 0,048$). Носительство аллеля T по rs1730017, для которого ранее показан протективный эффект в отношении развития АГ, обуславливает более низкие значения индекса ригидности артерий у больных данным заболеванием. Наличие в генотипе здоровых и больных людей аллеля C по rs1800482, ассоциированного с повышенным риском формирования АГ, вероятно, является одной из причин увеличения показателя артериальной жесткости AIx.

Ключевые слова: артериальная гипертензия; артериальная жесткость; оксид азота; аллельный полиморфизм; ген *NOS2*.

Для цитирования: Топчиева Л. В., Корнева В. А., Курбатова И. В. Показатели артериальной жесткости носителей разных аллельных вариаций гена *NOS2* при артериальной гипертензии // Труды Карельского научного центра РАН. 2022. № 7. С. 57–66. doi: 10.17076/eb1638

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (тема FMEN-2022-0009, № г.р. 122031100064-4).

L. V. Topchieva^{1*}, V. A. Korneva², I. V. Kurbatova¹. ARTERIAL STIFFNESS INDICATORS IN ARTERIAL HYPERTENSION PATIENTS CARRYING DIFFERENT NOS2 GENE ALLELIC VARIATIONS

¹Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *topchieva67@mail.ru
²Petrozavodsk State University (33 Lenin Ave., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia)

Arterial stiffness indicators (reflected wave propagation time (RWTT), aortic pulse wave velocity (PWV), arterial stiffness index (ASI), augmentation index (Alx)) were assessed in healthy people and patients with arterial hypertension carrying different allelic variants of the NOS2 gene (rs1730017 (C>T), rs1800482 (G>C)). We examined healthy individuals (64 persons, age 38.58 ± 2.19 years, 28 men and 36 women) and patients with AH (stage I-II) (36 persons, age 38.04 ± 1.20 years, 20 men and 16 women). In the group of patients with AH, differences were revealed in ASI values between carriers of the T allele and CC genotype of rs1730017 (p = 0.036) and daily average Alx, Alx values in individuals with GG and GC + CC genotypes of rs1800482 (G>C) (p = 0.049, p = 0.017, respectively). In the group of healthy people, a significant increase in daily Alx was found in carriers of the C allele at rs1800482 (p = 0.048). Carriage of the T allele by rs1730017, for which a protective effect on the development of AH has been previously shown, causes lower values of the arterial stiffness index in patients with this disease. The presence of the C allele at rs1800482 in the genotype of healthy and sick people, associated with an increased risk of hypertension, is probably one of the reasons for the increase in Alx as one of the indicators of arterial stiffness.

Keywords: arterial hypertension; arterial stiffness; nitric oxide; allelic polymorphism; NOS2 gene

For citation: Topchieva L. V., Korneva V. A., Kurbatova I. V. Arterial stiffness indicators in arterial hypertension patients carrying different NOS2 gene allelic variations. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2022. No. 7. P. 57–66. doi: 10.17076/eb1638

Funding. The studies were funded from the federal budget through state assignment to the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (FMEN-2022-0009, No. 122031100064-4).

Введение

Изменение морфофункционального состояния сосудов является основным патогенетическим механизмом заболеваний сердечно-сосудистой системы, в том числе и артериальной гипертензии (АГ). Оно включает в себя увеличение жесткости стенок артерий, гипертрофирование гладкомышечных клеток (ГМК) и снижение их тонуса, сужение внутреннего и увеличение наружного диаметра сосудов, кальцификацию их стенок, дисфункцию эндотелия [Zieman et al., 2005; Назарова, Назарова, 2012]. Увеличение напряжения сдвига на эндотелии, повышение циркулирующих медиаторов воспаления и продуктов окислительного стресса являются наиболее значимыми факторами, влияющими на функциональную активность эндотелиальных и гладкомышечных клеток сосудов [Shirwany, Zou, 2010; Mozos et al., 2017]. При патологиях сердечно-сосудистой системы наблюдается дедифференцировка ГМК, сопровождающаяся снижением содержания в них

сократительных белков (альфа-актина гладких мышц и тяжелой цепи миозина), усилением деградации эластина и синтеза неструктурированного коллагена внеклеточного матрикса (ВМ) за счет изменения активности матриксных металлопротеаз (ММП) [Shirwany, Zou, 2010]. Ремоделирование ВМ является одной из основных причин повышения артериальной жесткости и эндотелиальной дисфункции (ЭД) [Shirwany, Zou, 2010], маркерами которой являются увеличение содержания на поверхности клеток эндотелия молекул клеточной адгезии и нарушение продукции оксида азота. В условиях воспаления, которое сопровождает АГ, усиленная выработка последнего за счет активности индуцибельной синтазы оксида азота (NOS2) приводит к возрастанию в плазме крови концентрации активных форм азота (АФА), в частности пероксинитрита [Habib, Ali, 2011]. АФА могут индуцировать процессы ремоделирования внеклеточного матрикса сосудов и повышения жесткости их стенок [Ding et al., 2019]. Таким образом, уровень NO при АГ может вы-

ступать в качестве динамического регулятора жесткости артерий.

Как оказалось, в регуляцию продукции оксида азота при АГ и в патогенез ЭД вовлечен аллельный полиморфизм гена *NOS2* [Топчиева и др., 2019]. Так, уровень метаболитов оксида азота в плазме крови здоровых индивидов и больных АГ может быть связан с наличием однонуклеотидных замен в промоторной области гена (-954 G>C) (rs1800482) и 7 экзоне rs1730017 (C>T). Вопрос о том, влияет ли носительство этих аллельных вариантов на показатели артериальной жесткости при АГ, остается открытым. Ранее другими авторами показано вовлечение аллельных вариаций гена эндотелиальной синтазы оксида азота *NOS3* в регуляцию артериальной жесткости [Mitchell et al., 2007; Seidlerová et al., 2015]. Данных литературы относительно влияния аллельного полиморфизма гена *NOS2* на жесткость сосудов мы не обнаружили. В связи с этим проанализированы показатели артериальной жесткости у больных АГ (I-II стадии) и здоровых индивидов в зависимости от носительства аллельных вариаций гена *NOS2* (rs1730017 (C>T) и rs1800482 (G>C)).

Материалы и методы

Для оценки жесткости сосудов использовали такие показатели, как время распространения отраженной волны (RWTT), скорость распространения пульсовой волны в аорте (СРПВ), индекс ригидности артерий (ASI), индекс аугментации (AIx), пульсовое давление (ПД), скорость нарастания артериального давления (dP/dt).

Всем пациентам выполнялось ЭХО-КС (аппарат «Vivid-7»), дуплексное сканирование сонных артерий. Показатели жесткости артерий измерялись с помощью технологии Vasotens [Моисеева и др., 2007]. Метод представляет собой оценку пульсовой волны в плечевой артерии. Измерение АД проводилось с помощью осциллометрического метода. Все измерения выполнялись на левой руке. Суточное мониторирование артериального давления осуществлялось с помощью приборов VPLab.

В исследовании включены здоровые индивиды (64 человека, возраст $38,58 \pm 2,19$) и пациенты с АГ (I-II стадии) (36 человек, возраст $38,04 \pm 1,20$). Подгруппа здоровых обследована при прохождении диспансеризации на базе МУЗ «Больница скорой медицинской помощи г. Петрозаводска». Клинические характеристики групп исследования представлены в таблице 1. Диагноз АГ установлен амбулаторно с учетом европейских рекомендаций 2018 г. [Williams et al., 2018].

Критерии исключения из исследования: наличие сахарного диабета, перенесенные в последний месяц инфекционно-воспалительные заболевания, курение табака, алкогольная зависимость, индекс массы тела ≥ 28 кг/м². Индекс массы тела составил в среднем $25,28 \pm 0,53$. Оценка показателей липидного спектра осуществлялась энзиматическим колориметрическим (на биохимическом анализаторе COBAS INTEGRA 400 plus (Roche Diagnostics GmbH, ФРГ-Австрия-США)) и расчетными методами, концентрацию глюкозы измеряли в плазме крови. Все исследуемые являлись жителями Республики Карелия. На проведение исследований получено согласие Комитета по медицинской этике Минздравсоцразвития РК и ПетрГУ. От всех лиц, включенных в исследование, получено информированное согласие.

У здоровых людей и пациентов с АГ, включенных в выборку для оценки показателей артериальной жесткости, были определены генотипы по rs1730017 и rs1800482 гена *NOS2*. ДНК выделяли из цельной крови с использованием набора AxyPrepBloodGenomic DNA MiniprepKit (Axygen, США). Качество и концентрацию выделенной ДНК определяли спектрофотометрически (SmartSpec Plus, Bio-Rad).

Для амплификации участка гена, содержащего -954 позицию (rs1800482), использовали праймеры, описанные в работе [Levesque et al., 1999]. Для амплификации участка гена с областью rs3730017 использовали праймеры: прямой – 5'ctggggtctctgagtgagg3'; обратный – 5'ttctccctggtttctctcg3'. Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в амплификаторе MaxyGene (Axygen, США), используя реакционную смесь ScreenMix-HS («Евроген», Россия). ПЦР-продукты, соответствующие rs1800482, обрабатывали эндонуклеазой рестрикции BsoI (1 е. а.) в течение 1 ч при 55 °С. ПЦР-продукты, содержащие rs3730017, подвергали действию рестриктазы MspI (1 е. а.) в течение 3 ч при 37 °С. После рестрикции фрагменты ДНК разделяли в 2% агарозном геле, используя трис-ацетатный буфер.

Статистическая обработка данных выполнена в пакете программ Statgraphics Centurion XVI (version 16.1.11). Согласно тесту Шапиро – Уилка все показатели распределены нормально. Значимость различий средних величин оценивали с помощью t-критерия Стьюдента с поправкой Бонферони. Проведен дисперсионный анализ Краскела – Уоллиса (H-критерий). Данные представлены в виде средних значений и ошибки среднего ($M \pm m$). Различия считали значимыми при $p < 0,05$.

Таблица 1. Клинические характеристики групп индивидов, включенных в исследование

Table 1. Clinical description of the individuals groups included in the study

Показатели Indicators	Группы Groups	
	Здоровые люди Healthy people	Пациенты с АГ Patients with hypertension
САД, мм рт. ст. SBP, mmHg	112,3 ± 1,96	133,46 ± 1,39*
ДАД, мм рт. ст. DBP, mmHg	70,93 ± 0,63	77,3 ± 1,30*
срАД, мм рт. ст. avAP, mmHg	84,3 ± 0,62	94,0 ± 1,02*
ОХС, ммоль/л total cholesterol, mmol/l	5,16 ± 0,11	7,06 ± 0,41*
ЛПНП, ммоль/л LDL, mmol/l	3,15 ± 0,09	4,75 ± 0,33*
ЛПВП, ммоль/л HDL, mmol/l	1,50 ± 0,04	1,33 ± 0,07***
ТГ, ммоль/л TG, mmol/l	1,35 ± 0,06	2,13 ± 0,22**
Глюкоза, ммоль/л Glucose, mmol/l	4,64 ± 0,12	5,09 ± 0,29
Креатинин, мкмоль/л Creatinine, μmol/l	81,46 ± 1,57	80,13 ± 2,79

Примечание. САД – систолическое артериальное давление, ДАД – диастолическое артериальное давление, срАД – среднее артериальное давление, ОХС – общий холестерин, ЛПНП – холестерин липопротеинов низкой плотности, ЛПВП – холестерин липопротеинов высокой плотности, ТГ – триацилглицерины.

Различия значимы при сравнении групп здоровых людей и пациентов с АГ: *p < 0,0001, **p < 0,001; ***p = 0,03.

Note. SBP – systolic blood pressure, DBP – diastolic blood pressure, avAP – average arterial pressure, total cholesterol – total cholesterol, LDL – low-density lipoprotein cholesterol, HDL – high-density lipoprotein cholesterol, TG – triacylglycerols.

Differences are significant when comparing the groups of healthy people and patients with hypertension: *p < 0.0001, **p < 0.001; ***p = 0.03.

Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук» и оборудовании МУЗ «Больница скорой медицинской помощи г. Петрозаводска».

Результаты

Проведен анализ показателей жесткости артерий у носителей разных аллелей и генотипов по rs1730017 и rs1800482 гена *NOS2* в группах здоровых доноров и больных АГ. В группе пациентов с АГ наблюдали значимые различия индекса ригидности артерий в зависимости от наличия в генотипе аллеля Т по rs1730017 (табл. 2). Отмечено, что у больных людей, имеющих в генотипе аллель Т, этот показатель ниже, чем у носителей СС генотипа. В группе пациентов с АГ выявлено влияние генотипа по rs1730017 на показатель ASI (H = 7,60; p = 0,006).

В ходе исследования показателей артериальной ригидности у носителей разных аллельных вариаций по -954G>C (rs1800482) гена

NOS2 выявлены значимые различия по некоторым показателям как в группе здоровых людей, так и пациентов с АГ (табл. 3).

Значения Alx дневной отличались у здоровых людей, носителей разных аллельных вариаций по rs1800482 (G>C) гена *NOS2*. Показатели Alx среднесуточный и Alx дневной у носителей генотипов GC+CC по указанному полиморфному маркеру в группе пациентов с АГ были значимо выше, чем у больных с GG генотипом (p = 0,049 и p = 0,017 соответственно). Обнаружено влияние генотипа по rs1800482 на показатели Alx среднесуточный и Alx дневной (H = 4,86339, p = 0,027 и H = 4,68298, p = 0,03 соответственно).

Обсуждение

Вазомоторная активность сердечно-сосудистой системы зависит от эффективного функционирования эндотелия, которое определяется балансом продукции вазодилататоров (монооксид азота (NO), простаглицлин, а также малоизученный эндотелиальный гиперполярирующий фактор EDHF (endothelium-derived

Таблица 2. Показатели артериальной жесткости у здоровых людей и больных АГ (I-II стадии), носителей разных аллельных вариаций по rs1730017 (C>T) гена NOS2

Table 2. Indicators of arterial stiffness in healthy people and patients with AH (stages I-II), carriers of different allelic variations in rs1730017 (C>T) of the NOS2 gene

Показатели Indicators	Группы Groups			
	Здоровые люди Healthy people		Пациенты с АГ Patients with hypertension	
	CC (n=36)	CT+TT (n=28)	CC (n=19)	CT+TT (n=17)
RWTT, мс RWTT, ms	152,12 ± 1,68	149,91 ± 2,47	144,00 ± 2,47	144,5 ± 2,62
dP/dt, мм рт.ст./с dP/dt, mmHg/s	538,50 ± 20,63	554,92 ± 20,65	683,78 ± 43,41	628,33 ± 22,31
Alx среднесуточный Alx average daily	-49,66 ± 2,71	-47,46 ± 2,82	-44,56 ± 5,24	-46,50 ± 4,07
Alx дневной Alx daily	-52,33 ± 3,45	-46,00 ± 4,00	-45,06 ± 5,58	-48,10 ± 4,40
Alx ночной Alx night	-55,71 ± 3,39	-56,16 ± 5,88	-53,57 ± 9,05	-53,70 ± 8,39
ASI, мм рт.ст ASI, mmHg	127,13 ± 2,17	128,82 ± 2,62	142,30 ± 3,20	131,9 ± 4,41*
СРПВ максимальная, м/с PWV maximum, m/s	9,20 ± 0,29	9,01 ± 0,33	10,24 ± 0,48	10,7 ± 0,57
СРПВ среднесуточная, м/с PWV average daily, m/s	6,73 ± 0,08	6,77 ± 0,11	6,79 ± 0,25	6,40 ± 0,29
СРПВ дневная, м/с PWV daily, m/s	6,29 ± 0,06	5,95 ± 0,84	6,75 ± 0,28	7,22 ± 0,24
СРПВ ночная, м/с PWV night, m/s	6,53 ± 0,37	6,39 ± 0,13	7,19 ± 0,31	6,68 ± 0,30
ПД, мм рт.ст. PP, mmHg	45,42 ± 1,68	44,96 ± 1,61	52,00 ± 2,09	51,6 ± 1,83

Примечание. Здесь и в табл. 3: RWTT – время распространения отраженной волны, dP/dt – скорость нарастания артериального давления, Alx – индекс аугментации, ASI – индекс ригидности артерий, СРПВ – скорость распространения пульсовой волны, ПД – пульсовое давление. Различия значимы при сравнении CC и CT+TT генотипов, *p = 0,036.

Note. Here and in Table 3: RWTT – reflected wave propagation time, dP/dt – rate of blood pressure rise, Alx – augmentation index, ASI – arterial stiffness index, PWV – pulse wave propagation velocity, PP – pulse pressure. Differences are significant when comparing CC and CT+TT genotypes, *p = 0.036.

hyperpolarizing factor)) и вазоконстрикторных субстанций, например, эндотелина. При артериальной гипертензии этот баланс нарушается, что является следствием развития эндотелиальной дисфункции. Между эндотелиальной дисфункцией и артериальной жесткостью имеется причинно-следственная связь. В обзоре Shirwany и Zou [2010] представлены данные о том, что эндотелиальная дисфункция обуславливает повышение артериальной ригидности и, напротив, жесткость сосудов способствует ЭД. Вследствие этого нарушение продукции и/или снижение биодоступности оксида азота как показатель ЭД может быть одной из причин повышения жесткости артерий при АГ. По имеющимся сведениям, уровень NO у пациентов с ЭАГ выше, чем у нормотоников [Люсов и др., 2011; Topchieva et al., 2020], что может быть обусловлено активацией NOS2 в условиях хронического

воспаления, сопровождающего данное заболевание. У здоровых людей содержание метаболитов оксида азота в плазме увеличивается с возрастом [Higashino et al., 2007]. Также у пожилых наблюдается повышение жесткости стенок артерий [Shirwany, Zou, 2010]. Не исключено, что эти процессы взаимосвязаны и могут определяться генетическими особенностями индивидов.

Ранее показано, что аллельный полиморфизм гена NOS2 может быть вовлечен в формирование АГ [Топчиева и др., 2019]. С повышенным риском развития данного заболевания ассоциировано носительство аллеля С по rs1800482. Наличие в генотипе аллеля Т по rs1730017, напротив, имеет протективный в отношении данного заболевания эффект. Важно, что данные полиморфные маркеры ассоциированы с изменением выработки NO в плазме

Таблица 3. Показатели артериальной жесткости у здоровых людей и больных АГ (I-II стадии), носителей разных аллельных вариаций по rs1800482 (G>C) гена NOS2

Table 3. Indicators of arterial stiffness in healthy people and patients with AH (stages I-II), carriers of different allelic variations in rs1800482 (G>C) of the NOS2 gene

Показатели Indicators	Группы Groups			
	Здоровые люди Healthy people		Пациенты с АГ Patients with hypertension	
	GG (n=30)	GC+CC (n=34)	GG (n=18)	GC+CC (n=18)
RWTT, мс RWTT, ms	145,03 ± 2,38	152,86 ± 2,62	142,79 ± 2,49	140,71 ± 1,38
dP/dt, мм рт.ст./с dP/dt, mmHg/s	504,43 ± 18,97	534,86 ± 23,50	636,71 ± 27,59	584,53 ± 56,99
Alx среднесуточный Alx average daily	-51,00 ± 3,18	-42,62 ± 4,06	-50,74 ± 4,42	-38,20 ± 4,29**
Alx дневной Alx daily	-53,17 ± 3,77	-41,40 ± 3,29*	-52,29 ± 5,00	-34,57 ± 5,01***
Alx ночной Alx night	-57,00 ± 4,92	-46,6 ± 5,36	-55,80 ± 6,79	-36,17 ± 9,14
ASI, мм рт.ст ASI, mmHg	127,03 ± 2,14	123,70 ± 1,97	141,78 ± 3,05	134,71 ± 3,71
СРПВ максимальная, м/с PWV maximum, m/s	9,55 ± 0,35	8,75 ± 0,31	10,50 ± 0,55	10,29 ± 0,35
СРПВ среднесуточная, м/с PWV average daily, m/s	7,02 ± 0,12	6,75 ± 0,21	7,42 ± 0,21	7,46 ± 0,12
СРПВ дневная, м/с PWV daily, m/s	6,36 ± 0,14	6,20 ± 0,23	6,89 ± 0,27	6,61 ± 0,23
СРПВ ночная, м/с PWV night, m/s	6,54 ± 0,14	6,37 ± 0,16	6,74 ± 0,31	7,32 ± 0,37
ПД, мм рт. ст. PP, mmHg	45,63 ± 1,78	43,60 ± 1,11	52,07 ± 1,89	48,33 ± 2,02

Примечание. Различия значимы при сравнении GG и GC+CC генотипов: *p = 0,048; **p = 0,049;***p = 0,017.

Note. Differences are significant when comparing GG and GC+CC genotypes: *p = 0.048; **p = 0.049;***p = 0.017.

крови здоровых людей и пациентов с АГ. Так, у больных с CC генотипом по rs1800482 наблюдается более высокое содержание метаболитов оксида азота в плазме крови по сравнению с носителями альтернативных генотипов [Топчиева и др., 2019]. Вероятно, обнаруженные в представленном исследовании различия в некоторых показателях артериальной жесткости у лиц с аллельными вариантами по указанному rs связаны с влиянием на них уровня NO. Так, у больных АГ с генотипами СТ+ТТ по rs1730017 индекс ригидности артерий имел более низкое значение, чем у носителей генотипа СС. ASI отражает структурные изменения сосудистой стенки [Милягина и др., 2010]. Показана корреляция высоких значений индекса ASI с риском развития АГ, повышенными значениями систолического и пульсового давления [Dernellis et al., 2005]. Его более низкое значение, возможно, указывает на снижение риска развития у людей артериальной гипертензии и атеросклероза.

В группе здоровых индивидов и пациентов с АГ обнаружены различия значений индекса аугментации (Alx), который определяется как соотношение амплитуд прямой и отраженной от бифуркации аорты составляющих пульсовой волны, выраженное в процентах по отношению к ПД в аорте. В норме отраженная компонента всегда меньше прямой, а показатель Alx отрицательный. У гипертоников отмечается существенное повышение Alx [Евсевьева и др., 2016]. Alx среднесуточный и дневной оказался более положительным в группе больных АГ с генотипами GC+CC по rs1800482. У здоровых индивидов, носителей аллеля С, значение Alx дневной также значимо выше, чем у лиц, имеющих GG генотип по указанному rs. Полученные данные свидетельствуют об ухудшении показателей индекса аугментации в группе здоровых лиц и больных АГ с GC+CC генотипами по данному полиморфному маркеру. Обнаруженное в нашем исследовании влияние rs1730017 и rs1800482 на показатели ASI и Alx, вероятно,

связано с особенностями выработки оксида азота у здоровых и больных людей в зависимости от носительства этих аллельных вариаций гена *NOS2*.

Гиперпродукция оксида азота при воспалении и гипертензии посредством *NOS2* негативно влияет на эндотелий сосудов и, по всей вероятности, на структурно-функциональное состояние сосудистой стенки, о чем свидетельствуют также данные, полученные в нашем исследовании. В работе [Chen et al., 2014] показано, что у крыс окклюзия печеночной артерии и воротной вены и последующая реперфузия приводили к повышению жесткости артерий и увеличению уровня *NO* в сыворотке крови. Авторы сделали вывод, что *NOS2* играет доминирующую роль в повышении артериальной жесткости. С другой стороны, активация *NOS3* при повышенных физических нагрузках способствует увеличению содержания в плазме крови метаболитов *NO* и снижению показателя СРПВ [Hasegawa et al., 2018]. Инъекция крысам ингибитора *NO*-синтазы *L-NAME* (*N-Nitro-L-arginine methylester*) вызывала рост параметров артериальной жесткости и артериального давления [Fitch et al., 2001]. Эти данные еще раз подчеркивают важность развития воспаления в повышении артериальной жесткости и то, что недостаток оксида азота, как и его избыток за счет активации *NOS2*, играет в этом процессе значительную роль [Mozos et al., 2017].

Усиление продукции оксида азота за счет *NOS2* является основной причиной образования в кровяном русле и других тканях организма АФА, в частности пероксинитрита [Habib, Ali, 2011]. Оказалось, что пероксинитрит ингибирует активность деацетилазы *SIRT1*, модифицирующей *RelA/p65* субъединицу ядерного фактора каппа-би (*NF-κB*) [Ding et al., 2019]. Это приводит к активации *NF-κB* и усилению транскрипционной активности генов воспалительного ответа и матриксных металлопротеиназ (ММП).

Жесткость артерий во многом обусловлена усилением деградации эластиновых волокон за счет изменения активности матриксных металлопротеиназ и их ингибиторов [Zieman et al., 2005]. ММП участвуют в возникновении несвернутого, более жесткого коллагена. Оксид азота регулирует активность ММП и их ингибиторов цГМФ-зависимым и цГМФ-независимым образом как на транскрипционном, так и на посттранскрипционном уровне. Например, *NO* усиливает распад мРНК ММП-9 путем ингибирования экспрессии мРНК стабилизирующего фактора *HuR* [Akool et al., 2003]. ММП отличаются консервативным каталитическим доменом, содержащим ион цинка, а также продоменом,

который регулирует активацию фермента путем модуляции остатка цистеина в этом домене. Оксид азота и его производные активные формы способны модифицировать ионы цинка и тиольные группы цистеина [Habib, Ali, 2011], вероятно, регулируя таким образом и активность ММП. Действительно, был зарегистрирован дозозависимый, двухфазный регуляторный эффект *NO* на активность ММП (ММП-9, -1 и -13), выделенных из мышинных макрофагов [Ridnour et al., 2007]. Причем чем выше была концентрация оксида азота, тем больше была активность этих ферментов. *NO* может влиять на баланс ММП-9/ТИМП-1 также посредством контроля над активностью ММП-1 и ММП-13, расщепляющих продомен ММП-9. Активность этих ММП снижалась в случае, когда ингибировалась активность *NOS2* [Ridnour et al., 2007]. Эти данные позволяют предположить, что повышенная продукция оксида азота в условиях воспаления за счет активации индуцибельной синтазы оксида азота, вероятно, способствует увеличению активности ММП-9, ММП-1 и ММП-13.

Заключение

Повышение жесткости сосудов, оценка которого основывается на ряде показателей (увеличение скорости распространения пульсовой волны, индекса аугментации, индекса ригидности и других), является независимым прогностическим фактором риска развития сердечно-сосудистых заболеваний и обусловлено влиянием на организм ряда факторов, в том числе и генетических [Shirwany, Zou, 2010; Назарова, Назарова, 2012]. Мы обнаружили влияние генотипа по *rs1730017* (C>T) и *rs1800482* (G>C) гена *NOS2* на некоторые параметры жесткости артерий (*ASI*, *AIx*). Это свидетельствует о вовлечении аллельного полиморфизма гена *NOS2* в формирование эндотелиальной дисфункции и повышение жесткости артерий у пациентов с АГ.

Литература

- Евсевьева М. Е., Коновалова Н. М., Ростовцева М. В., Слеткова Д. А., Щербакова Л. Е. Скрытая гипертензия и индекс аугментации центрального давления у юношей-студентов // Российский кардиологический журнал. 2016. Т. 21 (прил. S4-1). С. 29–30.
- Люсов В. А., Метельская В. А., Оганов Р. Г., Евсиков Е. М., Теплова Н. В. Уровень оксида азота в сыворотке периферической крови больных с различной тяжестью артериальной гипертензии // Кардиология. 2011. Т. 12. С. 23–28.
- Милягина И. В., Милягин В. А., Шпынева З. М., Шпынев К. В., Лексина Ю. В., Пурьгина М. А.,

Агеенкова О. А. Клиническое значение новых показателей жесткости сосудов // Вестник Смоленской медицинской академии. 2010. № 1. С. 37–41.

Моисеева Н. М., Пономарев Ю. А., Сергеева М. В., Рогоза А. Н. Оценка показателей ригидности магистральных артерий по данным бифункционального суточного мониторирования АД и ЭКГ прибором ВРLab // Артериальная гипертензия. 2007. Т. 1, № 13. С. 1–6.

Назарова О. А., Назарова А. В. Поражение сосудов при артериальной гипертензии // Вестник Ивановской медицинской академии. 2012. Т. 17, № 2. С. 60–66.

Топчиева Л. В., Балан О. В., Корнева В. А., Малышева И. Е. Роль аллельного полиморфизма гена *NOS2* в развитии эссенциальной артериальной гипертензии // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. 2019. Т. 168, № 7. С. 91–95.

Akool el-S., Kleinert H., Hamada F. M., Abdelwahab M. H., Förstermann U., Pfeilschifter J., Eberhardt W. Nitric oxide increases the decay of matrix metalloproteinase 9 mRNA by inhibiting the expression of mRNA-stabilizing factor HuR // Mol. Cell Biol. 2003. Vol. 23, no. 14. P. 4901–4916. doi: 10.1128/mcb.23.14.4901-4916.2003

Chen T. H., Liao F. T., Yang Y. C., Wang J. J. Inhibition of inducible nitric oxide synthase ameliorates liver ischemia and reperfusion injury induced transient increase in arterial stiffness // Transplant. Proc. 2014. Vol. 46, no. 4. P. 1112–1116. doi: 10.1016/j.transproceed.2014.01.002

Dernellis J., Panaretou M. Aortic stiffness is an independent predictor of progression to hypertension in nonhypertensive subjects // Hypertension. 2005. Vol. 45, no 3. P. 426–431. doi: 10.1161/01.HYP.0000157818.58878.93

Ding Y., Han Y., Lu Q., Zhu J., An H., Xie Z., Song P., Zou M.-H. Peroxynitrite-mediated SIRT (Sirtuin)-1 inactivation contributes to nicotine-induced arterial stiffness in mice // Arterioscler. Thromb. Vasc. Biol. 2019. Vol. 39. P. 1419–1431. doi: 10.1161/ATVBAHA.118.312346

Fitch R. M., Vergona R., Sullivan M. E., Wang Y. X. Nitric oxide synthase inhibition increases aortic stiffness measured by pulse wave velocity in rats // Cardiovasc. Res. 2001. Vol. 51, no. 2. P. 351–358. doi: 10.1016/s0008-6363(01)00299-1

Habib S., Ali A. Biochemistry of nitric oxide // Ind. J. Clin. Biochem. 2011. Vol. 26. P. 3–17. doi: 10.1007/s12291-011-0108-4

Hasegawa N., Fujie S., Horii N., Miyamoto-Mikami E., Tsuji K., Uchida M., Hamaoka T., Tabata I., Iemitsu M. Effects of different exercise modes on arterial stiffness and nitric oxide synthesis // Med. Sci. Sports Exerc. 2018. Vol. 50, no. 6. P. 1177–1185. doi: 10.1249/MSS.0000000000001567

Higashino H., Miya H., Mukai H., Miya Y. Serum nitric oxide metabolite (NOx) levels in hypertensive patients at rest: a comparison of age, gender, blood pressure and complications using normotensive controls // Clin. Exp. Pharmacol. Physiol. 2007. Vol. 34, no. 8. P. 725–731. doi: 10.1111/j.1440-1681.2007.04617.x

Levesque M. C., Hobbs M. R., Aantsey N. M., Vaughn T. N., Chancellor J. A., Pole A., Perkins D. J., Misukonis M. A., Chanoc S. J., Granger D. L., Weiberg B. Nitric oxide synthase type 2 promoter polymorphisms,

nitric oxide production and disease severity in Tanzanian children with malarial // J. Infect. Dis. 1999. Vol. 180. P. 1994–2002. doi: 10.1086/315140

Mitchell G. F., Guo C.-Y., Kathiresan S., Vasan R. S., Larson M. G., Vita J. A., Keyes M. J., Vyas M., Newton-Cheh C., Musone S. L., Camargo A. L., Drake J. A., Levy D., O'Donnell C. J., Hirschhorn J. N., Benjamin E. J. Vascular stiffness and genetic variation at the endothelial nitric oxide synthase locus The Framingham heart study // Hypertension. 2007. Vol. 49. P. 1285–1290. doi: 10.1161/HYPERTENSIONAHA.106.085266

Mozos I., Malainer C., Horbańczuk J., Gug C., Stoian D., Luca C. T., Atanasov A. G. Inflammatory markers for arterial stiffness in cardiovascular diseases // Front. Immunol. 2017. Vol. 8. P. 1058. doi: 10.3389/fimmu.2017.01058

Ridnour L. A., Windhausen A. N., Isenberg J. S., Yeung N., Thomas D. D., Vittek M. P., Roberts D. D., Wink D. A. Nitric oxide regulates matrix metalloproteinase-9 activity by guanylyl-cyclase-dependent and -independent pathways // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2007. Vol. 104, no. 43. P. 16898–16903. doi: 10.1073/pnas.0702761104

Seidlerová J., Filipovský J., Mayer O. Jr., Kučerová A., Pešta M. Association between endothelial NO synthase polymorphisms and arterial properties in the general population // Nitric Oxide. 2015. Vol. 44. P. 47–51. doi: 10.1016/j.niox.2014.11.016

Shirwany N. A., Zou M. Arterial stiffness: a brief review // Acta Pharmacologica Sinica. 2010. Vol. 31. P. 1267–1276. doi: 10.1038/aps.2010.123

Topchieva L. V., Balan O. V., Malysheva I. E., Korneva V. A., Pankrasheva K. A. The nitric oxide metabolite level and *NOS2* and *NOS3* gene transcripts in patients with essential arterial hypertension // Biology Bulletin. 2020. Vol. 47, no. 3. P. 247–252. doi: 10.31857/S0002332920010166

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

Zieman S. J., Melenovsky V., Kass D. A. Mechanisms, pathophysiology, and therapy of arterial stiffness // Arterioscler. Thromb. Vasc. Biol. 2005. Vol. 25. P. 932–943. doi: 10.1161/01.ATV.0000160548.78317.29

References

Akool el-S., Kleinert H., Hamada F. M., Abdelwahab M. H., Förstermann U., Pfeilschifter J., Eberhardt W. Nitric oxide increases the decay of matrix metalloproteinase 9 mRNA by inhibiting the expression of mRNA-stabilizing factor HuR. *Mol. Cell Biol.* 2003;23(14):4901–4916. doi: 10.1128/mcb.23.14.4901-4916.2003

Chen T. H., Liao F. T., Yang Y. C., Wang J. J. Inhibition of inducible nitric oxide synthase ameliorates liver ische-

mia and reperfusion injury induced transient increase in arterial stiffness. *Transplant. Proc.* 2014;46(4):1112–1116. doi: 10.1016/j.transproceed.2014.01.002

Dernellis J., Panaretou M. Aortic stiffness is an independent predictor of progression to hypertension in nonhypertensive subjects. *Hypertension.* 2005;45(3):426–431. doi: 10.1161/01.HYP.0000157818.58878.93

Ding Y., Han Y., Lu Q., Zhu J., An H., Xie Z., Song P., Zou M.-H. Peroxynitrite-mediated SIRT (Sirtuin)-1 inactivation contributes to nicotine-induced arterial stiffness in mice. *Arterioscler. Thromb. Vasc. Biol.* 2019;39:1419–1431. doi: 10.1161/ATVBAHA.118.312346

Evsev'eva M. E., Konovalova N. M., Rostovtseva M. V., Sletkova D. A., Shcherbakova L. E. Hidden hypertension and augmentation index of central pressure in young male students. *Russian Journal of Cardiology.* 2016;21(S4-1):29–30. (In Russ.)

Fitch R. M., Vergona R., Sullivan M. E., Wang Y. X. Nitric oxide synthase inhibition increases aortic stiffness measured by pulse wave velocity in rats. *Cardiovasc. Res.* 2001;51(2):351–358. doi: 10.1016/s0008-6363(01)00299-1

Habib S., Ali A. Biochemistry of nitric oxide. *Ind. J. Clin. Biochem.* 2011;26:3–17. doi: 10.1007/s12291-011-0108-4

Hasegawa N., Fujie S., Horii N., Miyamoto-Mikami E., Tsuji K., Uchida M., Hamaoka T., Tabata I., Iemitsu M. Effects of different exercise modes on arterial stiffness and nitric oxide synthesis. *Med. Sci. Sports Exerc.* 2018;50(6):1177–1185. doi: 10.1249/MSS.0000000000001567

Higashino H., Miya H., Mukai H., Miya Y. Serum nitric oxide metabolite (NOx) levels in hypertensive patients at rest: a comparison of age, gender, blood pressure and complications using normotensive controls. *Clin. Exp. Pharmacol. Physiol.* 2007;34(8):725–731. doi: 10.1111/j.1440-1681.2007.04617.x

Levesque M. C., Hobbs M. R., Aantsey N. M., Vaughn T. N., Chancellor J. A., Pole A., Perkins D. J., Misukonis M. A., Chanoc S. J., Granger D. L., Weiberg B. Nitric oxide synthase type 2 promoter polymorphisms, nitric oxide production and disease severity in Tanzanian children with malarial. *J. Infect. Dis.* 1999;180:1994–2002. doi: 10.1086/315140

Lyusov V. A., Metel'skaya V. A., Oganov R. G., Evsikov E. M., Teplova N. V. The level of nitrogen oxide in the serum of peripheral blood in patients with different severity of arterial hypertension. *Kardiologiya = Cardiology.* 2011;12:23–28. (In Russ.)

Milyagina I. V., Milyagin V. A., Shpyneva Z. M., Shpynev K. V., Leksina Yu. V., Purygina M. A., Ageenkova O. A. Clinical significance of new vascular stiffness indicators. *Vestnik of the Smolensk State Medical Academy.* 2010;1:37–41. (In Russ.)

Mitchell G. F., Guo C.-Y., Kathiresan S., Vasan R. S., Larson M. G., Vita J. A., Keyes M. J., Vyas M., Newton-Cheh C., Musone S. L., Camargo A. L., Drake J. A., Levy D., O'Donnell C. J., Hirschhorn J. N., Benjamin E. J. Vascular stiffness and genetic variation at the endo-

thelial nitric oxide synthase locus The Framingham heart study. *Hypertension.* 2007;49:1285–1290. doi: 10.1161/HYPERTENSIONAHA.106.085266

Moiseeva N. M., Ponomarev Ju. A., Sergeeva M. V., Rogoza A. N. Evaluation of main arteries rigidity indices according to the data of bifunctional 24-hour BP and ECG monitoring with the BPLab® device. *Arterial'naya gipertenziya = Arterial Hypertension.* 2007;1(13):1–6. doi: 10.18705/1607-419X-2007-13-1-34-38 (In Russ.)

Mozos I., Malainer C., Horbańczuk J., Gug C., Stoian D., Luca C. T., Atanasov A. G. Inflammatory markers for arterial stiffness in cardiovascular diseases. *Front. Immunol.* 2017;8:1058. doi: 10.3389/fimmu.2017.01058

Nazarova O. A., Nazarova A. V. Vascular damage in hypertension. *Vestnik Ivanovskoi medicinskoi akademii = Bulletin of the Ivanovo Medical Academy.* 2012;17(2):60–66. (In Russ.)

Ridnour L. A., Windhausen A. N., Isenberg J. S., Yeung N., Thomas D. D., Vitek M. P., Roberts D. D., Wink D. A. Nitric oxide regulates matrix metalloproteinase-9 activity by guanylyl-cyclase-dependent and -independent pathways. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2007;104(43):16898–16903. doi: 10.1073/pnas.0702761104

Seidlerová J., Filipovský J., Mayer O. Jr., Kučerová A., Pešta M. Association between endothelial NO synthase polymorphisms and arterial properties in the general population. *Nitric Oxide.* 2015;44:47–51. doi: 10.1016/j.niox.2014.11.016

Shirwany N. A., Zou M. Arterial stiffness: a brief review. *Acta Pharmacol. Sin.* 2010;31:1267–1276. doi: 10.1038/aps.2010.123

Topchieva L. V., Balan O. V., Korneva V. A., Malysheva I. E. The role of NOS2 gene allelic polymorphism in the development of essential arterial hypertension. *Byulleten' eksperimental'noi biologii i meditsiny = Bulletin of Experimental Biology and Medicine.* 2019;168(7):91–95. (In Russ.)

Topchieva L. V., Balan O. V., Malysheva I. E., Korneva V. A., Pankrasheva K. A. The nitric oxide metabolite level and NOS2 and NOS3 gene transcripts in patients with essential arterial hypertension. *Biology Bulletin.* 2020;47(3):247–252. doi: 10.31857/S0002332920010166

Williams B., Mancia G., Spiering W., Agabiti Rosei T., Azizi M., Burnier M., Clement D., Coca A., De Simone G., Dominiczak A., Kahan T., Mahfoud F., Redon J., Ruilope L., Zanchetti A., Kerins M., Kjeldsen S., Kreutz R., Laurent S., Lip G. Y. H., McManus R., Narkiewicz K., Ruschitzka F., Schmieder R., Shlyakhto E., Tsioufis K., Aboyans V., Desormais I. Practice Guidelines for the management of arterial hypertension of the European Society of Cardiology and the European Society of Hypertension. *Blood Press.* 2018;27(6):314–340. doi: 10.1080/08037051.2018.1527177

Zieman S. J., Melenovsky V., Kass D. A. Mechanisms, pathophysiology, and therapy of arterial stiffness. *Arterioscler. Thromb. Vasc. Biol.* 2005;25:932–943. doi: 10.1161/01.ATV.0000160548.78317.29

Поступила в редакцию / received: 29.06.2022; принята к публикации / accepted: 05.09.2022.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:**Топчиева Людмила Владимировна**

канд. биол. наук, ведущий научный сотрудник

e-mail: topchieva67@mail.ru

Корнева Виктория Алексеевна

канд. мед. наук, доцент кафедры факультетской терапии, фтизиатрии, инфекционных болезней и эпидемиологии

e-mail: vikkorneva@mail.ru

Курбатова Ирина Валерьевна

канд. биол. наук, научный сотрудник

e-mail: irina7m@yandex.ru

CONTRIBUTORS:**Topchieva, Lyudmila**

Cand. Sci. (Biol.), Leading Researcher

Korneva, Viktoria

Cand. Sci. (Med.), Associate Professor

Kurbatova, Irina

Cand. Sci. (Biol.), Researcher

УДК 579.61

АНТИМИКРОБНЫЕ СВОЙСТВА АЦЕТИЛЕНОВЫХ ЧЕТВЕРТИЧНЫХ АММОНИЕВЫХ СОЛЕЙ

В. П. Андреев^{1*}, А. В. Зачиняева², П. С. Соболев¹, Я. В. Зачиняев³

¹ Петрозаводский государственный университет (пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910), *a-alex@rkmail.ru

² Санкт-Петербургский государственный педиатрический медицинский университет (Литовская ул., 2, Санкт-Петербург, Россия, 194100)

³ Российский государственный педагогический университет имени А. И. Герцена (наб. реки Мойки, 48, Санкт-Петербург, Россия, 191186)

В течение длительного времени предельные четвертичные аммониевые соли применяются в качестве компонентов составов, обладающих противомикробными свойствами по отношению к некоторым штаммам микроорганизмов. Недостатком использования таких составов является формирование резистентности некоторых микроорганизмов к последним. Таким образом, представляется актуальным создание антимикробных составов на основе компонентов, с которыми в окружающей среде у микроорганизмов отсутствовал контакт. В настоящей статье представлены результаты экспериментальных исследований антимикробной активности синтезированных ацетиленовых четвертичных аммониевых солей, солей третичных аминов, а также коммерчески доступных предельных четвертичных аммониевых солей по отношению к тест-культурам *Proteus mirabilis*, *P. vulgaris*, *Salmonella typhimurium*, *Pseudomonas aeruginosa*, *Escherichia coli*, *Shigella sonne*, *Serratia marcescens*, *Staphylococcus aureus*, *Candida albicans*, *Saccharomyces cerevisiae*, *Penicillium* spp. и *Bacillus cereus*. Диско-диффузионным методом определены диаметры зон подавления роста тест-культурами микроорганизмов. Действие растворов ацетиленовых четвертичных аммониевых солей различной концентрации проводили методом серийных разведений. Определена минимальная подавляющая концентрация растворов ацетиленовых четвертичных аммониевых солей. Результаты исследований показали, что диапазон минимальной подавляющей концентрации бромида три-*n*-октилпроп-2-иниламмония для исследованных тест-культур микроорганизмов составляет от 0,1 до 0,0001 %, а бромидов три-*n*-октилбут-2-инил- и три-*n*-октилокт-2-иниламмония – от 1 до 0,0001 %, в то время как предельные четвертичные аммониевые соли проявляют противомикробный эффект к аналогичным культурам патогенных микроорганизмов в концентрациях на порядок выше и более. Таким образом, растворы ацетиленовых четвертичных аммониевых солей могут быть перспективными антимикробными средствами.

Ключевые слова: азотсодержащие органические соединения; тест-культуры микроорганизмов; диско-диффузионный метод; растворы; метод серийных разведений; устойчивость

Для цитирования: Андреев В. П., Зачиняева А. В., Соболев П. С., Зачиняев Я. В. Антимикробные свойства ацетиленовых четвертичных аммониевых солей // Труды Карельского научного центра РАН. 2022. № 7. С. 67–74. doi: 10.17076/eb1702

**V. P. Andreev^{1*}, A. V. Zachinjaeva², P. S. Sobolev¹, Ya. V. Zachinjaev³.
ANTIMICROBIAL PROPERTIES OF ACETYLENIC QUATERNARY AMMONIUM
SALTS**

¹ Petrozavodsk State University (33 Lenin Ave., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia),
*a-alex@rkmail.ru

² St. Petersburg State Pediatric Medical University (2 Litovskaya St., 194100 St. Petersburg, Russia)

³ Herzen University (48 Nab. Reki Moiki, 191186 St. Petersburg, Russia)

For a long period of time, saturated quaternary ammonium salts have been used as components of compositions that have antimicrobial properties against certain strains of microorganisms. The disadvantage of using such compositions is that some microorganisms develop resistance to them. Thus, it would be good to create antimicrobial compositions based on components with which microorganisms have had no contact in the environment. This article presents the results of experimental studies of the antimicrobial activity of synthesized acetylenic quaternary ammonium salts, salts of tertiary amines, as well as commercially available saturated quaternary ammonium salts in relation to test cultures of *Proteus mirabilis*, *P. vulgaris*, *Salmonella typhimurium*, *Pseudomonas aeruginosa*, *Escherichia coli*, *Shigella sonne*, *Serratia marcescens*, *Staphylococcus aureus*, *Candida albicans*, *Saccharomyces cerevisiae*, *Penicillium* spp., and *Bacillus cereus*. The diameter of the zones of growth inhibition by test cultures of microorganisms was determined by the disk diffusion method. The action of acetylenic quaternary ammonium salt solutions in various concentrations was effected by the method of serial dilutions. The minimum inhibitory concentration of acetylenic quaternary ammonium salt solutions was determined. The results show that the range of the minimum inhibitory concentration of tri-n-octylprop-2-enylammonium bromide for the test cultures of microorganisms is from 0.1 to 0.0001 %, and that of bromides of tri-n-octylbut-2-enyl- and tri-n-octyloct-2-enylammonium – from 1 to 0.0001 %, while saturated quaternary ammonium salts exhibit an antimicrobial effect on similar cultures of pathogenic microorganisms at concentrations an order of magnitude higher or more. Thus, solutions of acetylenic quaternary ammonium salts can be promising antimicrobial agents.

Keywords: nitrogen-containing organic compounds; test cultures of microorganisms; disk diffusion method; solutions; serial dilution method; resistance

For citation: Andreev V. P., Zachinjaeva A. V., Sobolev P. S., Zachinjaev Ja. V. Antimicrobial properties of acetylenic quaternary ammonium salts. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2022. No. 7. P. 67–74. doi: 10.17076/eb1702

Введение

Четвертичные аммониевые соединения (ЧАС) уже почти столетие представляют собой один из наиболее заметных и эффективных классов дезинфицирующих средств [Jennings et al., 2015]. Среднегодовые темпы роста спроса на дезинфекционные средства из группы четвертичных аммониевых солей в промышленно развитых странах составляют 6–7 % [Йоффе, 1988; Гудзь, 1998]. К сожалению, они проявляют сравнительно узкий спектр противомикробной активности – эффективны в отношении возбудителей кишечных и воздушно-капельных инфекций бактериальной этиологии, грибов, некоторых вирусов, однако недостаточно активны в отношении культур *Proteus vulgaris*, *P. morgani*, *P. mirabilis*.

Около 90 % госпитальных штаммов микроорганизмов рода *Proteus* резистентны к ЧАС

[Girardo et al., 1989]. Большинство препаратов этой группы неактивны в отношении вирусов, споровых форм бактерий и микобактерий туберкулеза [Best et al., 1990; Гудзь, 1998], и подобные соединения применяют для дезинфекции ограниченного круга объектов в учреждениях здравоохранения.

Целью данной работы явился поиск новых типов ЧАС, у которых отсутствовали бы отмеченные выше недостатки.

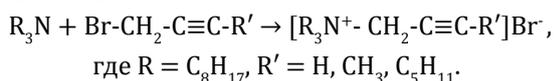
Материалы и методы

Объекты исследований и их синтез

Объектами исследований являются различные по структуре ацетиленовые четвертичные аммониевые соли или соли третичных аминов (табл. 1). Соли II, III, IV, VII, IX, X, XII и XIII были

получены и охарактеризованы нами ранее [Андреев и др., 1979]. Соль V коммерчески доступна (Acros Organics, степень чистоты 99 %).

Бромиды ацетиленовых четвертичных аммониевых солей получали при сливании растворенных в гексане эквимольных количеств третичных аминов (R_3N) с бромпроизводными алкинов ($Br-CH_2-C\equiv C-R'$) [Андреев и др., 1979, 2012], содержащими атом брома в β -положении относительно тройной связи согласно схеме:



К 35,3 г (0,1 моль) три-н-октиламина, растворенного в 50 мл гексана, небольшими порциями при перемешивании добавляли 11,9 г

(0,1 моль) бромистого проп-2-инила, или 13,3 г (0,1 моль) бромистого бут-2-инила, или 18,9 г (0,1 моль) бромистого окт-2-инила. Навески ацетиленовых бромидов предварительно растворяли в 15 мл гексана. Полученную реакционную смесь оставляли на трое суток при комнатной температуре. За окончанием реакции следили по исчезновению три-н-октиламина методом ТСХ на пластинках Silufol с использованием системы растворителей хлороформ – этанол (10 : 1). Выделившиеся в виде масел бромиды три-н-октилпроп-2-, три-н-октилбут-2-инил-, три-н-октилокт-2-иниламмония трижды промывали гексаном. Остатки растворителя удаляли в вакууме. Растворы в гексане после экстракции оставляли стоять в течение недели. Если выпадало масло, его выделяли как описано выше.

Выходы ацетиленовых четвертичных аммониевых солей составили 43,9 г (93 %) для бромида проп-2-иниламмония, 46,2 г (95 %) для бромида бут-2-иниламмония, 50,4 г (93 %) для бромида окт-2-иниламмония.

Гидрохлорид три-н-октиламина получали взаимодействием 35,3 г (0,1 моль) три-н-октиламина, растворенного в 50 мл гексана, с 0,1 моль концентрированной соляной кислоты (объем 35%-го добавленного раствора HCl 10,4 мл). Выпавший из гексана белый осадок соли трехкратно промывали гексаном.

Доказательство структуры синтезированных ацетиленовых ЧАС подтверждали данными элементного анализа (табл. 2).

Исследование противомикробных свойств ацетиленовых четвертичных аммониевых солей

Определение чувствительности микроорганизмов к действию растворов ацетиленовых четвертичных аммониевых солей проводили диско-диффузионным методом [Королюк, Сбойчаков, 1999]. Действие растворов ацети-

Таблица 1. Соли третичных аминов и четвертичные аммониевые соли

Table 1. Salts of tertiary amines and quaternary ammonium salts

ЧАС QAS	Формула Formula
I	$[(C_8H_{17})_3NCH_2C\equiv CH]Br$
II	$[(C_{10}H_{21})_3NCH_2C\equiv CC_6H_{13}]Br$
III	$[(C_8H_{17})_3NCH_2C\equiv CC_4H_9]Br$
IV	$[(C_8H_{17})_2N(CH_2C\equiv C_4H_9)_2]Br$
V	$[(C_8H_{17})_3NCH_3]I$
VI	$[(C_8H_{17})_3NCH_2C\equiv CCH_3]Br$
VII	$[(C_8H_{17})_3NCH_2C\equiv CC_5H_{11}]Br$
VIII	$[(CH_3)_2N(CH_2C\equiv CH)(C_{18}H_{37})]Br$
IX	$[(C_{12}H_{25})_3NCH_2C\equiv CH]Br$
X	$[(C_6H_{13})_2N(CH_2C\equiv CH)_2]Br$
X	$[(C_8H_{17})_3NH]Cl$
XII	$[(C_4H_9)_2N(CH_2C\equiv CH)_2]Br$
XIII	$[(C_4H_9)_3N(CH_2C\equiv CH)]Br$

Таблица 2. Элементный анализ бромидов проп-2-инил-, бут-2-инил, окт-2-инилтриоктиламмония

Table 2. Elemental analysis of prop-2-enyl-, but-2-enyl, oct-2-enyltrioctylammonium bromides

ЧАС QAS	Вычислено Calculated				Формула Formula	Найдено Found			
	C %	H %	N %	Br %		C %	H %	N %	Br %
бромид три-н-октилпроп-2-иниламмония tri-n-octylprop-2-enylammonium bromide	68,61	11,52	2,96	16,91	$C_{27}H_{54}NBr$	68,33	11,61	2,86	17,11
бромид три-н-октилбут-2-иниламмония tri-n-octylbut-2-enylammonium bromide	69,10	11,60	2,88	16,41	$C_{28}H_{56}NBr$	69,34	11,40	2,66	16,30
бромид три-н-октилокт-2-иниламмония tri-n-octyloct-2-enylammonium bromide	70,81	11,89	2,58	14,72	$C_{32}H_{64}NBr$	70,56	12,02	2,67	14,52

леновых ЧАС различной концентрации изучали методом серийных разведений. Для учета результатов измеряли диаметры зон подавления роста вокруг дисков с точностью до 1 мм.

Фармакологические исследования антимикробной активности ацетиленовых ЧАС осуществляли общепринятым методом серийных разведений [МУК..., 2004]. В качестве тест-культур использовались 12 штаммов микроорганизмов: *Saccharomyces cerevisiae* № 9763 ATCC, *Staphylococcus aureus* № 25923 ATCC, *Escherichia coli* № 25922 ATCC, *Bacillus cereus* № 8035 NCTC, *Candida albicans* № 10231 ATCC, *Proteus vulgaris* № 6380 ATCC, *P. mirabilis* № 12453 ATCC, *Salmonella typhimurium* № 14028 ATCC, *Pseudomonas aeruginosa* № 27853 ATCC, *Shigella sonne* № 25931 ATCC, *Serratia marcescens* № 14756 ATCC, *Penicillium* spp. № 30-2300 ATCC. Действие каждой концентрации растворов ацетиленовых четвертичных аммониевых солей проверялось не менее чем в трех повторностях. Результаты являются достоверными ($p < 0,05$, критерий Вилкоксона).

Результаты и обсуждение

К основным элементам структуры, обуславливающим противомикробные свойства ЧАС, относятся гидрофильные полярные четвертичные аммониевые группы и гидрофобные углеводородные радикалы, а увеличение количества атомов углерода в радикале до восьми приводит к усилению противомикробных свойств [Гудзь, 1998; Makvandi et al., 2018]. Активность повышается при введении в структуру ЧАС ненасыщенных углеводородных радикалов [Kabara et al., 1975], асимметричного атома азота [Лиманов и др., 1984], простых эфирных связей [Гудзь,

1998]. Среди ЧАС максимальную активность, как правило, проявляют соединения, которые содержат 12–16 атомов углерода в радикале [Ляпунов и др., 1984; Крученков, 1985; Li et al., 2013]. Дальнейшее удлинение углеродной цепи приводит к снижению активности [Писько, 1984].

Противомикробные свойства ЧАС коррелируют с поверхностной активностью. Эти соединения концентрируются на поверхности раздела фаз «раствор – поверхность клетки бактерий», встраиваются в цитоплазматическую мембрану с последующими изменениями конформации мембранных липидов, что приводит к повышению проницаемости цитоплазматической мембраны [Андреев и др., 2012].

Токсичность ЧАС, напротив, находится в обратном пропорциональной зависимости от длины углеродной цепи – уменьшается по мере того, как увеличивается количество атомов углерода в радикале. Кроме того, алифатические ЧАС менее токсичны, чем циклические, а ацетиленовые соединения менее токсичны, чем олефиновые и особенно алифатические [Йоффе, 1988].

В литературе отмечают особые свойства ЧАС, содержащих длинноцепной ацетиленовый радикал, в частности их повышенная бактерицидная активность [Лиманов, 1975]. Поэтому мы поставили задачу выяснить влияние длины и числа алкильных и алкинильных групп в ЧАС на бактерицидные и фунгицидные свойства этих веществ.

Экспериментальные данные относительно чувствительности микроорганизмов к химиотерапевтическим препаратам, полученным нами диско-диффузионным методом, даны в табл. 3, в которой представлены все классы микроорганизмов (бактерии и грибы), имеющие эпидемиологическое значение.

Таблица 3. Диаметр зоны подавления роста тест-культуры микроорганизмов при внесении растворов ацетиленовых ЧАС

Table 3. The diameter of the growth suppression zone of the test-culture of microorganisms when applying solutions of acetylene QAS

ЧАС QAS	Тест-культура Test-culture						
	1	2	3	4	5	6	7
I	0	0	0	0	20	25	0
II	15	15	0	0	0	0	0
III	0	0	0	15	10	12	10
IV	20	20	0	20	30	17	0
V	30	20	0	20	30	17	0

Примечание / Note. **1** – *Staphylococcus aureus*, **2** – *Escherichia coli*, **3** – *Proteus vulgaris*, **4** – *Proteus mirabilis*, **5** – *Penicillium* spp., **6** – *Bacillus cereus*, **7** – *Saccharomyces cerevisiae*.

ЧАС в зависимости от строения проявляют избирательное биологическое действие. Данные табл. 3 позволяют заключить, что *Proteus vulgaris* резистентна ко всем образцам ЧАС, а рост *Saccharomyces cerevisiae* подавляется только соединением III. В отношении культур *Staphylococcus aureus*, *Escherichia coli*, *Proteus vulgaris*, *P. mirabilis* и *Penicillium* spp. иодид три-октилметиламмония (V), содержащий только алкильные группы, и диацетиленовый бромид ди-н-октилдигепт-2-иниламмония (IV) оказывают в равной степени более сильный ингибирующий эффект, чем моноацетиленовые ЧАС (I–III). При этом бактериостатическое действие иодида три-н-октилметиламмония (V) на *Staphylococcus aureus* было более выраженным по сравнению с бромидом ди-н-октилдигепт-2-иниламмония (IV). Отметим, что среди всех исследованных нами моноацетиленовых ЧАС (I–III) именно бромид три-н-октилпроп-2-иниламмония (I) оказывал наиболее сильное химиотерапевтическое воздействие на рост *Bacillus cereus*. В то же время избирательность биологического действия моноацетиленовых ЧАС, а именно эффект соединения I на *Penicillium* spp. и *Bacillus cereus*, соединения II – на *Staphylococcus aureus* и *Escherichia coli*, соединения III – на *Proteus mirabilis*, *Penicillium* spp.,

Bacillus cereus и *Saccharomyces cerevisiae*, теоретически может позволить подавлять некоторые виды микроорганизмов, не влияя на жизнеспособность других. Особенно важным может оказаться тот факт, что иодид три-н-октилгепт-2-иниламмония (II) ингибирует рост культуры *Saccharomyces cerevisiae*, на которую не воздействуют другие исследованные в данной работе химиотерапевтические препараты. Это соединение можно было бы использовать как добавку к применяемым в настоящее время мягким дезинфицирующим средствам.

Кроме того, ввиду сравнительно быстрого формирования и распространения резистентных к ЧАС видов микроорганизмов применение ацетиленовых ЧАС, с которыми они пока не контактировали, может привести к разработке новых эффективных бактерицидных и фунгицидных средств.

Продолжением нашей работы было исследование антимикробных свойств растворов различной концентрации ацетиленовых ЧАС методом серийных разведений по отношению к различным тест-культурам микроорганизмов [МУК..., 2004]. Результаты этих исследований представлены в табл. 4.

Из таблицы следует, что диапазон минимальной подавляющей концентрации соеди-

Таблица 4. Минимальная подавляющая концентрация (МПК, %) ацетиленовых ЧАС по отношению к тест-культурам микроорганизмов

Table 4. The minimum suppressive concentration (MSC, %) of acetylene QAS in relation to the test-cultures of microorganisms

ЧАС, МПК (%), QAS, MSC (%)	Тест-культура Test-culture											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
I	0,1	0,01	0,01	0,01	0,01	0,001	0,1	0,001	0,001	0,001	0,01	0,001
VI	1	0,1	0,001	0,001	0,001	0,001	1	0,0001	0,0001	0,001	0,0001	0,0001
VII	1	1	0,01	0,01	0,01	0,01	1	0,0001	0,01	0,0001	0,1	0,0001
VIII	1	0,0001	0	0,1	0,1	0,01	0	0,1	0,0001	1	0	1
IX	0	0	0	0	0	0,01	0	1	0,1	0,1	0,1	0
X	0	0	-	-	1	-	-	0,01	1	1	-	0
XI	0	1	-	-	1	-	-	1	0,01	1	-	0
XII	0	0	-	0	0	-	0	0	0	0	-	-
XIII	0	0	-	0	0	-	0	0	0	0	-	-

Примечание / Note. 1 – *Proteus mirabilis*; 2 – *Proteus vulgaris*; 3 – *Salmonella typhimurium*; 4 – *Pseudomonas aeruginosa*; 5 – *Escherichia coli*; 6 – *Shigella sonne*; 7 – *Serratia marcescens*; 8 – *Staphylococcus aureus*; 9 – *Candida albicans*; 10 – *Saccharomyces cerevisiae*; 11 – *Penicillium* spp.; 12 – *Bacillus cereus*.

нения I для исследованных штаммов микроорганизмов составляет от 0,1 до 0,0001 %, а соединений VI и VII – от 1 до 0,0001 %. При этом для данных соединений в отношении *Proteus mirabilis*, *P. vulgaris* и *Serratia marcescens* наблюдается явное понижение ингибирующей активности с удлинением ацетиленовой цепи (МПК возрастает до 1 %).

Таким образом, эти ацетиленовые ЧАС являются очень эффективными дезинфицирующими соединениями и проявляют антимикробную активность, в 100 раз превышающую аналоги, обладают широким спектром действия при низких концентрациях действующих веществ.

Соединения VIII и IX, содержащие наряду с пропаргильным заместителем более длинные октадецильный и особенно три додецильных заместителя, обладают более узким диапазоном противомикробных свойств. Однако и укорочение длины заместителей в ацетиленовых ЧАС (соединения X, XII, XIII), а также переход к гидрохлориду триоктиламина (XI) приводит к ослаблению, а затем и потере этих свойств.

С целью оценки эффективности противомикробных свойств ацетиленовых ЧАС мы сравнили полученные нами результаты с известными в литературе. В качестве препарата сравнения нами выбраны данные для алкилдиметилбензил-аммония хлорида (АДБАХ) [Шестопалов и др., 2019]. Это соединение с различными добавками содержится в дезинфицирующих средствах «Аламинол» (ФГУП ГНЦ «НИОПИК», Россия), «Анавидин-Комплит» (СПК ИриОХ, Россия), «ДеМоС» (ООО «ЛиГ», Россия), АДБАХ (бензалкония хлорид), «Катамин АБ» (ЗАО «НПФ Бурсинтез-М», Россия), «Arquad MCB» (Akzo Nobel Surface Chemistry AB, Швеция), «Varquat DM» (Lonza Ltd, Швейцария) и т. д.

Как указано выше, для ацетиленовых ЧАС I, VI–VIII во многих случаях МПК намного ниже, чем в смесях промышленных препаратов с различными добавками. Кроме того, преимуществом наших новых ЧАС является то, что микроорганизмы пока не могут иметь к ним резистентности и эти соединения образуются с высокими выходами в мягких условиях: в легколетучих неполярных растворителях при смешении третичных аминов с пропаргилгалогенидами при комнатной температуре (предельные ЧАС получают в гораздо более жестких условиях). К сожалению, мы не можем корректно говорить о статистически значимой разнице между нашими препаратами и препаратами сравнения, поскольку алкильная группа R в молекулах хлорида алкилдиметилбензил-аммония в зависимости от условий синтеза может содержать от 10 до 18 атомов

углерода (от числа C зависит МПК); кроме того, наши штаммы, за исключением штамма *Candida albicans* 10231 АТСС, не полностью совпадают с используемыми в литературе (см., например, [Шестопалов и др., 2019], табл. 3, АДБАХ). Однако для штамма *Candida albicans* 10231 АТСС минимальная эффективная концентрация АДБАХ составляет 0,3 % [Шестопалов и др., 2019], в то время как наши реагенты (за исключением соединения X) проявляют активность по отношению к этому штамму в концентрациях 0,0001–0,1 %. На основании представленной в настоящей статье совокупности данных по действию ацетиленовых ЧАС на тест-культуры микроорганизмов нами получен патент на дезинфицирующие растворы ацетиленовых ЧАС [Патент..., 2020].

Согласно [Патент..., 2000], авторами предлагается дезинфицирующий водный раствор на основе хлорида алкилдиметилбензил-аммония (10,0–12,0 мас. %), щелочного агента (5,0–10,0 мас. %), изопропилового спирта (8,0–12,0 мас. %), к которому чувствительны *Staphylococcus aureus* и *Escherichia coli* M-17. Минимальная подавляющая концентрация по отношению к *Staphylococcus aureus* и *Escherichia coli* M-17 составляет 0,0025 и 0,001 мас. % соответственно. Антимикробные составы ацетиленовых ЧАС, разработанные нами, подавляют рост бактерий в тех же массовых концентрациях (*Escherichia coli* M-17 и *Staphylococcus aureus*, соль VI) или в концентрациях на порядок ниже (*Staphylococcus aureus*, соли VI и VII) тех, которые приводятся в литературе.

Заключение

Таким образом, ацетиленовые четвертичные аммониевые соли обладают более широким спектром противомикробной активности, рабочие растворы реагентов эффективны в более низких концентрациях по сравнению с описанными в литературе. Поскольку ацетиленовые ЧАС неизвестны и не встречаются в свободном виде в природе, отсутствует приобретенная микроорганизмами резистентность. Подчеркнем еще раз, что синтез ацетиленовых четвертичных аммониевых солей происходит в мягких условиях с количественными выходами. В настоящее время нами проводятся исследования с твердыми (более удобными для работы, чем масла) моно- и диацетиленовыми ЧАС.

Литература

Андреев В. П., Зачиняева А. В., Ремизова Л. А. Бактерицидные и фунгицидные свойства ацетилено-

вых четвертичных аммониевых солей // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Сер. Естеств. и технич. науки. 2012. № 4. С. 47–51.

Андреев В. П., Вукс Е. М., Кочеткова Е. В., Ремизова Л. А., Фаворская И. А. Кватернизация ацетиленовых аминов 2-акинил и алкилгалогенидами // Журнал органической химии. 1979. Т. 15, вып. 3. С. 464–467.

Гудзь О. В. Итоги и перспективы клинического применения дезинфекционных средств из группы четвертичных аммониевых соединений // Провизор. 1998. Вып. 12. С. 27–39.

Йоффе Б. С., Бабаян Е. П., Злотник Р. Е. Синтез и применение катионных ПАВ. М.: НИИТЕХИМ, 1988. 42 с.

Королюк А. М., Сбойчаков В. Б. Медицинская микробиология. СПб.: ЭЛБИ, 1999. С. 63–64.

Крученок Т. Б. Научные основы направленного поиска новых дезинфицирующих средств и изучения механизма их действия // Проблемы дезинфекции и стерилизации: Сб. науч. трудов. М., 1985. С. 6–13.

Лиманов М. О., Иванов С. Б., Крученок Т. Б. Синтез и бактерицидная активность катионных поверхностно-активных веществ, содержащих асимметричный атом азота // Химико-фармацевтический журнал. 1984. № 6. С. 703–706.

Лиманов В. Е., Эпштейн А. Е., Скворцова Е. К., Арефьева Л. И. 5-я Всесоюзная конференция по химии ацетилена. Тбилиси, 1975. С. 94.

Ляпунов Н. А., Бобылева Л. Г., Иванов Л. В., Грецкий В. М., Чуева И. Н., Рудько А. П. Исследование катионных поверхностно-активных веществ – солей алкиламидопропил-диметилбензиламмония // Фармация. 1984. Т. 33, № 3. С. 26–30.

МУК 4.12.1890-04. М.: Минздрав России, 2004. 92 с.

Патент РФ № 2730525. Дезинфицирующий раствор. Оpubл. 24.08.2020. Бюл. № 24.

Патент РФ № 2146151. Дезинфицирующее средство. Оpubл. 10.03.2000. Бюл. № 7.

Писько Г. Т., Овчинников В. Г., Гудзь О. В., Смирнова Н. А., Тарасенко В. С. Противомикробные свойства производных гексаметилендиамина, содержащих остатки высокомолекулярных спиртов // Физиологически активные вещества. 1984. Вып. 16. С. 54–57.

Шестопалов Н. В., Федорова Л. С., Скопин А. Ю. Антимикробная активность и минимальные эффективные концентрации химических соединений, входящих в состав дезинфекционных средств // Гигиена и санитария. 2019. Т. 98, № 10. С. 1031–1036. doi: 10.18821/0016-9900-2019-98-10-1031-1036

Best M., Sattar S. A., Springthorpe V. S., Kennedy M. E. Efficacies of selected disinfectants against *Mycobacterium tuberculosis* // J. Clin. Microbiol. 1990. Vol. 10. P. 2234–2239.

Girardo P., Reverdy M. E., Martra A., Fleurette J. Determination de la concentration minimale bactericide de trois antiseptiques et un desinfectant sur S 80 soutes de bacilles gram negatif d'origine hospitaliere // Pathol. Biol. 1989. No. 5. P. 605–611.

Jennings M. C., Minbiole K. P. C., Wuest W. M. Quaternary ammonium compounds: An antimicrobial

mainstay and platform for innovation to address bacterial resistance // ACS Infect. 2015. Vol. 1. P. 288–303.

Kabara J. J., McKillip W. J., Sedor E. A. Aminimides: I. Antimicrobial effect of some long chain fatty acid derivatives // J. Am. Oil Chem. Soc. 1975. Vol. 52, no. 8. P. 316–317.

Li F., Weir M., Xu H. Effects of quaternary ammonium chain length on antibacterial bonding agents // J. Dent. Res. 2013. Vol. 92. P. 932–938.

Makvandi P., Jamaledi R., Jabbari M., Nikfarjamb N., Borzacchiello A. Antibacterial quaternary ammonium compounds in dental materials: A systematic review // Dent. Mater. 2018. Vol. 34, no. 6. P. 851–867.

Russell A. D. Bacterial spores and chemical sporicidal agents // Clin. Microbiol. 1990. Vol. 2. P. 99–119.

References

Andreev V. P., Zachinyayeva A. V., Remizova L. A. Bactericidal and fungicidal properties of acetylenic quaternary ammonium salts. *Proceedings of Petrozavodsk State University. Ser. Nat. and Tech. Sciences.* 2012;4:47–51. (In Russ.)

Andreev V. P., Vuks E. M., Kochetkova E. V., Remizova L. A., Favorskaya I. A. Quaternization of acetylenic amines with 2-akynyl and alkyl halides. *Zhurnal organicheskoi khimii = Russian Journal of Organic Chemistry.* 1979;15(3):464–467. (In Russ.)

Gudz' O. V. Results and prospects of the clinical usage of disinfectants from the quaternary ammonium compounds group. *Provizor = Pharmacist.* 1998;12: 27–39. (In Russ.)

Ioffe B. S., Babayan E. P., Zlotnik R. E. Synthesis and application of cationic surfactants. Moscow: NIITEHIM; 1988. 42 p. (In Russ.)

Korolyuk A. M., Sboichakov V. B. Medical microbiology. St. Petersburg: ELBI; 1999. P. 63–64. (In Russ.)

Kruchenok T. B. Scientific foundations of directed search for new disinfectants and study of their mode of action. *Problemy dezinfektsii i sterilizatsii = Issues of Disinfection and Sterilization.* Moscow; 1985. P. 6–13. (In Russ.)

Limanov M. O., Ivanov S. B., Kruchenok T. B. Synthesis and bactericidal activity of cationic surfactants containing an asymmetric nitrogen atom. *Khimiko-farmatsevticheskii zhurnal = Pharmaceutical Chemistry Journal.* 1984;6:703–706. (In Russ.)

Limanov V. E., Epshtein A. E., Skvortsova E. K., Aref'eva L. I. 5th All-Union conference on the acetylene chemistry. Tbilisi; 1975. P. 94. (In Russ.)

Lyapunov N. A., Bobileva L. G., Ivanov L. V., Gretskii V. M., Chueva I. N., Rud'ko A. P. Study of cationic surfactants - alkylamidopropyl-dimethylbenzylammonium salts. *Farmatsiya = Pharmacy.* 1984;33(3):26–30. (In Russ.)

Methodological guidelines (MUK) 4.12.1890-04. Moscow: Minzdrav Rossii; 2004. 92 p. (In Russ.)

Pis'ko G. T., Ovchinnikov V. G., Gudz' O. V., Sмирнова Н. А., Тарасенко В. С. Antimicrobial properties of hexamethylenediamine derivatives containing residues of macromolecular alcohols. *Fiziologicheski aktivnye veshchestva = Physiologically Active Substances.* 1984;16:54–57. (In Russ.)

Russian patent No. 2730525. August 24, 2020. (In Russ.)
Russian patent No. 2146151. March 10, 2000. (In Russ.)
Shestopalov N. V., Fedorova L. S., Skopin A. Yu. Antimicrobial activity and minimum effective concentrations of chemical compounds found in disinfectants. *Hygiene and Sanitation, Russian Journal*. 2019;98(10):1031–1036. (In Russ.)
Best M., Sattar S. A., Springthorpe V. S., Kennedy M. E. Efficacies of selected disinfectants against *Mycobacterium tuberculosis*. *J. Clin. Microbiol.* 1990. Vol. 10. P. 2234–2239.
Girardo P., Reverdy M. E., Martra A., Fleurette J. Determination de la concentration minimale bactericide de trois antiseptiques et un desinfectant sur S 80 soutes de bacilles gram negatif de d'origine hospitaliere. *Pathol. Biol.* 1989. No. 5. P. 605–611.

Jennings M. C., Minbiole K. P. C., Wuest W. M. Quaternary ammonium compounds: An antimicrobial mainstay and platform for innovation to address bacterial resistance. *ACS Infect.* 2015. Vol. 1. P. 288–303.
Kabara J. J., McKillip W. J., Sedor E. A. Aminimides: I. Antimicrobial effect of some long chain fatty acid derivatives. *J. Am. Oil Chem. Soc.* 1975. Vol. 52, no. 8. P. 316–317.
Li F., Weir M., Xu H. Effects of quaternary ammonium chain length on antibacterial bonding agents. *J. Dent. Res.* 2013. Vol. 92. P. 932–938.
Makvandi P., Jamaledi R., Jabbari M., Nikfarjamb N., Borzacchiello A. Antibacterial quaternary ammonium compounds in dental materials: A systematic review. *Dent. Mater.* 2018. Vol. 34, no. 6. P. 851–867.
Russell A. D. Bacterial spores and chemical sporicidal agents. *Clin. Microbiol.* 1990. Vol. 2. P. 99–119.

Поступила в редакцию / received: 09.09.2022; принята к публикации / accepted: 22.09.2022.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Андреев Владимир Петрович

д-р хим. наук, профессор
e-mail: a-alex@rkmail.ru

Зачиняева Анна Владимировна

д-р биол. наук, доцент
e-mail: anvz60314@gmail.com

Соболев Павел Сергеевич

канд. хим. наук, доцент
e-mail: 16862.10.ns@gmail.com

Зачиняев Ярослав Васильевич

д-р хим. наук, профессор
e-mail: iaroslavas@hotmail.com

CONTRIBUTORS:

Andreev, Vladimir

Dr. Sci. (Chem.), Professor

Zachinjaeva, Anna

Dr. Sci. (Biol.), Associate Professor

Sobolev, Pavel

Cand. Sci. (Chem.), Associate Professor

Zachinjaev, Yaroslav

Dr. Sci. (Chem.), Professor

УДК 578.08 : 591.111 : 639.1

ВЗЯТИЕ, ХРАНЕНИЕ И ЛАБОРАТОРНАЯ ДИАГНОСТИКА БИОЛОГИЧЕСКОГО МАТЕРИАЛА ПРИ ДОБЫЧЕ ДИКИХ ЖИВОТНЫХ

М. А. Кошурникова*, И. А. Домский

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

В настоящее время возрастает роль лабораторной диагностики как источника информации, позволяющей оценить состояние биологического материала в определенный период времени. В судебно-медицинской практике имеется большое количество работ, в которых представлены результаты сравнительного изучения показателей крови, взятой у живых организмов и после смерти. Получение биоматериала от диких животных в природных условиях сложно и проблематично. Зарубежные исследователи взятие биоматериала производят путем иммобилизации животных с помощью лекарственных препаратов, которые могут оказывать влияние на результаты работы. Получение биоматериала от диких животных, добытых с помощью огнестрельного оружия, в целях осуществления научно-исследовательской деятельности представляется наиболее простым и реальным способом. Смерть животного от огнестрельного ранения наступает мгновенно или в большинстве случаев агональный период не превышает нескольких минут, что соответствует молниеносному темпу ее наступления. Изменения в органах и тканях практически отсутствуют. Проведенные нами морфологические, биохимические, иммунологические и гормональные исследования сыворотки крови от диких животных, добытых путем отстрела, имеют более корректные значения по сравнению с таковыми после анализа проб, полученных путем иммобилизации животных. С учетом накопленного нами практического опыта и данных литературы рекомендуем к применению методику по взятию и хранению биоматериала, которая в полной мере обеспечит всесторонность и полноту исследования. Представляется возможным получение данных по физиологическим показателям добытых путем отстрела диких животных и их сопоставление с показателями живых животных.

Ключевые слова: дикие животные; танатогенез; биоматериал; лабораторная диагностика

Для цитирования: Кошурникова М. А., Домский И. А. Взятие, хранение и лабораторная диагностика биологического материала при добыче диких животных // Труды Карельского научного центра РАН. 2022. № 7. С. 75–84. doi: 10.17076/eb1515

M. A. Koshurnikova*, I. A. Domskiy. SAMPLE COLLECTION, STORAGE AND LABORATORY ANALYSIS OF BIOLOGICAL MATERIAL DERIVED FROM HUNTER HARVESTED WILD ANIMALS

Professor Zhitkov Federal State Budgetary Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming (79 Preobrazhenskaya St., 610000 Kirov, Russia),
*Koshurnikova@vniioz-kirov.ru

Currently, the role of laboratory diagnostics as a source of information for assessing the state of biological material in a certain time period is rising. Forensic medical literature abides in reports on the laboratory study of cadaveric blood and the comparison of its indicators with those of living blood. Sampling biomaterial from animals in the wild is quite challenging. Foreign researchers take biomaterial by immobilizing animals with drugs, which can affect the results. Taking biomaterial from wild animals harvested by shooting in order to carry out research seems to be the easiest and most realistic solution. The death of an animal from a gunshot wound occurs instantly or, in most cases, the agonal period does not exceed several minutes, which corresponds to a fulminant onset of death. There are practically no changes in organs and tissues. Our morphological, biochemical, immunological and hormonal studies of blood serum from wild animals taken by shooting methods have demonstrated their effectiveness. Based on our own experience and data from the literature, we recommend a technique for taking and storing biomaterial, which will fully ensure that a study is comprehensive and complete. It seems possible to obtain scientific data on the physiological parameters of wild animals taken by shooting and to compare these results with those from live animals.

Keywords: wild animals; thanatogenesis; biomaterial; laboratory diagnostics

For citation: Koshurnikova M. A., Domskiy I. A. Sample collection, storage and laboratory analysis of biological material derived from hunter harvested wild animals. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2022. No. 7. P. 75–84. doi: 10.17076/eb1515

Проблема получения качественного биоматериала от диких животных в природных условиях остается одной из главных при проведении исследований. В зарубежных странах взятие биоматериала чаще всего производят путем иммобилизации животных с вертолета при помощи химических средств, таких как эторфин [Rostal et al., 2012], тиофентанил или карфентанил [Becker et al., 2010], комбинации медетомидина и кетамина [Miller et al., 2013]. При этом применение лекарственных препаратов для обездвиживания животных влияет на изменения параметров крови, что должно учитываться при оценке полученных результатов [Johnson et al., 2010]. Различия в показателях крови у животных, отловленных физическими методами и при анестезии, были зарегистрированы у нескольких видов диких копытных, например, у благородного оленя (*Cervus elaphus* (Linnaeus, 1758)) [Marco, Lavin, 1999], белохвостого оленя (*Odocoileus virginianus* (Zimmermann, 1780)) [Wesson et al., 1979].

Важно отметить, что взятие биоматериала у животных с применением наркоза осложняется еще и тем, что данный метод является дорогостоящим и требует применения препаратов строгой отчетности, включенных в перечень нар-

котических средств, психотропных веществ и их прекурсоров, подлежащих контролю в Российской Федерации [Постановление..., 1998].

В настоящее время получение биоматериала в целях осуществления научно-исследовательской деятельности представляется наиболее возможным при добыче диких животных с помощью огнестрельного оружия. В связи с этим считаем важным проанализировать имеющиеся литературные сведения по танатогенезу (механизму смерти) – последовательности структурно-функциональных нарушений, вызванных взаимодействием организма с повреждающими факторами, которые приводят к смерти [Судебная..., 2012]. В судебно-медицинской литературе установлению давности наступления смерти и темпа умирания посвящено достаточное количество работ [Кильдюшов и др., 2004; Збруева и др., 2013; Джувалюков и др., 2017; Пиголкин и др., 2019].

Особо пристального внимания и детального изучения заслуживает премортальный (агональный) период танатогенеза, который представляет собой отрезок времени, прошедший между фатальным травматическим или иным воздействием и моментом смерти [Поздеев, 2004; Налетова и др., 2018]. В настоящее

время установление продолжительности премортального периода осуществляется путем проведения комплексного морфологического, макро- и микроскопического, иммуногистохимического исследования [Богомолов и др., 2012; Путинцев, Богомолов, 2016; Путинцев и др., 2017; Джувалыков и др., 2017]. По результатам данной комплексной оценки установлено пять видов темпа наступления смерти [Путинцев и др., 2018]:

- молниеносный (агональный период не более 15–30 минут);
- быстрый (агональный период от 30 минут до 2 часов);
- средний (агональный период от 2 до 6 часов);
- медленный (агональный период от 6 до 12 часов);
- длительный (агональный период более 12 часов).

Важно отметить, что смерть животного от огнестрельного ранения происходит молниеносно или в большинстве случаев агональный период не превышает нескольких минут, что соответствует первому виду вышеуказанной классификации.

Показано, что, вне зависимости от причины смерти, если агональный период не превышает 15–30 минут, отек легких и мозга отсутствует или выражен незначительно [Богомолов и др., 2012; Путинцев и др., 2017, 2018]. При гистологическом исследовании отмечено полнокровие капиллярного русла внутренних органов, в особенности легких и коры почек, свежие кровоизлияния в ткани легких без реактивных изменений. В ткани ретикулярной формации головного мозга установлено набухание нейронов с очаговым реактивным кариолизом и цитолизом при отсутствии глиальной реакции.

Установлено, что при смерти без агонии или когда ее продолжительность не превышает 15 минут гистологические изменения происходят в виде минимальных проявлений отека, главным образом перичеллюлярного, а также набухания макроцитов ретикулярной формации и клеток Пуркинье мозжечка [Путинцев, Богомолов, 2014]. В миокарде регистрируются признаки сердечного танатогенеза в виде диффузной фрагментации, цитолиза и волнообразная извитость кардиомиоцитов. Отсутствуют, как правило, полностью признаки диссеминированного внутрисосудистого свертывания (микротромбы не выявляются или встречаются в одном органе) и проявления респираторного дистресс-синдрома. Признаков шоковой перестройки гемодинамики в виде наличия первичной мочи в капсулах почечных клубочков не

регистрируется. Спазмированы специализированные замыкающие артерии легких и мозга [Эделев, 2019].

На основании анализа данных литературы, проведенного Coyle с соавторами [2014], выявлены единичные работы, посвященные биохимическим показателям агонального периода. К примеру, Perry с соавторами [1982] указывают, что при увеличении агонального периода наблюдается достоверное снижение активности глутаматдекарбоксилазы, фосфофруктокиназы, рН. При этом в тканях головного мозга увеличивается содержание фенилаланина, лизина, лейцина и триптофана. В работе [Tran, Palmier, 2016] установлено отсутствие влияния продолжительности премортального периода на уровень иммуноглобулинов класса Е в сыворотке крови.

В настоящее время происходит возрастание роли лабораторной диагностики как источника необходимой информации, позволяющей оценить состояние биологического материала в конкретный отрезок времени [Асташкина и др., 2020]. Лабораторная диагностика трупного материала обладает большим, но до сих пор в полной мере не востребованным потенциалом, способным помочь качественно и в установленные сроки решать поставленные задачи. Во многом это связано с недооценкой всей глубины и полезности той информации, которую содержат результаты указанных лабораторных исследований. Такого рода данные, полученные на современных аналитических приборах высокой точности и с возможностью регистрации опережающих изменений в развитии патологических состояний организма, все чаще применяются в судебно-медицинской практике [Авраменко и др., 2012; Rousseau et al., 2018; Акимов и др., 2019; Пиголкин и др., 2019].

В подтверждение вышесказанного приведем некоторые результаты нашей работы с трупным материалом, а также их сравнение с данными исследователей, получавших биоматериал другими способами.

Получение биоматериала от умерщвленных путем отстрела животных позволяет регистрировать реакции организма на внешнее воздействие, такие как инфекции, инвазии, нарушения обменных процессов. Так, в нашей работе на основании серологических исследований сыворотки крови охотничьих видов животных, добытых с помощью огнестрельного оружия, мы установили диагностически значимые титры антител к возбудителю боррелиоза – *B. burgdorferi* [Перевозчикова и др., 2007; Перевозчикова, Домский, 2009; Koshurnikova, Domskiy, 2013; Koshurnikova et al., 2019]. При биохими-

ческих исследованиях сыворотки крови лося (*Alces alces* (Linnaeus, 1758)) с диагностически значимыми титрами антител к возбудителю боррелиоза установлены достоверные увеличения концентраций общего белка, аспартат-аминотрансферазы (АСТ), аланиламинотрансферазы (АЛТ), лактатдегидрогеназы (ЛДГ), щелочной фосфатазы и креатинина [Березина и др., 2017] по сравнению с животными, сыворотка крови которых не имела антител к данному возбудителю. Данные литературы подтвердили наши результаты. Кроме этого, нами установлено, что биохимические, иммунологические показатели сыворотки крови, полученной от отстрелянных животных, наиболее полно соответствуют тем, которые могут наблюдаться в интактном организме [Перевозчикова и др., 2012; Koshurnikova et al., 2014; Кошурникова и др., 2018, 2019, 2021]. Так, при анализе гематологических показателей лосей (*Alces alces* (L., 1758)), кровь от которых получена нами после отстрела, и их сопоставлении с результатами зарубежных и отечественных исследователей, использовавших другие способы взятия крови, установлено, что наши данные несколько отличались в количественном отношении [Кочанова, 1964; Becker et al., 2010; Rostal et al., 2012]. Тем не менее, несмотря на количественные различия, закономерность по большинству показателей у взрослых животных и молодняка до года соблюдалась.

Биохимические методы позволяют регистрировать изменения на молекулярном уровне, предшествующие морфологическим нарушениям. Они могут служить маркерами конкретных патологических состояний организма, расширяя возможности экспертных изысканий, что доказывает перспективность их применения [Авраменко и др., 2012; Belizario et al., 2015; Швырева и др., 2016; Woydt et al., 2018].

Rostal и соавторы [2012], использовавшие метод наркоза для получения биоматериала, описывали схожую с нашими результатами тенденцию по биохимическим показателям крови. Однако в исследованиях [Becker et al., 2010; Miller et al., 2013], авторы которых применили аналогичный указанному метод, получены данные, отличающиеся от наших. Так, в результате наших исследований, при которых использован метод отстрела, выявлено, что у европейского лося уровень общего белка в сыворотке крови зависит от рациона питания и сезона взятия проб [Кошурникова и др., 2018]. Важно, что этот показатель был ниже, чем у ширасских лосей, исследованных Becker с соавторами [2010]. В то же время данные по концентрации общего белка у молодых и взрослых особей норвеж-

ских лосей и северного оленя, представленные в работах [Rostal et al., 2012; Miller et al., 2013], практически совпадают с результатами наших работ [Кошурникова и др., 2018], а содержание креатинина в сыворотке крови животных было аналогичным. Таким образом, способ добычи диких животных может сказаться на некоторых биохимических параметрах сыворотки крови и должен учитываться при сравнительных исследованиях. Представленные в работах данные исследований, где материал получен после смерти животных, коррелируют между собой. Например, концентрация тестостерона в сыворотке крови, полученной нами при добыче диких кабанов путем отстрела [Кошурникова и др., 2021] и после убоя содержащихся в условиях фермерского хозяйства хряков и кабанов [Сеин и др., 2015; Павлов, 2017], имеет схожую сезонную динамику. Более высокий уровень тестостерона у диких кабанов обеспечивает существование и выживание вида в природе. Отмечена высокая корреляция концентрации тестостерона с качеством спермы [Chacur, Oba, 2005; Chacur et al., 2013]. Таким образом, результаты наших исследований доказывают применимость использования биоматериала от животных, добытых с помощью огнестрельного оружия.

Исходя из нашего практического опыта, приведем некоторые особенности работы с трупным биоматериалом.

Набор, взятие, хранение и подготовка биоматериала достаточно подробно описаны в регламенте, изложенном в приказе Минздравсоцразвития от 12.05.2010 № 346н [Приказ..., 2010]. При судебно-медицинском вскрытии трупа исследованию подлежат его органы, ткани и биологические жидкости (биоматериал), такие как кровь, моча, перикардальная жидкость, фрагменты тканей печени, миокарда, скелетных мышц, подкожной основы [Асташкина и др., 2020]. Наиболее интересными для изучения, по нашему мнению, являются следующие биологические жидкости:

– цельная кровь (сыворотка, плазма) из крупных вен: яремной (*v. jugularis*), краниальной поллой (*v. cavacranialis*), каудальной поллой (*v. cavacaudalis*), бедренной (*v. femoralis*), непарной грудной левой (*v. thoracica azygos sinister*) – у лосей, кабанов; непарной грудной правой (*v. thoracica azygos dexter*) – у медведей и различных видов хищных, а также кровь из синусов твердой оболочки головного мозга, левого и правого желудочка сердца.

В настоящее время определяются следующие показатели: эритро-, лейко- и тромбоцитарные показатели; морфометрические

параметры клеток крови; показатели неспецифического иммунитета (белковые фракции, бактерицидная и лизоцимная активность сыворотки крови, общие иммуноглобулины, циркулирующие иммунные комплексы); биохимические показатели (активность аланинаминотрансферазы, аспартатаминотрансферазы, коэффициент де Ритиса, уровень мочевины, активность щелочной фосфатазы, холинэстеразы, содержание общего белка, альбумина, активность альфа-амилазы, содержание прямого и общего билирубина, креатинина, глюкозы, миоглобина, сердечного тропонина I, метгемоглобина, карбоксигемоглобина, гликозилированного гемоглобина, фруктозамина, активность гамма-глутамил-транспептидазы, содержание триглицеридов, кальция, натрия, калия, ревматоидный фактор, С-реактивный белок, содержание иммуноглобулинов класса E, активность триптазы, содержание прокальцитонина, В-хорионического гонадотропина, содержание гормонов);

– моча. Показатели для исследований: содержание билирубина, уробилиногена, глюкозы, миоглобина, кетонов;

– перикардальная жидкость. Показатели для исследований: содержание глюкозы, миоглобина, сердечного тропонина I.

Весь биологический материал должен быть в объеме не менее 1 мл [Асташкина и др., 2020].

С учетом данных литературы [Асташкина и др., 2020] и накопленного нами практического опыта рекомендуем к применению методику по взятию и хранению биоматериала, что в полной мере обеспечит всесторонность и полноту исследования в целом.

Особенности взятия биоматериала

Биоматериал от трупа должен быть взят не позднее 24 часов после наступления смерти. В наших исследованиях в абсолютном большинстве случаев при проведении отстрела охотничьих видов животных время отбора пробы составляет от 10 минут до 3 часов в зависимости от размера животного и вида охоты (индивидуальная, коллективная).

Допускается взятие биоматериала от трупа до 3 суток после наступления смерти (при отсутствии гнилостных изменений) для определения содержания гликогена, сердечного тропонина I, гликогемоглобина, мочевины, креатинина, метгемоглобина, активности холинэстеразы, глюкозы.

Биоматериал от трупа с загрязнениями и признаками гнилостных изменений исследованию не подлежит.

Запрещен контакт биоматериала с водой, мокрым инструментом, другими биологическими жидкостями и консервантами, кроме предусмотренных предстоящими исследованиями.

Запрещен набор крови из полостей тела.

Кровь из крупных вен, левого и правого желудочков сердца, верхнего сагиттального синуса твердой оболочки головного мозга, а также мочу и перикардальную жидкость следует изымать до извлечения органокомплекса в объеме не менее 1 мл; при невозможности набрать 1 мл (например, у мелких животных) можно изъять меньшее количество.

При необходимости разрешено однократное замораживание биоматериала и отсроченное исследование.

Взятый для биохимических исследований биоматериал допустимо хранить при температуре 4–8 °С не более 10 дней; по истечении этого срока биообъекты подлежат утилизации.

При необходимости возможно повторное или дополнительное исследование биохимических показателей в биообъектах до 10 дней после поступления объекта (при условии хранения при 4 °С), до 14 дней (определение содержания глюкозы, сердечного тропонина I), до 21 дня (определение содержания мочевины, креатинина) и до 6 месяцев (определение активности холинэстеразы, содержания гликогемоглобина); до 30 дней (за исключением определения активности альфа-амилазы и содержания метгемоглобина) при условии их хранения при –18 °С.

Каждую пробирку плотно тщательно закупоривают, маркируют и до отправления в лабораторию хранят в холодильнике при температуре 4 °С.

Техника взятия трупной крови

Кровь трупа, в особенности в первые часы после смерти, не утрачивает значения важной диагностической среды, помогающей уточнить функциональную роль обнаруженных на вскрытии изменений органов или установить правильный диагноз при отсутствии видимых морфологических изменений [Асташкина и др., 2020].

По данным Асташкиной и соавторов [2020], кровь необходимо изымать из трупа в первые 24 часа после смерти. Взятие крови в более поздние сроки нежелательно, так как в ней развиваются процессы аутолиза, влияние которых на показатели трудно учесть.

Взятие крови возможно как до, так и после извлечения органокомплекса. Это зависит от набора объектов и цели исследования, а также

возможности внести коррективы после проведенного вскрытия трупа. Четко установленных правил, касающихся технической стороны, не существует.

Взятие жидкости из перикардиальной полости необходимо производить после удаления грудины, особенно у крупных животных, когда осмотру доступна область сердца. Захватив пинцетом или пальцами рук переднюю часть перикарда посередине и приподняв вверх, разрезают ее. Разведя края разреза, шприцем или пипеткой забирают жидкость.

При изъятии крови из полостей сердца следует ориентироваться на переднюю межжелудочковую борозду, проходящую по границе между желудочками сердца и делящую переднюю поверхность сердца на два отдела: большой – правый, образованный передней стенкой правого желудочка, и меньший – левый, образованный стенкой левого желудочка. Кровь следует забирать путем прокалывания иглой шприца соответствующей стенки желудочка. Если по какой-либо причине это не удастся осуществить, необходимо сделать небольшие разрезы и забирать кровь любым пригодным инструментом или приспособлением, но индивидуальным для каждого отдела [Асташкина и др., 2020].

В заключение необходимо остановиться на оценке результатов исследования. Медицинские работники в своей работе в основном пользуются данными клинической медицины, которые адаптированы к судебно-медицинской практике [Асташкина и др., 2006, 2020; Горбунова и др., 2019], где «нормальные» величины лабораторных показателей определяют в ходе опытных клинических исследований на основании результатов измерения исследуемого анализа в большой популяции здоровых лиц или других биологических объектов, отобранных и сгруппированных по возрасту, полу, по биологическим и иным показателям. Полученные данные приводят к среднему значению, учитывая при этом статистически возможные стандартные отклонения его величины, получая диапазон значений, в котором располагаются референтные величины. Референтный интервал дает представление о нижней и верхней границах нормы показателя. Мы также рекомендуем придерживаться данной схемы для оценки результатов.

Таким образом, на основании собственных исследований установлено, что вышеуказанный метод получения биоматериала доказывает его применимость. Добычу диких животных с помощью огнестрельного оружия следует рассматривать как один из способов получения

качественного биоматериала для выполнения задач, поставленных перед исследователями в планах научной работы. Представляется возможным получение данных для научных исследований при изучении трупного материала, который характеризует физиологическое состояние организма, а их результаты вполне сопоставимы с результатами, полученными от живых особей, так как в абсолютном большинстве случаев смерть от огнестрельного ранения наступает без агонии или ее продолжительность не превышает 15 минут. Изложенное выше свидетельствует об актуальности использования данного метода в научно-исследовательских целях, а лабораторная диагностика трупного материала обладает огромным потенциалом, способным помочь качественно и в установленные сроки решать поставленные задачи.

Литература

- Авраменко Е. П., Зороастров О. М., Лоттер М. Г., Зороастров М. О. Биохимические исследования в диагностике отдельных видов скоропостижной и насильственной смерти // Вестник судебной медицины. 2012. № 4. С. 18–21.
- Акимов П. А., Терехина Н. А., Витер В. И., Баринков Е. Х. Постмортальная диагностика гипогликемической комы по биохимическому анализу стекловидного тела глаза // Современные проблемы науки и образования: электронный научный журнал. 2019. № 2. URL: <https://science-education.ru/ru/article/view?id=28609> (дата обращения: 21.10.2021).
- Асташкина О. Г., Власов Н. В. Значение и возможности судебно-биохимических исследований при дифференциальной диагностике различных видов патологических состояний // Проблемы экспертизы в медицине. 2006. № 4(24). С. 17–19.
- Асташкина О. Г., Шигеев В. Б., Шигеев С. В. Прикладная судебно-медицинская биохимия. М.: Гарт, 2020. 52 с.
- Березина Ю. А., Кошурникова М. А., Домский И. А., Беспятых О. Ю. Биохимические показатели крови лося с диагностически значимым титром антител к возбудителю боррелиоза // Международный вестник ветеринарии. 2017. № 3. С. 30–33.
- Богомолов Д. В., Фетисов В. А., Богомолова И. Н. Определение длительности умирания при различных видах смерти // Медицинские технологии, используемые при производстве судебно-медицинских экспертиз: сборник медицинских технологий / Сост. В. А. Клевно. М.: Компания Планета Земля, 2012. С. 147–148.
- Горбунова А. А., Дабаева В. К. Биохимический метод в исследовании живой и трупной крови // Тверской медицинский журнал. 2019. № 6. С. 28–34.
- Джуваляков П. Г., Богомолов Д. В., Путинцев В. А., Збруева Ю. В. Обобщение исследований по проблеме установления темпа смерти по морфологическим данным // Актуальные вопросы современной меди-

цины: Сб. матер. II Междунар. конф. Прикаспийских государств (Астрахань, 5–6 октября 2017 г.) / Ред. О. А. Башкина, О. В. Рубальский. Астрахань: Астраханский ГМУ, 2017. С. 44–46.

Збруева Ю. В., Джуваляков П. Г., Богомолов Д. В. Особенности переживания тяжелой политравмы в первые сутки госпитализации // Астраханский медицинский журнал. 2013. Т. 8, № 1. С. 88–90.

Кочанова Н. Е. Обмен веществ у лосей в летнее время // Труды Печоро-Ильчского государственного заповедника. Вып. 11. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1964. С. 31–54.

Кошурникова М. А., Березина Ю. А., Домский И. А. Результаты исследований крови лосей // Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы: VII Междунар. симп. (24–28 сентября 2018 г., Республика Карелия, Россия) / Науч. ред. П. И. Данилов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2018. С. 66–68.

Кошурникова М. А., Домский И. А., Березина Ю. А. Изучение сезонных и возрастных изменений концентрации половых гормонов у лосей (*Alcesalces*) методом иммуноферментного анализа // Иппология и ветеринария. 2019. № 4(34). С. 91–95.

Кошурникова М. А., Березина Ю. А., Домский И. А. Сезонные и возрастные изменения уровня тестостерона у кабанов (*Sus scrofa* L.) // Дальневосточный аграрный вестник. 2021. № 3(59). С. 37–43. doi: 10.24412/1999-6837-2021-3-37-43

Кильдюшов Е. М. Использование математического моделирования при определении давности наступления смерти новорожденных по значениям ректальной температуры: методические рекомендации. М.: РМАПО, РГМУ, 2004. 17 с.

Налетова Д. М., Бемянский К. Д. К анализу корреляций клинической картины с патоморфологическими и постмортальными биохимическими изменениями в организме пострадавших с политравмой // Журнал анатомии и гистопатологии. 2018. Т. 7, № 2. С. 50–57.

Павлов Е. В. Стимуляция воспроизводительной функции у хряков доменно-структурированными магнитными полями в сочетании с кормовой добавкой агромега: Дис. ... канд. биол. наук. Белгород, 2017. 176 с.

Перевозчикова М. А., Журавлев Д. М., Домский И. А. Диагностика иксодовых клещевых боррелиозов у охотничьих животных // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: Матер. Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 85-летию ВНИИОЗ (22–25 мая 2007 г.) / ГНУ ВНИИОЗ, РАСХН; под общ. ред. В. В. Ширяева. Киров, 2007. С. 335.

Перевозчикова М. А., Домский И. А. Переносчики и резервуарные хозяева в природных очагах иксодовых клещевых боррелиозов // Ветеринарная патология. 2009. № 1(28). С. 20–24.

Перевозчикова М. А., Березина Ю. А., Журавлев Д. М., Домский И. А. Морфологические показатели крови лосей (*Alce salces*) // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: Матер. Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 90-летию ВНИИОЗ им. проф. Б. М. Житкова (22–25 мая 2012 г.) / ГНУ ВНИИОЗ им. проф.

Б. М. Житкова Россельхозакадемии; под общ. ред. В. В. Ширяева. Киров, 2012. С. 459.

Пиголкин Ю. И., Ачкасов Е. Е., Глоба И. В. Анализ диссертационных работ по специальности 14.03.05 «Судебная медицина» (2015–2018) // Судебно-медицинская экспертиза, 2019. Т. 62, № 3. С. 54–59. doi: 10.17116/sudmed20196203154

Поздеев А. Р. Судебно-медицинская оценка дефектов лечения в премортальный период. Н. Новгород-Ижевск: Экспертиза, 2004. 143 с.

Постановление Правительства РФ от 30 июня 1998 г. N 681 «Об утверждении перечня наркотических средств, психотропных веществ и их прекурсоров, подлежащих контролю в Российской Федерации» (с изменениями и дополнениями).

Приказ Министерства здравоохранения и социального развития РФ от 12 мая 2010 г. № 346 н «Об утверждении Порядка организации и производства судебно-медицинских экспертиз в государственных судебно-экспертных учреждениях Российской Федерации».

Путинцев В. А., Богомолов Д. В. Возможности исследования ствольных отделов головного мозга для установления темпа умирания в судебно-медицинской танатологии // Медицинская экспертиза и право. 2014. № 3. С. 44–45.

Путинцев В. А., Богомолов Д. В. Этапы развития респираторного дистресс-синдрома как маркеры темпа умирания // Медицинская экспертиза и право. 2016. № 1. С. 35–36.

Путинцев В. А., Богомолов Д. В., Богомолова И. Н., Денисова О. П. Определение длительности и темпа умирания (наступления смерти) по морфологическим признакам. М.: ФГБУ РЦСМЭ, 2017. 32 с.

Путинцев В. А., Богомолов Д. В., Сундуков Д. В. Морфологические признаки различных темпов наступления смерти // Общая реаниматология. 2018. Т. 14, № 4. С. 35–43. doi: 10.15360/1813-9779-2018-4-35-43

Сеин О. Б., Сеин Д. О., Дураков В. А. Особенности биологической активности половых феромонов и эндокринной функции семенников у кабанов и домашних хряков в разные периоды года // Вестник Курской государственной сельскохозяйственной академии. 2015. № 8. С. 218–219.

Судебная медицина / Под ред. Ю. И. Пиголкина. 3-е изд., перераб. и доп. М.: ГЭОТАР-Медиа, 2012. 496 с.

Швырева О. В., Новоселов В. П., Савченко С. В., Полякевич А. С. Анализ проведения биохимических исследований в Новосибирском областном клиническом бюро судебно-медицинской экспертизы для диагностики отдельных видов смерти // Вестник судебной медицины. 2016. Т. 5, № 1. С. 31–35.

Эделев И. С. Совершенствование судебно-медицинской посмертной диагностики особенностей премортального периода: Дис. канд. ... мед. наук. Н. Новгород, 2019. 130 с.

Becker S. A., Kauffman M. J., Anderson S. H. Nutritional condition of adult female Shiras moose in north-west Wyoming // *Alces*. 2010. Vol. 46. P. 151–166.

Belizario J., Vieira-Cordeiro L., Enns S. Necroptotic cell death signaling and execution pathway: lessons

from knockout mice // *Mediators of Inflammation*. 2015. Vol. 24. P. 1–15. doi: 10.1155/2015/128076

Chacur M. G. M., Oba E. Heat stress in buffalo bulls *Bubalus bubalis*, evaluations of reproduction physiological characteristics // *Veterinária Notícias*. 2005. Vol. 11(1). P. 111–112.

Chacur M. G. M., Mizusaki K. T., Filho L. R. A. G., Oba E., Ramos A. A. Seasonal effects on semen and testosterone in zebu and taurine bulls // *Acta Scientiae Veterinariae*. 2013. Vol. 41. P. 1110.

Coyle S., Debattista M., Mason S., Ellershaw J. Investigation of biological changes at the end of life – a systematic review // *Supportive and Palliative Care*. 2014. Vol. 1. Suppl. 1. P. 1–110. doi: 10.1136/bmjspcare-2014-000654.109

Johnson D., Harms N. J., Larter N. C., Elkin B. T., Tabel H., Wei G. Serum biochemistry, serology, and parasitology of boreal caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in the Northwest Territories, Canada // *J. Wildl. Dis.* 2010. Vol. 46. P. 1096–1107. doi: 10.7589/0090-3558-46.4.1096

Koshurnikova M. A., Domskiy I. A. Lyme disease in suburban regions // *Beiträge zur Jagd- und Wildforschung*. 2013. Vol. 38. P. 349–353.

Koshurnikova M. A., Berezina Y. A., Domskiy I. A. Results of blood tests of wild boar males (*Sus scrofa* L., 1758) // 10th Int. symposium on wild boar and other suids. Slovenia. Velenje, 1–5 September. 2014. P. 124.

Koshurnikova M. A., Berezina Yu. A., Domskiy I. A. Regularities of Lyme disease foci formation and their monitoring // *Scientific research of the SCO countries: synergy and integration: Materials of the Intern. Conf.* 2019. P. 120–124.

Marco I., Lavin S. Effect of the method of capture on the haematology and blood chemistry of red deer (*Cervus elaphus*) // *Res. Vet. Sci.* 1999. Vol. 66. P. 81–84.

Miller A. L., Alina L. E., Oystein O., Arnejo J. M. Biochemical and hematologic reference values for free-ranging, chemically immobilized wild Norwegian Reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*) during early winter // *J. Wildl. Dis.* 2013. Vol. 49, no. 2. P. 221–228. doi: 10.7589/2012-04-115

Perry E. K., Perry R. H., Tomlinson B. E. The influence of agonal status on some neurochemical activities of postmortem human brain tissue // *Neurosci. Lett.* 1982. Vol. 29, iss. 3. P. 303–307.

Rostal M. K., Evans A. L., Solberg E. J. Hematology and serum chemistry reference ranges of free-ranging moose in Norway // *J. Wildl. Dis.* 2012. Vol. 48, no. 3. P. 548–559. doi: 10.7589/0090-3558-48.3.548

Rousseau G., Bergerat N., Drevin G., Reynier P., Jousset N. Thanatobiochemistry: post mortem study of the vitreous humor for the diagnosis of diabetic ketoacidosis death // *Ann. Biol. Clin.* 2018. Vol. 76, iss. 3. P. 245–250. doi: 10.1684/abc.2018.1348

Tran L., Palmiere C. Postmortem serum levels of total IgE // *Int. J. Leg. Med.* 2016. Vol. 130, no. 6. P. 1567–1573. doi: 10.1007/s00414-016-1398-0

Wesson J. A., Scaloni P. F., Kirkpatrick R. L., Mosby H. S., Butcher R. L. Influence of chemical immobilization and physical restraint on steroid hormone levels in blood of whitetailed deer // *Can. J. Zool.* 1979. Vol. 57. P. 768–776.

Woydt L., Bernhard M., Kirsten H., Burkhardt R., Hammer N., Gries A., Drebler J., Ondruschka B. Intra-individual alterations of serum markers routinely used in forensic pathology depending on increasing post-mortem interval // *Sci. Rep.* 2018. Vol. 8. P. 1–12. doi: 10.1038/s41598-018-31252-5

References

Avramenko E. P., Zoroastrov O. M., Lotter M. G., Zoroastrov M. O. Biochemical studies in diagnostics of certain types of sudden and violent death. *Vestnik sudebnoi meditsiny = Bulletin of Forensic Medicine*. 2012;4:18–21. (In Russ.)

Akimov P. A., Terekhina N. A., Viter V. I., Barinov E. K. Postmortem diagnosis of hypoglycemic coma by biochemical analysis of the vitreous body. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya = Modern Problems of Science and Education*. 2019;2. URL: <https://science-education.ru/ru/article/view?id=28609> (accessed: 21.10.2021). (In Russ.)

Astashkina O. G., Vlasov N. V. Forensic biochemical analysis for differential diagnosis of pathological states. *Problemy ekspertizy v meditsine = Medical Examination Problems*. 2006;4(24):17–19. (In Russ.)

Astashkina O. G., Shigeev V. B., Shigeev S. V. Applied forensic biochemistry. Moscow: Gart; 2020. 52 p. (In Russ.)

Becker S. A., Kauffman M. J., Anderson S. H. Nutritional condition of adult female Shiras moose in north-west Wyoming. *Alces*. 2010;46:151–166.

Belizario J., Vieira-Cordeiro L., Enns S. Necrotic cell death signaling and execution pathway: lessons from knockout mice. *Mediators of Inflammation*. 2015;24:1–15. doi: 10.1155/2015/128076

Berezina Yu. A., Koshurnikova M. A., Domskiy I. A., Bespyatykh O. Yu. Biochemical parameters of the blood of a moose with a diagnostically significant titer of antibodies to the causative agent of borreliosis. *Mezhdunarodnyi vestnik veterinarii = International Journal of Veterinary Medicine*. 2017;3:30–33. (In Russ.)

Bogomolov D. V., Fetisov V. A., Bogomolova I. N. Determining the duration of dying for various types of death. *Medical technologies used in forensic medical examinations: a collection of medical technologies*. Moscow: Kompaniya Planeta Zemlya; 2012. P. 147–148. (In Russ.)

Chacur M. G. M., Oba E. Heat stress in buffalo bulls *Bubalus bubalis*, evaluations of reproduction physiological characteristics. *Veterinária Notícias*. 2005;11(1):111–112.

Chacur M. G. M., Mizusaki K. T., Filho L. R. A. G., Oba E., Ramos A. A. Seasonal effects on semen and testosterone in zebu and taurine bulls. *Acta Scientiae Veterinariae*. 2013;41:1110.

Coyle S., Debattista M., Mason S., Ellershaw J. Investigation of biological changes at the end of life – a systematic review. *Supportive and Palliative Care*. 2014;1(1):1–110. doi: 10.1136/bmjspcare-2014-000654.109

Decree of the Government of the Russian Federation No. 681 dated June 30, 1998 *On approval of the list of narcotic drugs, psychotropic substances and their precursors subject to control in the Russian Federation* (with amendments and additions). (In Russ.)

- Dzhuvalyakov P. G., Bogomolov D. V., Putintsev V. A., Zbrueva Yu. V. Summary of the research on the problem of determining the rate of death by morphological data. *Topical issues of modern medicine: Proceed. II Int. conf. of the Caspian states (Astrakhan, October 5–6, 2017)*. Astrakhan; 2017. P. 44–46. (In Russ.)
- Edelev I. S. Improvement of forensic post-mortem diagnostics of the features in the premortal period: DSc of PhD (Cand. of Med.) thesis. Nizhniy Novgorod; 2019. 130 p. (In Russ.)
- Gorbunova A. A., Dabaeva V. K. Biochemical method in the study of living and cadaveric blood. *Tverskoi meditsinskii zhurnal = Tver Medical Journal*. 2019;6:28–34. (In Russ.)
- Johnson D., Harms N. J., Larter N. C., Elkin B. T., Tabel H., Wei G. Serum biochemistry, serology, and parasitology of boreal caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in the Northwest Territories, Canada. *J. Wildl. Dis.* 2010;46:1096–1107. doi: 10.7589/0090-3558-46.4.1096
- Kochanova N. E. Metabolism in moose in summer. *Trudy Pechoro-Ilychskogo gosudarstvennogo zapovednika = Proceedings of the Pechoro-Ilych State Reserve*. Vol. 11. Syktyvkar: Komi kn. izd-vo; 1964. P. 31–54. (In Russ.)
- Koshurnikova M. A., Berezina Yu. A., Domskey I. A. Regularities of Lyme disease foci formation and their monitoring. *Scientific research of the SCO countries: synergy and integration: Materials of the Intern. Conf.* 2019:120–124.
- Koshurnikova M. A., Berezina Y. A., Domskey I. A. Results of blood tests of moose. *Dynamics of the game animals populations in Northern Europe: Abs. 7th Int. symposium. September 24–28, 2018, Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia*. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2018. P. 66–68. (In Russ.)
- Koshurnikova M. A., Berezina Y. A., Domskey I. A. Results of blood tests of wild boar males (*Sus scrofa* L., 1758). *10th Int. symposium on wild boar and other suids. Slovenia. Velenje, 1–5 September*. 2014:124.
- Koshurnikova M. A., Berezina Yu. A., Domskey I. A. Seasonal and age-related changes in testosterone level in wild boars (*Sus scrofa* L.). *Far Eastern Agrarian Herald*. 2021;3(59):37–43. doi: 10.24412/1999-6837-2021-3-37-43 (In Russ.)
- Koshurnikova M., Domskey I., Berezina Y. Study of seasonal and age-related changes in the concentration of sex hormones in moose (*Alces alces*) by enzyme immunoassay. *Ippologiya i veterinariya = Hippology and Veterinary Medicine*. 2019;4(34):91–95. (In Russ.)
- Koshurnikova M. A., Domskey I. A. Lyme disease in suburban regions. *Beitrage zur Jagd- und Wildforschung*. 2013;38:349–353.
- Kil'dyushov E. M. The use of mathematical modeling in determining the prescription of death coming of newborns by rectal temperature: guidelines. Moscow: RMAPO, RGMU; 2004. 17 p. (In Russ.)
- Marco I., Lavin S. Effect of the method of capture on the haematology and blood chemistry of red deer (*Cervus elaphus*). *Res. Vet. Sci.* 1999;66:81–84.
- Miller A. L., Alina L. E., Oystein O., Arnemo J. M. Biochemical and hematologic reference values for free-ranging, chemically immobilized wild Norwegian Reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*) during early winter. *J. Wildl. Dis.* 2013;49(2):221–228. doi: 10.7589/2012-04-115
- Naletova D. M., Belyanskiy K. D. To the analysis of correlations between clinical manifestations, postmortem pathomorphological and biochemical changes in patients with polytrauma. *Zhurnal anatomii i gis-topatologii = Journal of Anatomy and Histopathology*. 2018;7(2):50–57. (In Russ.)
- Order of the Ministry of Health and Social Development of the Russian Federation No. 346n dated May 12, 2010 *On approval of the procedure for organizing and conducting forensic medical examinations in state forensic expert institutions of the Russian Federation*. (In Russ.)
- Pavlov E. V. Stimulation of the reproductive function in boars by domain-structured magnetic fields in combination with the Agromega feed additive: DSc (Dr. of Biol.) thesis. Belgorod; 2017. 176 p. (In Russ.)
- Perevozchikova M. A., Zhuravlev D. M., Domskey I. A. Diagnostics of tick-borne borreliosis in game animals. *Recent problems of nature use, game biology and fur farming: Proceedings of Int. sci. pract. conf. dedicated to the 85th anniversary of Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming (May 22–25, 2007)*. Kirov; 2007. P. 335. (In Russ.)
- Perevozchikova M. A., Domskey I. A. Vectors and reservoir hosts in natural foci of ixodid tick-borne borreliosis. *Veterinarnaya patologiya = Veterinary Pathology*. 2009;1(28):20–24. (In Russ.)
- Perevozchikova M. A., Berezina Y. A., Zhuravlev D. M., Domskey I. A. Morphological characteristics of moose (*Alces alces*) blood indexes. *Recent problems of nature use, game biology and fur farming: Proceedings of Int. sci. pract. conf. dedicated to the 90th anniversary of Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming (May 22–25, 2012)*. Kirov; 2012. 459 p. (In Russ.)
- Perry E. K., Perry R. H., Tomlinson B. E. The influence of agonal status on some neurochemical activities of postmortem human brain tissue. *Neurosci. Lett.* 1982;29(3):303–307.
- Pigolkin Yu. I., Achkasov E. E., Globa I. V. Analysis of dissertations on specialty 14.03.05 *Legal medicine* (2015–2018). *Sudebno-meditsinskaya ekspertiza = Forensic Medical Examination*. 2019;62(3):54–59. doi: 10.17116/sudmed20196203154 (In Russ.)
- Pigolkin Yu. I. (ed.). *Forensic medicine*. Moscow: GEOTAR-Media; 2012. 496 p. (In Russ.)
- Pozdeev A. R. Forensic assessment of treatment defects in the premortal period. Nizhniy Novgorod-Izhevsk: Ekspertiza; 2004. 143 p. (In Russ.)
- Putintsev V. A., Bogomolov D. V. Possible research of the brainstem parts for establishing the rate of dying in a medicolegal thanatology. *Meditsinskaya ekspertiza i pravo = Medical Examination and Law*. 2014;3:44–45. (In Russ.)
- Putintsev V. A., Bogomolov D. V. Development stages of respiratory distress syndrome as markers of the rate of dying. *Meditsinskaya ekspertiza i pravo = Medical Examination and Law*. 2016;1:35–36. (In Russ.)
- Putintsev V. A., Bogomolov D. V., Bogomolova I. N., Denisova O. P. Determining the duration and rate of

dying (death coming) by morphological features. Moscow: FGBU RTsSME; 2017. 32 p. (In Russ.)

Putintsev V. A., Bogomolov D. V., Sundukov D. V. Morphological characteristics of different rates of dying. *General Reanimatology*. 2018;14(4):35–43. doi: 10.15360/1813-9779-2018-4-35-43 (In Russ.)

Sein O. B., Sein D. O., Durakov V. A. Features of the biological activity of sex pheromones and the endocrine function of the testes in wild and domestic boars in different periods of the year. *Vestnik Kurskoi gosudarstvennoi sel'skokhozyaistvennoi akademii = Bulletin of the Kursk State Agricultural Academy*. 2015;8:218–219. (In Russ.)

Shvyreva O. V., Novoselov V. P., Savchenko S. V., Polyakevich A. S. Analysis of biochemical tests in Novosibirsk regional clinical bureau of forensic medicine for the diagnosis of certain types of death. *Vestnik sudebnoi meditsiny = Bulletin of Forensic Medicine*. 2016;5(1):31–35. (In Russ.)

Rostal M. K., Evans A. L., Solberg E. J. Hematology and serum chemistry reference ranges of free-ranging moose in Norway. *J. Wildl. Dis.* 2012;48(3):548–559. doi: 10.7589/0090-3558-48.3.548

Rousseau G., Bergerat N., Drevin G., Reynier P., Jousset N. Thanatobiochemistry: post mortem study of the vitreous humor for the diagnosis of diabetic ketoacidosis death. *Ann. Biol. Clin.* 2018;76(3):245–250. doi: 10.1684/abc.2018.1348

Tran L., Palmiere C. Postmortem serum levels of total IgE. *J. Leg. Med.* 2016;130(6):1567–1573. doi: 10.1007/s00414-016-1398-0

Wesson J. A., Scalon P. F., Kirkpatrick R. L., Mosby H. S., Butcher R. L. Influence of chemical immobilization and physical restraint on steroid hormone levels in blood of whitetailed deer. *Can. J. Zool.* 1979;57:768–776.

Woydt L., Bernhard M., Kirsten H., Burkhardt R., Hammer N., Gries A., Drebler J., Ondruschka B. Intra-individual alterations of serum markers routinely used in forensic pathology depending on increasing post-mortem interval. *Sci. Rep.* 2018;8:1–12. doi: 10.1038/s41598-018-31252-5

Zbrueva Yu. V., Dzhuvalyakov P. G., Bogomolov D. V. The peculiarities of feelings in case with polytraumas during the first day of hospitalization. *Astrakhan-skii meditsinskii zhurnal = Astrakhan Medical Journal*. 2013;8(1):88–90. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 11.11.2021; принята к публикации / accepted: 30.05.2022.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Кошурникова Мария Александровна

канд. вет. наук, старший научный сотрудник лаборатории ветеринарии

e-mail: Koshurnikova@vniioz-kirov.ru

Домский Игорь Александрович

член-корр. РАН, д-р вет. наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории ветеринарии

e-mail: vniioz43@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Koshurnikova, Maria

Cand. Sci. (Vet.), Senior Researcher

Domskiy, Igor

RAS Corr. Academician, Dr. Sci. (Vet.), Professor, Chief Researcher

УДК 581.1

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВОЗДЕЙСТВИЯ ИЗЫТКА ЦИНКА НА РОСТ ПОБЕГА *SINAPIS ALBA* L. И *BRASSICA JUNCEA* (L.) CZERN.

Н. С. Репкина*, И. А. Нилова, Н. М. Казнина

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»
(ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910),
*nrt9@ya.ru

Исследовано влияние высоких концентраций цинка на рост побега горчицы белой (*Sinapis alba* L.) и горчицы сарептской (*Brassica juncea* (L.) Czern.). Согласно данным литературы, *B. juncea* является гипераккумулятором цинка и накапливает металл в высоких концентрациях в надземных органах. В отличие от этого *S. alba* относится к так называемым исключателям и задерживает цинк в большей степени в корнях. Известно, что оба вида способны произрастать на загрязненных цинком почвах, однако данные об устойчивости растений к высоким концентрациям этого металла, в том числе на уровне физиологических процессов, противоречивы. В условиях лабораторного опыта изучено влияние цинка в концентрациях 5 (контроль), 25, 50, 100, 150 и 200 мг/кг субстрата на ряд показателей роста побега у *S. alba* с. Радуга и *B. juncea* с. Славянка. Исследования показали, что воздействие цинка на рост побега зависит от концентрации металла в корнеобитаемой среде, а также вида растений. Так, у *S. alba* цинк в концентрации 25 и 50 мг/кг субстрата оказывал стимулирующее действие на изученные параметры роста, более высокие концентрации металла (100–200 мг/кг субстрата) приводили к их снижению. У *B. juncea* уже при концентрации металла 50 мг/кг субстрата уменьшались высота побега и площадь листьев и по мере увеличения концентрации негативный эффект усиливался. Предполагается, что более сильное отрицательное воздействие цинка в высоких концентрациях на рост побега *B. juncea*, как гипераккумулятора, по сравнению с *S. alba* связан с большим содержанием металла в его надземных органах. Полученные результаты свидетельствуют о возможности использования изученных сортов *S. alba* и *B. juncea* в фиторемедиации загрязненных цинком территорий.

Ключевые слова: цинк; горчица; рост; биомасса; устойчивость

Для цитирования: Репкина Н. С., Нилова И. А., Казнина Н. М. Сравнительный анализ воздействия избытка цинка на рост побега *Sinapis alba* L. и *Brassica juncea* (L.) Czern. // Труды Карельского научного центра РАН. 2022. № 7. С. 85–91. doi: 10.17076/eb1640

Финансирование. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-24-00668.

N. S. Repkina, I. A. Nilova, N. M. Kaznina. COMPARATIVE ANALYSIS OF THE EFFECT OF ZINC EXCESS ON SHOOT GROWTH IN *SINAPIS ALBA* L. AND *BRASSICA JUNCEA* (L.) CZERN.

*Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *nrt9@ya.ru*

We studied the effect of zinc excess on shoot growth in white mustard (*Sinapis alba* L.) and brown mustard (*Brassica juncea* (L.) Czern.). Nowadays, *B. juncea* is regarded as a zinc hyperaccumulator – accumulating its high concentrations in above-ground organs. In contrast, *S. alba* is an “excluder”, mostly accumulating the metal in roots. We know that both species can grow on zinc-contaminated soils, but less is known about their tolerance of the metal. The data about their physiological reactions to excess metal influence are contradictory. We performed a laboratory experiment to study the effect of zinc at concentrations of 5 (control), 25, 50, 100, 150 and 200 mg per kg of substrate on shoot growth parameters in *S. alba* cv. Raduga and *B. juncea* cv. Slavyanka. In this study, the effect of zinc on shoot growth mostly depended on the zinc concentration in the substrate as well as on the plant species. Thus, zinc at 25 and 50 mg/kg had a stimulating effect on the growth of *S. alba* shoots and only higher concentrations (100–200 mg/kg) led to a decrease in the studied parameters. In *B. juncea*, even the 50 mg/kg concentration caused shoot height and leaf area to decrease. Elevation of zinc concentrations further promoted this negative effect. We suppose that the stronger detrimental effect of zinc at the studied concentrations on shoot growth in *B. juncea* as a hyperaccumulator compared to *S. alba* is associated with a higher content of the metal in its aboveground parts. Our results demonstrate the possibility of using the studied varieties of *S. alba* and *B. juncea* in the phytoremediation of zinc-contaminated soils.

Key words: zinc; mustard; growth; biomass; tolerance

For citation: Repkina N. S., Nilova I. A., Kaznina N. M. Comparative analysis of the effect of zinc excess on shoot growth in *Sinapis alba* L. and *Brassica juncea* (L.) Czern. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2022. No. 7. P. 85–91. doi: 10.17076/eb1640

Funding. The study was funded by Russian Science Foundation grant # 22-24-00668.

Введение

Растения семейства *Brassicaceae* имеют широкую географию распространения [Charles, 2013]. Как правило, это однолетние виды, являющиеся важными сельскохозяйственными культурами. Многие из них используются для производства масла, лекарственных препаратов, в пищевой промышленности, в животноводстве, а также в качестве сырья для биотоплива [Charles, 2013; Mourato et al., 2015]. Известно, что представители этого семейства способны произрастать в условиях довольно высоких концентраций цинка в почве [Clemens, 2006; Grotz, Guerinot, 2006; Радионов и др., 2007]. Более того, некоторые из представителей этого семейства являются гипераккумуляторами цинка, такие, например, как *Brassica juncea* (L.) Czern., что объясняет повышенный интерес к изучению способности растений этого вида накапливать высокие концентрации металла в органах без ущерба их жизнедеятельности [Прасад, 2003; Sridhar et al., 2005; Проценко, Неведров, 2013; Chaudhry

et al., 2020]. Подобные исследования важны с точки зрения оценки возможного использования горчицы сарептской в фитоэкстракции загрязненных цинком почв. Однако для успешного применения растений в этой технологии помимо высокого содержания металла в побегах необходима и их высокая устойчивость к цинку, но таких данных в отношении *B. juncea* относительно немного.

Не менее важна для восстановления загрязненных цинком почв и фитостабилизация, для которой перспективными являются виды, произрастающие в условиях избытка этого металла в корнеобитаемой среде, но неспособные к его сверхнакоплению (так называемые исключатели). Показано, что для фитостабилизации можно использовать растения семейства *Brassicaceae*, в том числе горчицу белую, *Sinapis alba* L., хотя в отношении ее устойчивости к избытку цинка данные противоречивы. Так, некоторые авторы свидетельствуют о ее чувствительности к металлу [Fargasova, 2001], тогда как другие, напротив, характеризуют этот вид как устойчивый [Zalewska, Nogalska, 2014].

Целью данной работы явилось сравнительное изучение влияния цинка в высоких концентрациях на рост растений *S. alba* и *B. juncea*.

Материалы и методы

В качестве объектов исследований использовали проростки горчицы белой (*Sinapis alba* L.) сорта Радуга и горчицы сарептской (*Brassica juncea* (L.) Czern.) сорта Славянка. Семена были получены отделом генетических ресурсов масличных и прядильных культур ФИЦ «Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н. И. Вавилова». Растения выращивались в сосудах (0,8 л) на песчаном субстрате в течение 20 сут при температуре воздуха 22 °С, его относительной влажности 60–70 %, освещенности около 10 клк и 14-часовом фотопериоде. Цинк в форме сульфата ($ZnSO_4 \cdot 7H_2O$) в концентрациях 5 (контроль), 25, 50, 100, 150 и 200 мг/кг вносился в песчаный субстрат в сухом виде однократно при закладке опыта. Полив осуществляли питательным раствором Хогланда – Арнона (без добавления цинка): KH_2PO_4 , KNO_3 , $Ca(NO_3)_2$, $MgSO_4$, $FeC_6H_5O_7$, микроэлементы.

О воздействии избытка цинка на рост растений судили по изменению (по отношению к контролю) высоты побега, площади листьев и сырой и сухой биомассе побега. Линейные размеры корня и побега измеряли общепринятым методом. Площадь листа определяли с исполь-

зованием программы AreaS. Сырую биомассу измеряли сразу же при фиксации материала, сухую биомассу растений определяли после высушивания при 60 °С до постоянного (полностью сухого) веса.

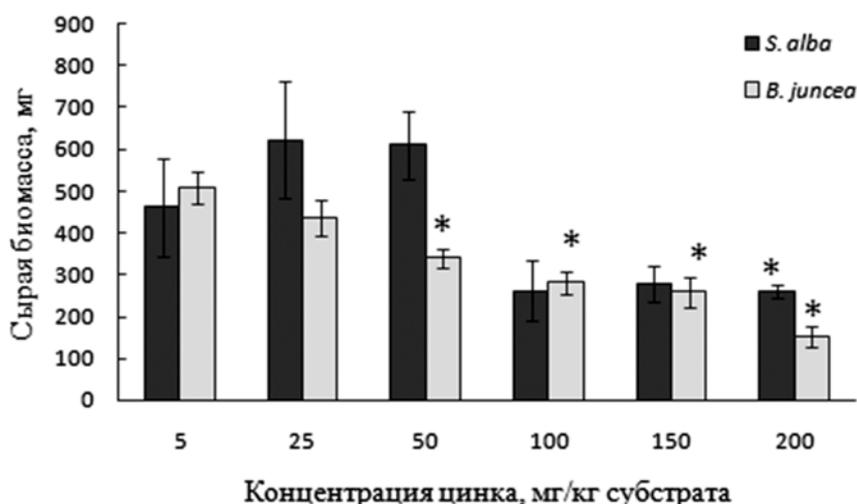
Биологическая повторность в пределах одного варианта опыта 10-кратная. Достоверность различий между вариантами опытов оценивали с помощью критерия Стьюдента (при $p < 0,05$). На рисунке приведены средние арифметические значения из нескольких независимых опытов и их стандартные ошибки. В статье обсуждаются величины, достоверные при $p < 0,05$.

Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования КарНЦ РАН «Комплексные фундаментальные и прикладные исследования особенностей функционирования живых систем в условиях Севера».

Результаты и обсуждение

Показатели роста растений, как известно, являются хорошими визуальными индикаторами их устойчивости к тяжелым металлам, в том числе к избытку цинка [Титов и др., 2011]. При этом у более устойчивых видов эти показатели в присутствии высоких концентраций металлов, как правило, изменяются (по отношению к контролю) в меньшей степени, чем у более чувствительных [Казнина, 2016].

В наших исследованиях цинк в концентрации 25 мг/кг субстрата оказывал стимулирую-



Влияние избытка цинка на сырую биомассу (мг) побега *S. alba* с. Радуга и *B. juncea* с. Славянка.

* Здесь и в таблицах различия достоверны относительно контроля

Effect of zinc excess on shoot fresh weight (mg) of *S. alba* cv. Raduga and *B. juncea* cv. Slavyanka.

* Here and in tables, the differences from the control are significant

щее действие на высоту побега *S. alba* (табл. 1), в концентрации 50 мг/кг субстрата значимых изменений этого показателя не наблюдалось, дальнейшее же повышение концентрации металла вызывало торможение роста побега, высота которого оказалась в 1,5–2 раза ниже, чем в контроле. Стимулирующий эффект цинка на рост, вероятно, связан с его необходимостью для жизнедеятельности растений, поскольку этот металл выполняет большое число разнообразных функций в растительной клетке [Zhang, Gladyshev, 2011; Sinclair, Krämer, 2012]. В отличие от этого у *B. juncea* наименьшая концентрация цинка не влияла на рост побега, тогда как более высокие концентрации (50–200 мг/кг субстрата) приводили к снижению его высоты (в 1,2–2,2 раза по отношению к контролю в зависимости от концентрации).

Аналогичный эффект воздействия цинка наблюдался у *B. juncea* и в отношении размеров листовой поверхности: концентрации металла 50 мг/кг и выше приводили к снижению площади листьев (табл. 2), что наиболее ярко проявилось при наибольшей концентрации цинка. В частности, площадь 1-го настоящего листа у растений этого варианта опыта оказалась в 4 раза меньше, чем в контроле. У *S. alba* отрицательный эффект отмечен лишь при использовании цинка в концентрациях 100 мг/кг субстрата и выше. При использовании металла в концентрации 200 мг/кг субстрата площадь листа была в 3 раза меньше, чем в контроле. Необходимо также отметить, что концентрации цинка 25 и 50 мг/кг субстрата оказывали стимулирующий эффект на формирование листовой

пластинки у растений этого вида, чего не наблюдалось у *B. juncea*.

Отрицательное воздействие цинка в высоких концентрациях на размеры листьев показано ранее [Misra et al., 2005; Durand et al., 2010]. Предполагают, что основными причинами подобного эффекта являются: торможение цинком деления клеток меристемы листа, его отрицательное влияние на растяжение и деление клеток мезофилла, а также на основные физиологические процессы [Stiborova et al., 1986; Veselov et al., 2003; Khudsar et al., 2004].

Токсическое действие тяжелых металлов на растения проявляется и в значительном снижении их продуктивности. При этом изменения в накоплении биомассы надземных и подземных органов в их присутствии служат одним из критериев металлоустойчивости разных видов (сортов) [Bingham et al., 1975; Cook et al., 1997]. На снижение в присутствии избытка цинка биомассы растений изученных нами видов уже указывалось. Так, в условиях гидропонной культуры цинк в концентрации 65 мг/л приводил к снижению сухой надземной биомассы *B. juncea* [Chatterjee, Khurana, 2007]. При выращивании растений этого же вида на субстрате (перлит) уже концентрация металла 50 мкМ приводила к почти 50% снижению сырой и сухой биомассы побега [Feigl et al., 2016]. В опыте с почвенной культурой концентрации цинка 400 [Zalewska, Nogalska, 2014] и 1000 [Soleimannejad et al., 2020] мг/кг почвы вызывали снижение сухой биомассы побега *S. alba*, тогда как металл в концентрации 200 мг/кг почвы, напротив, приводил к ее увеличению [Zalewska, Nogalska, 2014].

Таблица 1. Влияние избытка цинка на высоту побега *S. alba* с. Радуга и *B. juncea* с. Славянка

Table 1. Effect of zinc excess on shoot height of *S. alba* cv. Raduga and *B. juncea* cv. Slavyanka

Вид растения Plant species	Концентрация цинка, мг/кг субстрата Zn concentration, mg/kg substrate					
	5	25	50	100	150	200
<i>S. alba</i>	11,89 ± 0,80	14,55 ± 0,63*	11,81 ± 0,66	7,55 ± 0,84*	5,80 ± 0,45*	6,81 ± 0,28*
<i>B. juncea</i>	15,24 ± 0,87	13,33 ± 1,00	12,38 ± 0,56*	11,06 ± 0,68*	7,51 ± 0,86*	6,94 ± 1,08*

Таблица 2. Влияние избытка цинка на площадь (см³) первых настоящих листьев *S. alba* с. Радуга и *B. juncea* с. Славянка

Table 2. Effect of zinc excess on the first true leaves area (cm³) of *S. alba* cv. Raduga and *B. juncea* cv. Slavyanka

Вид растения Plant species	Концентрация цинка, мг/кг субстрата Zn concentration, mg/kg substrate					
	5	25	50	100	150	200
<i>S. alba</i>	4,0 ± 0,61	6,17 ± 0,78*	5,70 ± 0,17*	2,70 ± 0,55*	1,99 ± 0,48*	1,27 ± 0,12*
<i>B. juncea</i>	4,09 ± 0,34	3,39 ± 0,36	3,13 ± 0,22*	1,77 ± 0,22*	1,35 ± 0,20*	1,02 ± 0,30*

Таблица 3. Влияние избытка цинка на сухую биомассу (мг) побега *S. alba* с. Радуга и *B. juncea* с. Славянка

Table 3. Effect of zinc excess on shoot dry weight (mg) of *S. alba* cv. Raduga and *B. juncea* cv. Slavyanka

Вид растения Plant species	Концентрация цинка, мг/кг субстрата Zn concentration, mg/kg substrate					
	5	25	50	100	150	200
<i>S. alba</i>	33,70 ± 4,70	58,83 ± 5,86*	53,59 ± 8,59*	30,05 ± 6,06*	36,21 ± 3,29*	33,81 ± 2,28*
<i>B. juncea</i>	28,55 ± 2,37	24,02 ± 2,37	18,64 ± 1,36*	14,68 ± 1,67*	14,57 ± 1,69*	10,84 ± 2,15*

В наших опытах у *S. alba* при воздействии цинка в концентрациях 25 и 50 мг/кг субстрата несколько возрастали (по сравнению с контролем) сырая и сухая биомасса побега (рис.; табл. 3). При этом в большей степени стимулирующий эффект металла наблюдался при использовании концентрации 25 мг/кг субстрата. Высокие концентрации цинка (100 мг/кг и выше) ингибировали накопление сырой биомассы растениями, однако сухая биомасса при этом практически не отличалась от контроля, что свидетельствует о сохранении необходимого уровня фотосинтетической активности в этих условиях. В отличие от этого у *B. juncea* стимулирующего воздействия цинка на биомассу побега не обнаружено (рис.; табл. 3). Металл в концентрации 25 мг/кг субстрата не влиял на изученные показатели, а его более высокие концентрации (50 мг/кг субстрата и выше) приводили к снижению сырой и сухой биомассы побега в соответствии с концентрационной зависимостью.

В целом оба изученных представителя семейства *Brassicaceae* способны произрастать при относительно высоких концентрациях цинка в корнеобитаемой среде. При этом влияние металла на рост растений зависит как от его концентрации в субстрате, так и от вида растения. У *S. alba*, который не является гипераккумулятором цинка, металл в концентрации 25 мг/кг субстрата приводил к увеличению (по сравнению с контролем) всех изученных показателей роста, что, очевидно, объясняется его необходимостью для жизнедеятельности растений. Отрицательный же эффект металла в отношении большинства ростовых показателей проявлялся лишь при использовании цинка в концентрациях 100 мг/кг субстрата и выше. При этом сухая биомасса побега сохранялась на уровне контроля даже в присутствии металла в концентрации 200 мг/кг субстрата. У *B. juncea* – вида, способного к сверхнакоплению цинка, стимулирующего воздействия металла в изученных концентрациях не наблюдалось, а снижение (по отношению к контролю)

всех показателей роста побега отмечалось уже при концентрации металла 50 мг/кг субстрата, достигая максимальных значений при наиболее высокой концентрации металла. Более сильное ингибирование роста побега у *B. juncea* по сравнению с *S. alba*, вероятно, связано с более высокой концентрацией металла в надземных органах растений, что характерно для гипераккумуляторов [Sridhar et al., 2005; Adediran et al., 2015; Chaudhry et al., 2020].

Заключение

Полученные в данной работе результаты доказывают способность *S. alba* и *B. juncea* произрастать при довольно высоких концентрациях цинка в корнеобитаемой среде. Это предполагает возможность их использования в фиторемедиации (фитостабилизации и фитоэкстракции) загрязненных цинком территорий.

Литература

- Казнина Н. М. Физиолого-биохимические и молекулярно-генетические механизмы устойчивости растений семейства *Roaseae* к тяжелым металлам: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2016. 48 с.
- Прасад М. Н. Практическое использование растений для восстановления экосистем, загрязненных металлами // Физиология растений. 2003. Т. 50, № 5. С. 768–780.
- Проценко Е. П., Неведров Н. П. Способность к фитоэкстракции цинка горчицей сарептской *Brassica juncea* (L.) при разных уровнях загрязнения черноземной и серой лесной почвы // Ученые записки. Электронный научный журнал Курского государственного университета. 2013. № 1(25). Р. 264–268.
- Радионон Н. В., Волков К. С., Холодова В. П. Сравнительный анализ устойчивости растений рапса к повышенным концентрациям меди и цинка // Вестник РУДН. 2007. № 4. С. 21–30.
- Титов А. Ф., Таланова В. В., Казнина Н. М. Физиологические основы устойчивости растений к тяжелым металлам: Учебное пособие / Институт биологии КарНЦ РАН. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2011. 77 с.
- Adediran G. A., Ngwenya B. T., Frederick J., Mosselmans W., Heal K. V., Harvie B. A. Mechanisms

behind bacteria induced plant growth promotion and Zn accumulation in *Brassica juncea* // *Journal of Hazardous Materials*. 2015. Vol. 283. P. 490–499. doi: 10.1016/j.jhazmat.2014.09.064

Bingham F. T., Page A. L., Mahler R. J., Ganje T. J. Growth and cadmium accumulation of plants growth on a soil treated with cadmium enriched sludge // *J. Environ. Qual.* 1975. Vol. 4, no. 2. P. 207–211.

Charles D. J. Mustard // *Antioxidant properties of Science, herbs and other sources*. NY: Springer Science+Business Media, 2013. P. 401–408. doi: 10.1007/978-1-4614-4310-0

Chatterjee C., Khurana N. Zinc stress-induced changes in biochemical parameters and oil content of mustard // *Communications in Soil Science and Plant Analysis*. 2007. Vol. 38. P. 751–761. doi: 10.1080/00103620701220718

Chaudhry H., Nisar N., Mehmood S., Iqbal M., Nazir A., Yasir M. Indian mustard *Brassica juncea* efficiency for the accumulation, tolerance and translocation of zinc from metal contaminated soil // *Biocatal. Agric. Biotechnol.* 2020. Vol. 23. Art. 101489. doi: 10.1016/j.bcab.2019.101489

Clemens S. Toxic metal accumulation, responses to exposure and mechanisms of tolerance in plants // *Biochimie*. 2006. Vol. 88. P. 1707–1719. doi: 10.1016/j.biochi.2006.07.003

Cook C. M., Kostidou A., Vardaka E., Lanaras T. Effect of copper on the growth, photosynthesis and nutrient concentrations of *Phaseolus* plants // *Photosynthetica*. 1997. Vol. 34, no. 2. P. 179–193.

Durand T. C., Hausman J. F., Carpin S. Zinc and cadmium effects on growth and ion distribution in *Populus tremula* × *Populus alba* // *Biol. Plant.* 2010. Vol. 54, no. 1. P. 191–194. doi: 10.1007/s10535-010-0033-z

Fargasova A. Phytotoxic effect of Cd, Zn, Pb, Cu and Fe on *Sinapis alba* L. seedlings and their accumulation in roots and shoots // *Biol. Plant.* 2001. Vol. 3. P. 471–473. doi: 10.1023/A:1012456507827

Feigl G., Kolbert Z., Lehotai N., Molnár Á., Ördög A., Bordé Á., Laskay G., Erdei L. Different zinc sensitivity of Brassica organs is accompanied by distinct responses in protein nitration level and pattern // *Ecotoxicol. Environ. Safety*. 2016. Vol. 125. P. 141–152. doi: 10.1016/j.ecoenv.2015.12.006

Grotz N., Guerinot M. L. Molecular aspects of Cu, Fe and Zn homeostasis in plants // *Biochim. Biophys. Acta*. 2006. Vol. 1763. P. 595–608. doi: 10.1016/j.bbamcr.2006.05.014

Khudsar T., Mahmoodzafar, Iqbal M., Sairam R. K. Zinc-induced changes in morpho-physiological and biochemical parameters in *Artemisia annua* // *Biol. Plant.* 2004. Vol. 48, no. 2. P. 255–260. doi: 10.1023/B:BIOP.0000033453.24705.f5

Misra A., Srivastava A. K., Srivastava N. K., Khan A. Zn-acquisition and its role in growth, photosynthesis, photosynthetic pigments, and biochemical changes in essential monoterpene oil(s) of *Pelargonium graveolens* // *Photosynthetica*. 2005. Vol. 43. P. 153–155. doi: 10.1007/s11099-005-3155-3

Mourato M. P., Moreira I. N., Leitão I., Pinto F. R., Sales J. R., Martins L. L. Effect of heavy metals in plants

of the genus *Brassica* // *Int. J. Mol. Sci.* 2015. Vol. 16. Art. 17975–17998. doi: 10.3390/ijms160817975

Sinclair S. A., Krämer U. The zinc homeostasis network of land plants // *Biochem. Biophys. Acta*. 2012. Vol. 1823. P. 1553–1567. doi: 10.1016/j.bbamcr.2012.05.016

Soleimannejad Z., Sadeghipour H. R., Abdolzadeh A., Gopalipour M. Physiological responses of white mustard grown in Zn-contaminated soils // *Acta Physiol. Plant.* 2020. Vol. 42. P. 131. doi: 10.1007/s11738-020-03119-8

Sridhar B. B. M., Diehl S. V., Han F. X., Monts D. L., Su Y. Anatomical changes due to uptake and accumulation of Zn and Cd in Indian mustard (*Brassica juncea* (L.)) // *Environ. Expt. Bot.* 2005. Vol. 54. P. 131–141. doi: 10.1016/j.envexpbot.2004.06.011

Stiborova M., Doubravova M., Brezinova A., Friedrich A. Effect of heavy metal ions on growth and biochemical characteristics of photosynthesis barley (*Hordeum vulgare* L.) // *Photosynthetica*. 1986. Vol. 20, no. 4. P. 418–425.

Veselov D., Kudoyarova G., Symonyan M., Veselov St. Effect of cadmium on ion uptake, transpiration and cytokinin content in wheat seedlings // *Bulg. J. Plant Physiol.* 2003. Spec. iss. P. 353–359.

Zalewska M., Nogalska A. Phytoextraction potential of sunflower and white mustard plants in zinc-contaminated soil // *Chilean J. Agricul. Res.* 2014. Vol. 74, no. 4. P. 485–489. doi: 10.4067/S0718-58392014000400016

Zhang Y., Gladyshev V. N. Comparative genomics of trace element dependence in biology // *J. Biol. Chem.* 2011. Vol. 286. P. 23623–23629. doi: 10.1074/jbc.R110.172833

References

Adediran G. A., Ngwenya B. T., Frederick J., Moselmans W., Heal K. V., Harvie B. A. Mechanisms behind bacteria induced plant growth promotion and Zn accumulation in *Brassica juncea*. *Journal of Hazardous Materials*. 2015;283:490–499. doi: 10.1016/j.jhazmat.2014.09.064

Bingham F. T., Page A. L., Mahler R. J., Ganje T. J. Growth and cadmium accumulation of plants growth on a soil treated with cadmium enriched sludge. *J. Environ. Qual.* 1975;4(2):207–211.

Charles D. J. Mustard. *Antioxidant properties of Science, herbs and other sources*. NY: Springer Science+Business Media; 2013. P. 401–408. doi: 10.1007/978-1-4614-4310-0

Chatterjee C., Khurana N. Zinc stress-induced changes in biochemical parameters and oil content of mustard. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*. 2007;38:751–761. doi: 10.1080/00103620701220718

Chaudhry H., Nisar N., Mehmood S., Iqbal M., Nazir A., Yasir M. Indian mustard *Brassica juncea* efficiency for the accumulation, tolerance and translocation of zinc from metal contaminated soil. *Biocatal. Agric. Biotechnol.* 2020;23:101489. doi: 10.1016/j.bcab.2019.101489

Clemens S. Toxic metal accumulation, responses to exposure and mechanisms of tolerance in plants.

Biochimie. 2006;88:1707–1719. doi: 10.1016/j.biochi.2006.07.003

Cook C. M., Kostidou A., Vardaka E., Lanaras T. Effect of copper on the growth, photosynthesis and nutrient concentrations of *Phaseolus* plants. *Photosynthetica*. 1997;34(2):179–193.

Durand T. C., Hausman J. F., Carpin S. Zinc and cadmium effects on growth and ion distribution in *Populus tremula* × *Populus alba*. *Biol. Plant*. 2010; 54(1):191–194. doi: 10.1007/s10535-010-0033-z

Fargasova A. Phytotoxic Effect of Cd, Zn, Pb, Cu and Fe on *Sinapis alba* L. seedlings and their accumulation in roots and shoots. *Biol. Plant*. 2001;3:471–473. doi: 10.1023/A:1012456507827

Feigl G., Kolbert Z., Lehotai N., Molnár Á., Ördög A., Bordé Á., Laskay G., Erdei L. Different zinc sensitivity of Brassica organs is accompanied by distinct responses in protein nitration level and pattern. *Ecotoxicol. Environ. Safety*. 2016;125:141–152. doi: 10.1016/j.ecoenv.2015.12.006

Grotz N., Guerinot M. L. Molecular aspects of Cu, Fe and Zn homeostasis in plants. *Biochim. Biophys. Acta*. 2006;1763:595–608. doi: 10.1016/j.bbamcr.2006.05.014

Kaznina N. M. Physiological-biochemical and molecular genetic mechanisms of the *Poaceae* family resistance to heavy metals: Summary DSc (Dr. of Biol.) thesis. St. Petersburg; 2016. 48 p. (In Russ.)

Khudsar T., Mahmooduzzafar, Iqbal M., Sairam R. K. Zinc-induced changes in morpho-physiological and biochemical parameters in *Artemisia annua*. *Biol. Plant*. 2004;48(2):255–260. doi: 10.1023/B:BIOP.0000033453.24705.f5

Misra A., Srivastava A. K., Srivastava N. K., Khan A. Zn-acquisition and its role in growth, photosynthesis, photosynthetic pigments, and biochemical changes in essential monoterpene oil(s) of *Pelargonium graveolens*. *Photosynthetica*. 2005;43:153–155. doi: 10.1007/s11099-005-3155-3

Mourato M. P., Moreira I. N., Leitão I., Pinto F. R., Sales J. R., Martins L. L. Effect of heavy metals in plants of the genus *Brassica*. *Int. J. Mol. Sci*. 2015;16:17975–17998. doi: 10.3390/ijms160817975

Prasad M. N. Phytoremediation of metal-polluted ecosystems: Hype for commercialization. *Fiziologiya*

rastanii = Russian Journal of Plant Physiology. 2003;50(5):768–780. (In Russ.)

Protsenko E. P., Nevedrov N. P. Zinc phytoextraction ability of the brown mustard *Brassica juncea* (L.) at different levels of contamination of chernozem and grey forest soil. *Uchenye zapiski. Elektronnyi nauchnyi zhurnal Kurskogo gosudarstvennogo universiteta = Proceedings. The Online Academic Journal of Kursk State University*. 2013;1(25):264–268. (In Russ.)

Radionov N. V., Volkov K. S., Holodova V. P. Comparative analysis of oilseed rape plant tolerance to excessive copper and zinc concentrations. *RUDN Journal of Agronomy and Animal Industries*. 2007;4:21–30. (In Russ.)

Soleimannejad Z., Sadeghipour H. R., Abdolzahed A., Golalipour M. Physiological responses of white mustard grown in Zn-contaminated soils. *Acta Physiol. Plant*. 2020;42:131. doi: 10.1007/s11738-020-03119-8

Sinclair S. A., Krämer U. The zinc homeostasis network of land plants. *Biochem. Biophys. Acta*. 2012;1823:1553–1567. doi: 10.1016/j.bbamcr.2012.05.016

Sridhar B. B. M., Diehl S. V., Han F. X., Monts D. L., Su Y. Anatomical changes due to uptake and accumulation of Zn and Cd in Indian mustard (*Brassica juncea* (L.)). *Environ. Expt. Bot*. 2005;54:131–141. doi: 10.1016/j.envexpbot.2004.06.011

Stiborova M., Doubravova M., Brezinova A., Friedrich A. Effect of heavy metal ions on growth and biochemical characteristics of photosynthesis barley (*Hordeum vulgare* L.). *Photosynthetica*. 1986;20(4):418–425.

Titov A. F., Talanova V. V., Kaznina N. M. Physiological basis of plant resistance to heavy metals: A textbook. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2011. 77 p. (In Russ.)

Veselov D., Kudoyarova G., Symonyan M., Veselov St. Effect of cadmium on ion uptake, transpiration and cytokinin content in wheat seedlings. *Bulg. J. Plant Physiol*. 2003. Spec. iss. P. 353–359.

Zalewska M., Nogalska A. Phytoextraction potential of sunflower and white mustard plants in zinc-contaminated soil. *Chilean J. Agricul. Res*. 2014;74(4):485–489. doi: 10.4067/S0718-58392014000400016

Zhang Y., Gladyshev V. N. Comparative genomics of trace element dependence in biology. *J. Biol. Chem*. 2011;286:23623–23629. doi: 10.1074/jbc.R110.172833

Поступила в редакцию / received: 07.07.2022; принята к публикации / accepted: 16.08.2022.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Репкина Наталья Сергеевна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: nrt9@ya.ru

Нилова Ирина Александровна

канд. биол. наук, научный сотрудник

e-mail: im-ira@mail.ru

Казнина Наталья Мстиславовна

д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник

e-mail: kaznina@krc.karelia.ru

CONTRIBUTORS:

Repkina, Natal'ya

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Nilova, Irina

Cand. Sci. (Biol.), Researcher

Kaznina, Natal'ya

Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher

УДК 581.1

СОДЕРЖАНИЕ МЕДИ В КОРНЯХ И ПОБЕГАХ КУЛЬТУРНЫХ ЗЛАКОВ ПРИ РАЗНЫХ СПОСОБАХ ОБРАБОТКИ САЛИЦИЛОВОЙ КИСЛОТОЙ

Н. М. Казнина*, А. А. Игнатенко, Ю. В. Батова

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»
(ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910),
*kaznina@krc.karelia.ru

Медь участвует в целом ряде метаболических реакций, обеспечивающих жизнедеятельность растений, поэтому ее дефицит приводит к нарушению основных физиологических процессов и снижению продуктивности. С целью улучшения обеспечения растений этим микроэлементом ведется поиск методов (способов), направленных на усиление поглощения меди корнями из почвы и активизацию ее транспорта в надземные органы. Использование для этих целей регуляторов роста, в том числе салициловой кислоты (СК), представляется весьма перспективным. В данной работе изучено влияние двух способов обработки СК (предпосевная обработка семян и опрыскивание растений) на содержание меди в корнях и побегах ячменя и пшеницы при их выращивании в оптимальных условиях минерального питания или при недостатке этого микроэлемента в корнеобитаемой среде. Содержание меди в органах растений и субстрате определяли ICP-MS методом с использованием масс-спектрометра с индуцированной плазмой. Для оценки интенсивности поступления меди в растения рассчитывали коэффициент биологического поглощения (КБП) элемента, об интенсивности транспорта ионов металла в побеги судили на основании коэффициента транслокации (КТ). В ходе исследования выявлено, что опрыскивание растений СК практически не влияет на количество меди в корнях и побегах изученных видов злаков. В отличие от этого предпосевная обработка семян СК способствовала увеличению содержания меди в органах растений, что обеспечивалось более интенсивным поглощением ее ионами корнями, а также снижением активности работы корневого барьера и усилением транслокации меди в побеги. Важно также отметить, что более отчетливо указанные эффекты проявлялись при дефиците меди в субстрате.

Ключевые слова: *Hordeum vulgare*; *Triticum aestivum*; дефицит меди; салициловая кислота; коэффициент биологического поглощения; коэффициент накопления

Для цитирования: Казнина Н. М., Игнатенко А. А., Батова Ю. В. Содержание меди в корнях и побегах культурных злаков при разных способах обработки салициловой кислотой // Труды Карельского научного центра РАН. 2022. № 7. С. 92–99. doi: 10.17076/eb1701

Финансирование. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-26-00168 (<https://rscf.ru/project/22-26-00168>).

N. M. Kaznina*, A. A. Ignatenko, Yu. V. Batova. COPPER CONTENT IN ROOTS AND SHOOTS OF CEREALS UNDER DIFFERENT TYPES OF SALICYLIC ACID TREATMENT

*Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
(11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *kaznina@krc.karelia.ru*

Copper is involved in a number of metabolic reactions that ensure the vital activity of plants; therefore, its deficiency leads to disruption of physiological processes and a decrease in productivity. To promote copper content in plants, a search for ways to enhance copper uptake by roots and transport to aboveground organs is underway. In these efforts, the use of growth regulators, including salicylic acid (SA), seems to be very promising. We studied the effect of two types of SA treatment (pre-sowing seed treatment and spraying of plants) on the copper content in the roots and shoots of barley and wheat under optimal mineral nutrition conditions or under a deficit of this micronutrient in the substrate. The copper content in plants and substrate was determined by the ICP-MS method using an induced-plasma mass spectrometer. The rate of copper influx to the plants was estimated by calculating the copper biological uptake coefficient; the metric of the rate of the metal ion transport to the shoots was the translocation coefficient. We found that spraying of plants with SA had practically no effect on the amount of copper in the roots and shoots of the cereals. In contrast, pre-sowing seed treatment with SA promoted copper content in the plants, which was due to a more intensive uptake of ions by roots, as well as to a decrease in the activity of the root barrier and an increase in copper translocation to shoots. Another important observation is that these effects were more pronounced when the substrate was copper-deficient.

Keywords: *Hordeum vulgare*; *Triticum aestivum*; copper deficiency; salicylic acid; biological uptake coefficient; translocation coefficient

For citation: Kaznina N. M., Ignatenko A. A., Batova Yu. V. Copper content in roots and shoots of cereals under different types of salicylic acid treatment. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2022. No. 7. P. 92–99. doi: 10.17076/eb1701

Funding. The study was funded by Russian Science Foundation grant No. 22-26-00168 (<https://rscf.ru/project/22-26-00168>).

Введение

Медь – это микроэлемент, который играет важную роль в жизни растений. Она входит в состав целого ряда ферментов, в первую очередь – оксидоредуктаз, являющихся основными участниками реакций энергетического обмена [Rubino, Franz, 2012]. Значительна роль меди в метаболизме белков и углеводов, в фенольном обмене, в фиксации азота атмосферы. Кроме того, будучи элементом с несколькими степенями окисления, она занимает центральное положение в регулировании окислительно-восстановительных реакций [Хелдт, 2011]. Вследствие этого дефицит меди у растений приводит к многочисленным нарушениям их жизнедеятельности. В частности, у злаков тормозится рост и развитие, замедляются фотосинтетические процессы и дыхание, снижается устойчивость к другим стресс-факторам, что отрицательно сказывается на их продуктивности [Cohu, Pilon, 2007; Yruela, 2009]. Обычно для устранения дефицита меди у растений в почву вносится большое

количество медьсодержащих минеральных удобрений, в том числе сульфата меди или ее хелатных препаратов. Однако, как показали исследования, эффективность этих удобрений проявляется только в год применения, не сохраняясь в дальнейшем, и при высокой стоимости их использование в качестве основного источника меди становится экономически невыгодным [Karamanos et al., 1986].

Поскольку содержание микроэлементов в надземных органах растений во многом зависит от их поглощения корнями и транспорта в побеги [Kabata-Pendias, 2011], в настоящее время актуален поиск способов увеличения эффективности этих процессов у сельскохозяйственных культур, что особенно важно в условиях недостатка микроэлементов в почве. Одним из перспективных в этом отношении способов является использование регуляторов роста, которые, как известно, могут улучшить поступление элементов минерального питания в растения.

Салициловая кислота (СК) – полифункциональный регулятор роста фенольной природы. Она участвует в регуляции таких физиологиче-

ских процессов у растений, как рост, развитие, дыхание, фотосинтез и водный обмен [Pancheva et al., 1996; Shakirova et al., 2003]. Помимо этого СК влияет на поступление и транспорт элементов минерального питания по растению, например, за счет увеличения размеров корневой системы [Chen et al., 1993; Рахманкулова и др., 2006] или усиления активности межклеточного транспорта ионов [Krasavina, 2007]. Таким образом, можно предположить, что обработка растений СК будет способствовать лучшему поступлению меди в органы, однако экспериментальных данных, подтверждающих это, крайне мало. Задачей настоящего исследования явилось изучение влияния двух способов обработки СК на содержание меди в корнях и побегах растений ячменя и пшеницы, как наиболее важных злаковых культур, при их выращивании в оптимальных условиях минерального питания или при недостатке этого микроэлемента в корнеобитаемой среде.

Материалы и методы

Объектами исследований явились растения ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сорта Нур и пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Злата. Семена до посева проращивали в течение суток на дистиллированной воде (вариант «без СК») (96 штук) или на растворе СК (48 штук) в концентрации 10 мкмоль/л (вариант «обработка семян СК») (Sigma-Aldrich, США) и затем высаживали в вегетационные сосуды с песчаным субстратом (по 12 штук на сосуд). Часть растений (48 проростков), выращенных из не обработанных кислотой семян, спустя 3 недели опрыскивали раствором СК в концентрации 100 мкмоль/л (вариант «опрыскивание растений СК»). Концентрацию СК и длительность обработки выбирали на основании предварительных экспериментов. Растения выращивали в вегетационных условиях в течение 30 суток. Полив осуществляли питательным раствором Хогланда – Арнона с оптимальной концентрацией меди (0,08 г/л – оптимальный уровень минерального питания) или питательным раствором, не содержащим соль металла (ниже предела определения – дефицит меди). Повторность в каждом варианте опыта двукратная.

После завершения опыта у растений отмывали корни, отделяли побеги от корней и высушивали при температуре 60 °С. Содержание меди в органах растений (n = 20) и в субстрате определяли ICP-MS методом с использованием масс-спектрометра с индуцированной плазмой (Thermo Fisher Scientific, Германия) по стандартной методике [Светов и др., 2015].

Погрешность измерений рассчитывали по формулам согласно [Методика..., 2002]. Исследуемые показатели согласно результатам теста Шапиро – Уилка распределены ненормально. Значимость различий между вариантами оценивали по критерию Манна – Уитни – Вилкоксона при $p < 0,05$ в пакете программ Statgraphics Centurion. На рисунках представлены средние значения и стандартные ошибки. Для оценки интенсивности поступления меди в растения рассчитывали коэффициент биологического поглощения (КБП), представляющий собой отношение содержания элемента в сухой биомассе корня к его содержанию в субстрате [Перельман, 1989]. Для оценки интенсивности перемещения ионов металла по растению использовали коэффициент транслокации (КТ), который равен отношению содержания элемента в побегах к его содержанию в корнях.

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

Результаты и обсуждение

Проведенное исследование показало, что в оптимальных условиях минерального питания предпосевная обработка семян СК приводила к увеличению (по сравнению с необработанными растениями) содержания меди в корнях ячменя и пшеницы, тогда как после опрыскивания растений СК подобного эффекта не наблюдалось (рис. 1). Повышения содержания меди в побегах не обнаружено ни при одном из изученных видов обработки СК.

При недостатке меди в корнеобитаемой среде ее содержание в органах растений во всех вариантах опыта оказалось ниже, чем в оптимальных условиях минерального питания (рис. 2). При этом положительный эффект обработки семян СК на содержание микроэлемента обнаружился как в подземных, так и в надземных органах. В частности, в корнях и побегах ячменя в этом варианте опыта содержание меди оказалось соответственно в 2 и 1,5 раза выше, чем у необработанных растений (рис. 2, а), а в побегах пшеницы – в 2 раза выше (рис. 2, б). При опрыскивании растений СК значимого увеличения содержания меди в органах обоих видов злаков не наблюдалось.

Известно, что на поступление меди в растения, помимо ее концентрации в почве, влияет целый ряд факторов, в том числе pH среды, концентрация других ионов, например, железа, температура и влажность почвы и др. [Hinsinger,

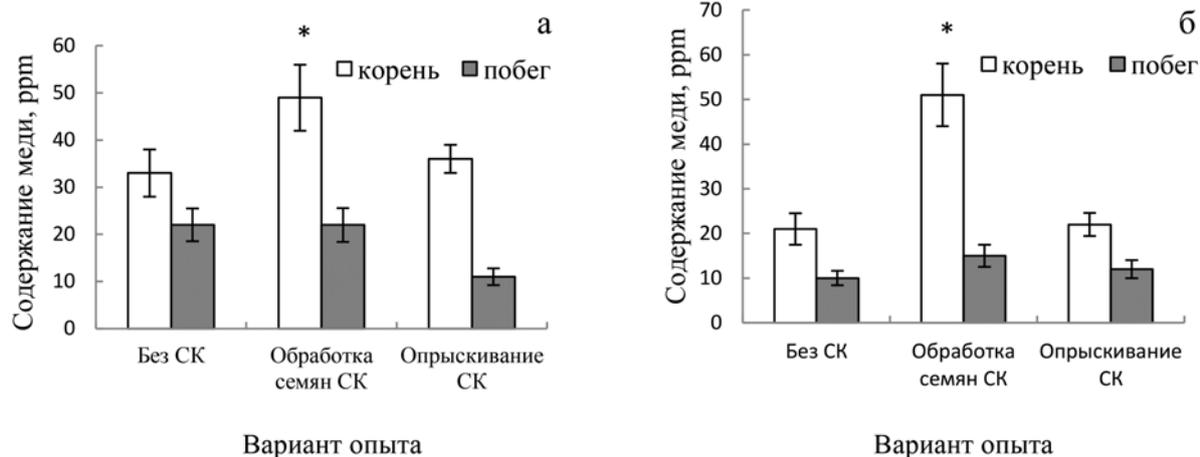


Рис. 1. Содержание меди в корнях и побегах ячменя (а) и пшеницы (б) при разных способах обработки салициловой кислотой (СК) при оптимальном уровне минерального питания. *Здесь и на рис. 2: различия достоверны при сравнении с не обработанными СК растениями $p < 0,05$

Fig. 1. Copper content in the roots and shoots of barley (a) and wheat (b) plants under different types of salicylic acid (SA) treatment at an optimal level of mineral nutrition. *Here and in Fig. 2: differences with the plants untreated with SA are significant at $p < 0.05$

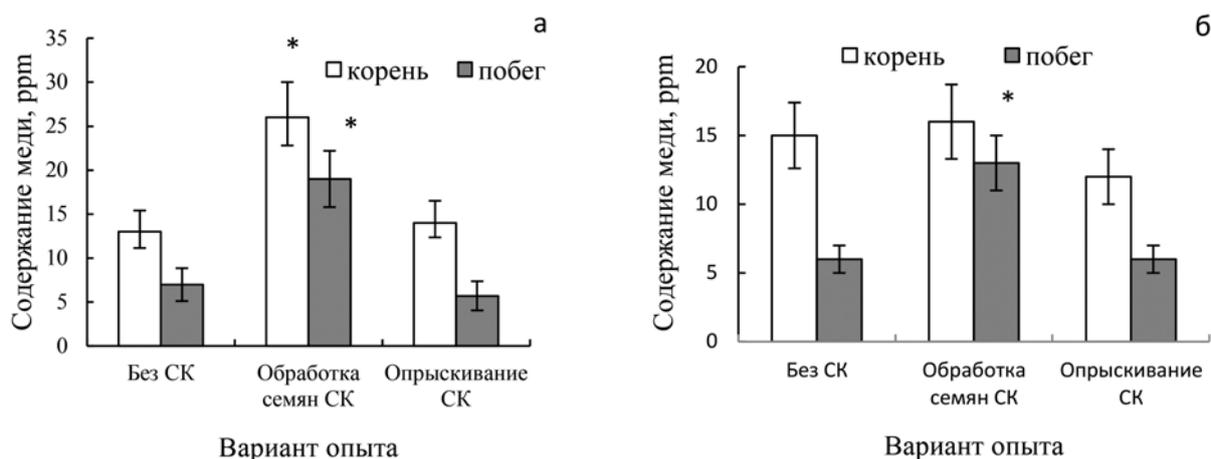


Рис. 2. Содержание меди в корнях и побегах ячменя (а) и пшеницы (б) при разных способах обработки салициловой кислотой (СК) в условиях ее дефицита в корнеобитаемой среде

Fig. 2. Copper content in the roots and shoots of barley (a) and wheat (b) with different types of salicylic acid treatment under conditions of its deficiency in the root environment

Courchesne, 2008]. Кроме того, современные исследования показали, что содержание меди в органах зависит от эффективности работы механизмов, обеспечивающих ее поглощение и транспорт по растению [Chaignon et al., 2002; Yruela, 2009]. В частности, у злаков важную роль в этом играют фитосидерофоры, выделяемые корнями в ризосферу и способствующие усвоению меди клетками корня [Röthheld, Marschner, 1991]. Помимо этого, у растений имеются белки-переносчики, транспортирующие медь через клеточные мембраны, в том числе из семейств COPT (copper transporter

protein), ZIP (zinc-iron-regulated transporter) или P_{1B} -АТФаз, от активности которых во многом зависит поступление меди в корни и ее дальнейший транспорт в надземные органы [Printz et al., 2016]. О влиянии СК на эти процессы в настоящее время известно крайне мало. Однако рядом авторов обнаружено, что СК участвует в регуляции поглощения элементов минерального питания в растении [Khan et al., 2010; Wang et al., 2011]. Кроме того, имеются данные о том, что некоторые фенолы, в том числе и СК, способны изменять свойства клеточных мембран и, как следствие, влиять на активность транс-

портеров и эффективность поглощения элементов минерального питания [Gordon et al., 2002; Krasavina, 2007].

Как правило, для оценки эффективности поглощения ионов металлов растением из почвы используют КБП [Перельман, 1989; Афанасьева, Аюшина, 2018]. Медь, как необходимый растению микроэлемент, обычно имеет значения КБП выше единицы и относится к элементам сильного накопления ($10 > \text{КБП} \geq 1$) [Авессаломов, 1987]. В наших исследованиях КБП меди во всех вариантах опыта также был > 1 (табл. 1).

При этом в оптимальных условиях минерального питания наибольшие значения КБП отмечались у растений, семена которых были обработаны СК. В частности, в этом варианте опыта КБП у ячменя и пшеницы выше, чем у необработанных растений, в 1,5 и 2,4 раза соответственно, что свидетельствует о повышении интенсивности поглощения меди корнями растений. При недостатке меди в корнеобитаемой среде КБП у обоих видов злаков снижался во всех вариантах опыта. Однако наиболее высокие его значения и в этих условиях отмечались в варианте опыта с предпосевной обработкой семян СК. Опрыскивание растений СК не давало подобного эффекта.

Как известно, корневая система у большинства видов растений является основным барьером на пути поступления меди в побег [Rehman et al., 2019]. Об эффективности функционирования этого барьера и активности транспорта ионов из корня в побег, как правило, судят на

основании коэффициента транслокации (КТ). При эффективно функционирующем корневом барьере КТ ниже 1, что свидетельствует о задержке ионов металла корнями. В условиях избытка металлов в корнеобитаемой среде это является важным адаптационным механизмом, обеспечивающим защиту надземных органов от отрицательного воздействия токсичных ионов. Результаты наших исследований показали, что у изученных видов злаков при оптимальном уровне минерального питания и при дефиците меди в субстрате КТ во всех вариантах опыта был ниже 1 (табл. 2).

Однако если в оптимальных условиях минерального питания значения этого коэффициента были выше в варианте без обработки СК, то при дефиците микроэлемента – в варианте с обработкой семян СК, что говорит об ослаблении в этих условиях эффективности корневого барьера и увеличении поступления ионов в побег.

Положительное воздействие обработки семян СК на содержание в органах растений элементов минерального питания ранее уже отмечалось, например, в отношении железа [Kang et al., 2003]. Механизм подобного эффекта СК в настоящее время не совсем ясен. Однако обнаружено, что при таком виде обработки СК возрастает уровень экспрессии ряда генов некоторых транскрипционных факторов (в частности, bHLH38 и bHLH39), участвующих в гомеостазе металла [Yuan et al., 2008]. Высказано также предположение, что действие СК

Таблица 1. Коэффициент биологического поглощения меди растениями ячменя и пшеницы при разных способах обработки салициловой кислотой (СК) и уровнях минерального питания

Table 1. Copper biological uptake coefficient by barley and wheat plants under different types of salicylic acid (SA) treatment and levels of mineral nutrition

Уровень минерального питания Mineral nutrition level	Вариант опыта Variant		
	без обработки СК without SA treatment	обработка семян СК SA seed treatment	опрыскивание растений СК spraying plants with SA
Ячмень / Barley			
Оптимальный Optimal	2,96	4,41	3,24
Дефицит меди Copper deficiency	1,16	2,32	1,25
Пшеница / Wheat			
Оптимальный Optimal	1,85	4,46	1,93
Дефицит меди Copper deficiency	1,27	1,39	1,05

Примечание. Содержание меди в субстрате при оптимальном уровне минерального питания $11,78 \pm 1,18$ ppm, при дефиците меди – в опыте с растениями ячменя и пшеницы $8,58 \pm 0,80$ и $8,52 \pm 0,81$ ppm соответственно.

Note. The copper content in the substrate at the optimal level of mineral nutrition is 11.78 ± 1.18 ppm, under copper deficiency – in the experiment with barley and wheat plants 8.58 ± 0.80 and 8.52 ± 0.81 ppm, respectively.

Таблица 2. Коэффициент транслокации меди у растений ячменя и пшеницы при разных способах обработки салициловой кислотой (СК) и уровнях минерального питания

Table 2. Copper translocation coefficient (TC) in barley and wheat plants under different types of salicylic acid (SA) treatment and levels of mineral nutrition

Уровень минерального питания Mineral nutrition level	Вариант опыта Variant		
	без обработки СК without SA treatment	обработка семян СК SA seed treatment	опрыскивание растений СК spraying plants with SA
Ячмень / Barley			
Оптимальный Optimal	0,58	0,45	0,30
Дефицит меди Copper deficiency	0,55	0,75	0,41
Пшеница / Wheat			
Оптимальный Optimal	0,46	0,30	0,43
Дефицит меди Copper deficiency	0,44	0,79	0,51

на поступление элементов минерального питания может находиться под контролем сложного взаимодействия сигнальных путей СК-ауксин-этилена [Shen et al., 2016].

Заключение

Проведенное исследование показало, что предпосевная обработка семян ячменя и пшеницы СК приводила к повышению содержания меди в корнях и побегах обоих видов злаков, и это наиболее отчетливо проявилось при дефиците указанного микроэлемента в корнеобитаемой среде. Этому способствует более интенсивное поглощение меди корнями растений, а также снижение активности работы корневого барьера и усиление транслокации ионов в побеги. Опрыскивание растений СК аналогичного эффекта не вызывало. Полученные результаты свидетельствуют об эффективности использования предпосевной обработки семян культурных злаков СК для повышения содержания меди в органах растений, причем не только в оптимальных условиях минерального питания, но и, что особенно важно, при ее недостатке в субстрате.

Литература

Авессаломов И. А. Геохимические показатели при изучении ландшафтов: Учебно-методическое пособие. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1987. 108 с.

Афанасьева Л. В., Аюшина Т. А. Накопление и распределение микроэлементов в растениях *Arctostaphylos uva-ursi* // Химия растительного сырья. 2018. № 3. С. 123–128. doi: 10.14258/jcrpm.2018033718

Методика определения элементного состава почв, грунтов и донных отложений атомно-эмиссионным и масс-спектральным методами анализа / ИПТМ РАН. Черноголовка, 2002. 34 с.

Перельман А. И. Геохимия: Учеб. для геол. спец. вузов. 2-е изд. М.: Высшая школа, 1989. 528 с.

Рахманкулова З. Ф., Рахматуллина С. Р., Федяев В. В. Влияние салициловой кислоты на про/антиоксидантный статус и энергетический баланс проростков пшеницы // Вестник Башкирского университета. 2006. № 4. С. 41–43.

Светов С. А., Степанова А. В., Чаженгина С. Ю., Светова Е. Н., Рыбникова З. П., Михайлова А. И., Парамонов А. С., Утицына В. Л., Эхова М. В., Колодей В. С. Прецизионный (ICP-MS, LA-ICP-MS) анализ состава горных пород и минералов: методика и оценка точности результатов на примере раннедокембрийских мафитовых комплексов // Труды Карельского научного центра РАН. 2015. № 7. С. 54–73. doi: 10.17076/geo140

Хелдт Г.-В. Биохимия растений. М.: БИНОМ, Лаборатория знаний, 2011. 471 с.

Chaignon V., Di Malta D., Hinsinger P. Fe-deficiency increases Cu acquisition by wheat cropped in a Cu-contaminated vineyard soil // New Phytol. 2002. Vol. 154. P. 121–130. doi: 10.1046/j.1469-8137.2002.00349.x

Chen Z., Ricigliano J. W., Klessig D. F. Purification and characterization of a soluble salicylic acid – binding-protein from tobacco // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1993. Vol. 90. P. 9533–9537. doi: 10.1073/pnas.90.20.9533

Cohu C. M., Pilon M. Regulation of superoxide dismutase expression by copper availability // Physiol. Plant. 2007. Vol. 129. P. 747–755. doi: 10.1111/j.1399-3054.2007.00879.x

Gordon L. Kh., Minibayeva F. V., Ogorodnikova T. I., Rachmatullina D. F., Tzentzevitzky A. N., Kolesnikov O. P., Maksyutin D. A., Valitova J. N. Salicylic acid induces dissipation of the proton gradient on the plant cell plasma membrane // Dokl. Biol. Sci. 2002. Vol. 387. P. 581–583. doi: 10.1023/a:1021714229883

Hinsinger P., Courchesne F. Mobility and bioavailability of heavy metals and metalloids at soil-root interface // *Biophysico-chemical processes of heavy metals and metalloids in soil environments* / Eds. A. Violante, P. M. Huang, G. M. Gadd. Wiley-IUPAC Series Biophysico-Chemical Processes in Environmental Systems: Chichester, UK, 2008. Vol. 1. doi: 10.2136/sssabookser4.2ed.c9

Shakirova F. M., Sakhabutdinova A. R., Bezrukova M. V., Fatkhutdinova R. A., Fatkhutdinova D. R. Changes in the hormonal status of wheat seedlings induced by salicylic acid and salinity // *Plant Science*. 2003. Vol. 164. P.317–322. doi: 10.1016/S0168-9452(02)00415-6

Kabata-Pendias A. Trace elements in soil and plants. 4th Ed. Boca Raton, 2011. 520 p.

Kang H. G., Foley R. C., Onate-Sanchez L., Lin C., Singh K. B. Target genes for OBP3, a DOF transcription factor, include novel basic helix-loop-helix domain proteins inducible by salicylic acid // *The Plant Journal*. 2003. Vol. 35. P. 362–372. doi: 10.1046/j.1365-313x.2003.01812.x

Karamanos R. E., Kruger G. A., Steward J. W. B. Copper deficiency in cereal and oil seed crops in Northern Canadian prairie soils // *Agronomy J*. 1986. Vol. 78, no. 2. P. 317–323. doi: 10.2134/agronj1986.00021962007800020021x

Khan N. A., Syeed S., Masood A., Nazar R., Iqbal N. Application of salicylic acid increases contents of nutrients and antioxidative metabolism in mung bean and alleviates adverse effects of salinity stress // *Inter. J. Plant Biol*. 2010. Vol. 1. P. 1–8. doi: 10.4081/pb.2010.e1

Krasavina M. Effect of salicylic acid on solute transport in plants // *Salicylic Acid: A Plant Hormone* / Eds. S. Hayat, A. Ahmad. Springer, 2007. P. 25–68. doi: 10.1007/1-4020-5184-0_3

Pancheva T. V., Popova L. P., Uzunova A. N. Effects of salicylic acid on growth and photosynthesis in barley plants // *J. Plant Physiol*. 1996. Vol. 149. P. 57–63.

Printz B., Lutts S., Hausman J. -F., Sergeant K. Copper trafficking in plants and its implication on cell wall dynamics // *Front. Plant Sci*. 2016. Vol. 7. Art. 601. doi: 10.3389/fpls.2016.00601

Rehman M., Liu L., Wang Q., Saleem M. H., Bashir S., Ullah S., Peng D. Copper environmental toxicology, recent advances, and future outlook: a review // *Environ. Sci. Poll. Res*. 2019. Vol. 26. P. 18003–18016. doi: 10.1007/s11356-019-05073-6

Römheld V., Marschner H. Function of micronutrients in plants // *Micronutrients in Agriculture* / Eds. J. J. Mortvedt. 2nd Ed. Soil Science Society of America. Books Series No. 4. 1991. doi: 10.2136/SSSABOOKSER4.2ED.C9

Rubino J. T., Franz K. J. Coordination chemistry of copper proteins: How nature handles a toxic cargo for essential function // *J. Inorg. Biochem*. 2012. Vol. 107. P. 129–143. doi: 10.1016/j.jinorgbio.2011.11.024

Shen C., Yang Y., Liu K., Zhang L., Guo H., Sun T., Wang H. Involvement of endogenous salicylic acid in iron-deficiency responses in Arabidopsis // *J. Exp. Bot*. 2016. Vol. 67, no. 14. P. 4179–4193. doi: 10.1093/jxb/erw196

Yuan Y. Wu. H., Wang N., Li J., Zhao W., Du J., Wang D., Ling H. Q. FIT interacts with AtbHLH38 and AtbHLH39 in regulating iron uptake gene expression for

iron homeostasis in Arabidopsis // *Cell Research*. 2008. Vol. 18. P. 385–397. doi: 10.1038/cr.2008.26

Yruela I. Copper in plants: acquisition, transport and interactions // *Funct. Plant Biol*. 2009. Vol. 36. P. 409–430. doi: 10.1071/FP08288

Wang C., Zhang S., Wang P., Hou J., Qian J., Ao Y., Lu J., Li L. Salicylic acid involved in the regulation of nutrient elements uptake and oxidative stress in *Vallisneria natans* (Lour.) Hara under Pb stress // *Chemosphere*. 2011. Vol. 84. P. 136–142. doi: 10.1016/j.chemosphere.2011.02.026

References

Afanas'eva L. V., Ayushina T. A. Accumulation and distribution of trace elements in *Arctostaphylos uva-ursi* plants. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya = Chemistry of Plant Raw Materials*. 2018;3: 123–128. doi: 10.14258/jcpm.2018033718 (In Russ.)

Avessalomov I. A. Geochemical indicators in the study of landscapes. Moscow: Izd-vo Mosk. univ.; 1987. 108 p. (In Russ.)

Chaignon V., Di Malta D., Hinsinger P. Fe-deficiency increases Cu acquisition by wheat cropped in a Cu-contaminated vineyard soil. *New Phytol*. 2002;154:121–130. doi: 10.1046/j.1469-8137.2002.00349.x

Chen Z., Ricigliano J. W., Klessig D. F. Purification and characterization of a soluble salicylic acid – binding protein from tobacco. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 1993;90:9533–9537.

Cohu C. M., Pilon M. Regulation of superoxide dismutase expression by copper availability. *Physiol. Plant*. 2007;129:747–755.

Gordon L. Kh., Minibayeva F. V., Ogorodnikova T. I., Rachmatullina D. F., Tzentzevitzky A. N., Kolesnikov O. P., Maksyutin D. A., Valitova J. N. Salicylic acid induces dissipation of the proton gradient on the plant cell plasma membrane. *Dokl. Biol. Sci*. 2002;387:581–583.

Hinsinger P., Courchesne F. Mobility and bioavailability of heavy metals and metalloids at soil-root interface. *Biophysico-chemical processes of heavy metals and metalloids in soil environments*. Wiley-IUPAC Series Biophysico-Chemical Processes in Environmental Systems. Vol. 1. Chichester, UK; 2008. doi: 10.2136/sssabookser4.2ed.c9

Kabata-Pendias A. Trace elements in soil and plants. 4th Ed. Boca Raton; 2011. 534 p.

Kang H. G., Foley R. C., Onate-Sanchez L., Lin C., Singh K. B. Target genes for OBP3, a DOF transcription factor, include novel basic helix-loop-helix domain proteins inducible by salicylic acid. *The Plant Journal*. 2003;35:362–372. doi: 10.1046/j.1365-313x.2003.01812.x

Karamanos R. E., Kruger G. A., Steward J. W. B. Copper deficiency in cereal and oil seed crops in Northern Canadian prairie soils. *Agronomy J*. 1986;78(2):317–323. doi: 10.2134/agronj1986.00021962007800020021x

Khan N. A., Syeed S., Masood A., Nazar R., Iqbal N. Application of salicylic acid increases contents of nutrients and antioxidative metabolism in mung bean and alleviates adverse effects of salinity stress. *Inter. J. Plant Biol*. 2010;1:1–8. doi: 10.4081/pb.2010.e1

Kheldt G.-V. Plant biochemistry. Moscow: BINOM, Laboratoriya znanii; 2011. 471 p. (In Russ.)

Krasavina M. Effect of salicylic acid on solute transport in plants. *Salicylic Acid: A Plant Hormone*. Springer; 2007:25–68. doi: 10.1007/1-4020-5184-0_3

Methods for determining the elemental composition of soils, ground and bottom sediments by atomic emission and mass spectral methods of analysis. Chernogolovka; 2002. 34 p. (In Russ.)

Pancheva T. V., Popova L. P., Uzunova A. N. Effects of salicylic acid on growth and photosynthesis in barley plants. *J. Plant Physiol.* 1996;149:57–63.

Perel'man A. I. Geochemistry: A textbook for geology students. 2nd ed. Moscow: Vysshaya shkola; 1989. 528 p. (In Russ.)

Printz B., Lutts S., Hausman J.-F., Sergeant K. Copper trafficking in plants and its implication on cell wall dynamics. *Front. Plant Sci.* 2016;7:601. doi: 10.3389/fpls.2016.00601

Rakhmankulova Z. F., Rakhmatullina S. R., Fedyaev V. V. The effect of salicylic acid on the pro/antioxidant status and energy balance of wheat germs. *Vestnik Bashkirskogo universiteta = Bulletin of Bashkir University.* 2006;4:41–43. (In Russ.)

Rehman M., Liu L., Wang Q., Saleem M. H., Bashir S., Ullah S., Peng D. Copper environmental toxicology, recent advances, and future outlook: a review. *Environ. Sci. Poll. Res.* 2019;26:18003–18016.

Römheld V., Marschner H. Function of micronutrients in plants. *Micronutrients in Agriculture*. 2nd ed. Soil Science Society of America. Books Series No. 4. 1991.

Rubino J. T., Franz K. J. Coordination chemistry of copper proteins: How nature handles a toxic cargo for essential function. *J. Inorg. Biochem.* 2012;107:129–143.

Shakirova F. M., Sakhabutdinova A. R., Bezrukova M. V., Fatkhutdinova R. A., Fatkhutdinova D. R. Changes in the hormonal status of wheat seedlings induced by salicylic acid and salinity. *Plant Science.* 2003;164:317–322.

Shen C., Yang Y., Liu K., Zhang L., Guo H., Sun T., Wang H. Involvement of endogenous salicylic acid in iron-deficiency responses in Arabidopsis. *J. Exp. Bot.* 2016;67(14):4179–4193. doi: 10.1093/jxb/erw196

Svetov S. A., Stepanova A. V., Chazhengina S. Yu., Svetova E. N., Rybnikova Z. P., Mikhailova A. I., Paramonov A. S., Utitsyna V. L., Ekhova M. V., Kolodei V. S. Precision geochemical (ICP-MS, LA-ICP-MS) analysis of rock and mineral composition: The method and accuracy estimation in the case study of Early Precambrian mafic complexes. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS.* 2015;7:54–73. doi: 10.17076/geo140 (In Russ.)

Wang C., Zhang S., Wang P., Hou J., Qian J., Ao Y., Lu J., Li L. Salicylic acid involved in the regulation of nutrient elements uptake and oxidative stress in *Vallisneria natans* (Lour.) Hara under Pb stress. *Chemosphere.* 2011;84:136–142. doi: 10.1016/j.chemosphere.2011.02.026

Yruela I. Copper in plants: acquisition, transport and interactions. *Funct. Plant Biol.* 2009;36:409–430.

Yuan Y., Wu H., Wang N., Li J., Zhao W., Du J., Wang D., Ling H. Q. FIT interacts with AtbHLH38 and AtbHLH39 in regulating iron uptake gene expression for iron homeostasis in Arabidopsis. *Cell Research.* 2008;18:385–397. doi: 10.1038/cr.2008.26

Поступила в редакцию / received: 09.09.2021; принята к публикации / accepted: 26.09.2022.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Казнина Наталья Мстиславовна

д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник

e-mail: kaznina@krc.karelia.ru

Игнатенко Анна Анатольевна

канд. биол. наук, научный сотрудник

e-mail: angelina911@ya.ru

Батова Юлия Валерьевна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: batova@krc.karelia.ru

CONTRIBUTORS:

Kaznina, Natal'ya

Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher

Ignatenko, Anna

Cand. Sci. (Biol.), Researcher

Batova, Yulia

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

УДК 582.632.1

КАРЕЛЬСКАЯ БЕРЕЗА: НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Л. В. Ветчинникова^{1*}, А. Ф. Титов^{2,3}

¹ Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910), *vetchin@krc.karelia.ru

² Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910)

³ Отдел комплексных научных исследований КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910)

В статье представлены наиболее важные и интересные результаты исследований карельской березы, полученные сотрудниками ИЛ КарНЦ РАН на протяжении более чем полувековой истории института. Приводятся количественные показатели, отражающие динамику выхода основных публикаций (монографии, статьи в отечественных и зарубежных научных журналах, статьи в сборниках научных статей, учебные пособия), а также результатов интеллектуальной деятельности (патенты, ноу-хау, базы данных) ученых института. Их анализ свидетельствует о большом и по-прежнему неослабевающем интересе к этому уникальному объекту лесной дендрофлоры, что подтверждается возросшим в последние годы количеством публикаций. Подчеркивается, что в ходе многолетних полевых и лабораторных исследований накоплен значительный научный материал, который существенно обогатил современные знания о признаках и свойствах карельской березы, ее отличительных особенностях. Указаны направления исследований, имеющие как прикладной, так и фундаментальный характер, в рамках которых в перспективе можно ожидать получение наиболее интересных результатов, позволяющих глубже понять биологическую природу карельской березы и которые дадут, по мнению авторов, возможность найти уже в ближайшие годы правильные подходы к решению проблемы сохранения ее генофонда, а в дальнейшем и ее расширенного воспроизводства.

Ключевые слова: *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti; карельская береза; результаты и перспективы исследований

Для цитирования: Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Карельская береза: некоторые итоги и перспективы исследований // Труды Карельского научного центра РАН. 2022. № 7. С. 100–110. doi: 10.17076/eb1698

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания ФИЦ «Карельский научный центр Российской академии наук» (Институт леса КарНЦ РАН – тема № 121061500082-2, Институт биологии КарНЦ РАН – тема № FMEN-2022-0004, Отдел комплексных научных исследований КарНЦ РАН).

L. V. Vetchinnikova^{1*}, A. F. Titov^{2,3}. CURLY BIRCH: SOME RESEARCH TAKEAWAYS AND PROSPECTS

¹ Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *vetchin@krc.karelia.ru

² Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia)

³ Department for Multidisciplinary Research, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia)

The article describes the most important and interesting curly birch research results obtained by staff of the Forest Research Institute KarRC RAS over the institute's more than half-century history. Quantitative indicators of the dynamics of major publications (monographs, articles in Russian and foreign journals, articles in collected volumes, textbooks) and of intellectual property (patents, know-how, databases) produced by scientists working at the Institute are reported. Their analysis shows that interest in this unique member of the forest flora is great and unflagging, as evidenced by the growing number of recent publications. We emphasize that long-term studies in the field and in the laboratory have produced extensive scientific material, substantially enriching our knowledge of the traits and properties of curly birch, its distinctive features. We indicate the research areas of applied as well as theoretical nature where one can potentially expect to obtain the most interesting results providing a deeper insight into the biological nature of curly birch and which, as the authors believe, will very soon help discover adequate approaches to preservation of the plant's gene pool and to its extended reproduction in the long run.

Keywords: *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti; curly birch; research takeaways and prospects

For citation: Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Curly birch: some research takeaways and prospects. *Trudy Kareli'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2022. No. 7. P. 100–110. doi: 10.17076/eb1698

Funding. The studies were funded from the federal budget through state assignment to the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (Forest Research Institute KarRC RAS – thematic area No. 121061500082-2, Institute of Biology KarRC RAS – thematic area No. FMEN-2022-0004, Department for Multidisciplinary Research KarRC RAS).

Первые сведения о карельской березе, которая отличается от своих ближайших сородичей прежде всего высокоценной узорчатой текстурой в древесине, относятся к XVIII веку. Сто лет спустя в 1857 г. благодаря отечественному ученому К. Е. Мерклину карельская береза получила современное латинское название *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti. Однако, вероятно, из-за отсутствия полного описания ее отличительных особенностей, систематическое положение, предложенное К. Е. Мерклиным, утвердилось не сразу, а целенаправленно изучать карельскую березу как биологический объект стали только в начале XX века, примерно в одно время в Финляндии и России.

В России основоположником изучения карельской березы является ученый-лесовод Н. О. Соколов (рис. 1, А), который с 1928 г. непосредственно участвовал в организации и проведении поисковых работ по выявлению мест произрастания карельской березы в различных

районах Карелии [Соколов, 1950]. Он же в 1957 г., в год образования Института леса в Карельском филиале АН СССР (ныне Институт леса ФИЦ «Карельский научный центр Российской академии наук» – ИЛ КарНЦ РАН), организовал создание первых опытных участков карельской березы на территории Агробиологической станции (АБС) Института биологии Карельского филиала АН СССР в пригороде г. Петрозаводска. В дальнейшем исследования карельской березы получили постоянную «прописку» в тематике НИР ИЛ КарНЦ РАН, где они активно ведутся на протяжении практически всей 65-летней истории института. Попутно следует отметить значительный вклад в изучение карельской березы других ученых: А. Я. Любавской – в Московской области, А. П. Евдокимова – в Ленинградской, С. Н. Багаева – в Костромской, Н. Е. Косиченко – в Воронежской, а также ряда исследователей из Финляндии, Швеции, Словакии, Латвии, Республики Беларусь [Ветчинникова, Титов, 2021a].



Рис. 1. Карельская береза и ее исследователи в XX веке: Н. О. Соколов (А); В. И. Ермаков (Б); выращивание сеянцев карельской березы в условиях теплицы (В); С. Н. Зими́на, Л. В. Ко́нина (Ветчинникова), З. Д. Бума́гина, Л. А. Ба́рильская (Г); клоны карельской березы, полученные путем прививки, в возрасте 5 лет (Д) и спустя 25 лет (Е)

Fig. 1. Curly birch and its researchers in the 20th century: N. O. Sokolov (A); V. I. Ermakov (B); growing curly birch seedlings in a greenhouse (B); S. N. Zimina, L. V. Konina (Vetchinnikova), Z. D. Bumagina, L. A. Baril'skaya (Г); grafted curly birch clones at 5-year age (D) and 25 years later (E)

Н. О. Соколов оказался одним из первых, кто наиболее подробно описал отличительные признаки карельской березы и предложил классифицировать ее по форме роста (высоко-, короткоствольная или кустообразная) [Соколов, 1950]. Заслуга Н. О. Соколова заключается и в том, что он изменил представление о карельской березе, утолщения на стволах которой многие считали капом. Необходимо добавить, что к 1949 г. были сделаны первые анатомо-морфологические описания узорчатой текстуры в древесине карельской березы, а также ее отличий от обычной (прямоволокнистой) древесины, характерной для березы повислой [Яковлев, 1949].

В 50–60-е годы важное место в исследованиях карельской березы заняли работы по ее контролируемому опылению, как между собой, так и с участием березы повислой и березы пушистой. В Карелии изучение характера проявления признаков в гибридном потомстве велось под руководством В. И. Ермакова (рис. 1, Б). В результате установлено, что при контролируемом опылении доля растений с узорчатой текстурой в древесине резко возрастает, хотя и не достигает 100 % (рис. 1, В). Также показано, что карельская береза и береза пушистая, несмотря на их разную плоидность, довольно легко скрещиваются между собой и формируют зрелые семена [Ермаков, 1975, 1986].

В эти же годы началось создание лесных культур карельской березы [Евдокимов, 1989; Щурова, 2011; Ветчинникова, Титов, 2022], активизировалась работа по ее интродукции в другие регионы, находящиеся за пределами ее ареала, в частности в Московскую, Мурманскую и Омскую области [Ветчинникова, Титов, 2021б]. Заготовка семян карельской березы для интродукции осуществлялась главным образом в Карелии, где в период с 1949 по 1986 г. их было собрано более 3,5 т [Лаур, 2012].

Большое значение для воспроизводства запасов карельской березы имели разработки способов ее вегетативного размножения путем прививки [Любавская, 1978] или черенкования [Савельев, 1992]. В Карелии, в Институте леса, эти работы совместно с С. Н. Зиминной, З. Д. Бумагиной и Л. В. Кониной (Ветчинниковой) (рис. 1, Г) на протяжении более чем 20 лет (рис. 1, Д, Е) успешно проводились под руководством В. И. Ермакова [1970, 1986]. В 80-е годы опыт выполнения прививок нашел применение в производственной практике при создании архива клонов карельской березы [Щурова, 2011].

В 70-е годы наряду с решением практических задач усилилось внимание ученых к вопро-

сам происхождения карельской березы и механизмам формирования узорчатой текстуры в ее древесине. Однако из-за отсутствия полной уверенности в ее генетическом происхождении и устойчивом наследовании в поколениях отличительных свойств именно в этот период получила свое развитие гипотеза об «инфекционном» или «патологическом» происхождении узорчатости. Ее сторонники рассматривали наблюдаемое у карельской березы искривление волокон как результат ответной реакции березы повислой на действие факторов внешней среды биотической или абиотической природы [Ветчинникова, Титов, 2021а].

Стоит отдельно отметить работу, проведенную в Институте леса в середине 1970-х гг. Л. А. Барильской [1978] (рис. 1, Г). На основании электронно-микроскопических исследований ею было высказано предположение о существовании определенной связи между деятельностью апикальных меристем и формированием специфического рисунка в древесине карельской березы. Позднее оно получило подкрепление и развитие в исследованиях Л. Л. Новицкой (рис. 2, А) [1997, 2008] и ее учеников [Галибина и др., 2012; Тарелкина и др., 2018]. По их мнению, формирование узорчатой текстуры в древесине карельской березы связано преимущественно с морфогенетическим эффектом транспортной формы сахарозы, содержание которой заметно повышается после завершения формирования ассимиляционного аппарата. Тем не менее уже тогда ряд ученых связывали появление карельской березы с определенными генетическими процессами и действием генетических факторов [Любавская, 1978; Ермаков, 1986; Евдокимов, 1989 и др.].

Важную роль в подтверждении генетической природы карельской березы сыграли работы по пересадке тканей коры от деревьев, обладающих узорчатой текстурой в древесине, на стволы деревьев с обычной (прямоволокнистой) древесиной, проведенные в 80-е годы В. И. Ермаковым и его помощниками – Л. А. Барильской, Л. В. Ветчинниковой, З. Д. Бумагиной [Ермаков, 1986; Ермаков и др., 1991]. Опыты показали, что при трансплантации тканей карельской березы на стволы обычной березы формирование узорчатой древесины происходит локально и исключительно в границах пересаженного участка без какого-либо влияния апикальных меристем ассимилирующих органов или корневой системы (или продуктов их жизнедеятельности).

Со второй половины 70-х годов в Институте леса началось целенаправленное изучение физиолого-биохимических особенностей карель-



Рис. 2. Карельская береза и ее исследователи в XXI веке: Л. Л. Новицкая (А), Л. В. Ветчинникова (Б); клоны карельской березы *in vitro* (В, Г) и на опытных участках Института леса КарНЦ РАН (Д)

Fig. 2. Curly birch and its researchers in the 21st century: L. L. Novitskaya (A), L. V. Vetchinnikova (B); curly birch clones *in vitro* (B, Г) and in experimental plots of the Forest Research Institute KarRC RAS (D)

ской березы с целью выявления ее видоспецифичности [Кони́на, 1980; Ветчинникова, 2003]. Полученные при этом результаты послужили научно-методической основой для разработки технологии клонального микроразмножения карельской березы [Ветчинникова, 1998; Ветчинникова и др., 2005].

Важным этапом для воспроизводства ресурсов карельской березы и расширения ее генетического разнообразия в эти годы стали работы по отбору плюсовых (лучших) деревьев на территории Карелии [Щурова, 2011; Ветчинникова и др., 2013]. Их использование для проведения контролируемого опыления позволило перейти к плантационному выращиванию этой необычной березы и значительно увеличить (до 90 % и выше) в семенном потомстве

количество деревьев с узорчатой текстурой в древесине.

В начале 2000-х гг. при доработке способа клонального микроразмножения сотрудниками ИЛ КарНЦ РАН Л. В. Ветчинниковой (рис. 2, Б) и Т. Ю. Кузнецовой сделан следующий шаг, в результате которого удалось индуцировать морфо- и органогенез непосредственно из апикальной меристемы вегетативных почек (рис. 2, В, Г), а не из семян карельской березы гибридного происхождения, как это было в начале работы [Ветчинникова и др., 2013]. При этом авторам удалось преодолеть и исключить этап каллусогенеза, что позволило гарантированно сохранять у клонов признаки исходных генотипов и нашло соответствующее подтверждение полученными патентами (табл. 1).

Таблица 1. Патенты, ноу-хау и базы данных, зарегистрированные как результаты интеллектуальной деятельности (РИД) сотрудников ИЛ КарНЦ РАН, полученные в ходе исследований карельской березы

Table 1. Patents, know-how and databases obtained in the course of research on curly birch and registered as the intellectual property (IP) of the Forest Research Institute KarRC RAS staff

РИД IP	Годы / Years						
	1990–1994	1995–1999	2000–2004	2005–2009	2010–2014	2015–2020	2021–2022
Патенты и ноу-хау Patents and know-how	3	1	1	–	–	6	1
Базы данных Databases	–	–	–	–	–	6	1

Необходимо отметить, что значительный вклад в изучение карельской березы и ее биологических особенностей внесли многочисленные экспедиции, организованные не только в границах почти всего ареала карельской березы (на территории России и европейских стран), но и за его пределами (в случае ее интродукции в другие регионы). Полученные данные систематизированы и обобщены в монографии, в которой, наряду с другими вопросами, особое внимание уделено состоянию ресурсов карельской березы и их динамике, наблюдаемой на протяжении последних почти 100 лет [Ветчинникова и др., 2013]. Заметим, что предыдущее издание, где описывается состояние ресурсов карельской березы, было подготовлено и опубликовано Н. О. Соколовым в 1950 г. [Соколов, 1950].

На основании натурных исследований также показано, что к началу XXI века в Карелии – на территории наибольшего распространения карельской березы в России, а также в странах Северной и Западной Европы она оказалась под угрозой реального исчезновения, и проблема сохранения и восстановления ее генофонда приобрела особую остроту [Ветчинникова, Титов, 2020а]. Учитывая это, сотрудники КарНЦ РАН Л. В. Ветчинникова и А. Ф. Титов выступили с инициативой и подготовили концепцию, на основании которой в 2008 г. совместно с работниками лесного хозяйства И. В. Скадорвой и М. Л. Щуровой была сформирована региональная целевая программа, направленная на сохранение генофонда карельской березы и воспроизводство ее ресурсов на территории Республики Карелия. В ноябре 2008 г. программу утвердили постановлением Законодательного собрания РК, однако ее выполнение в силу ряда объективных причин было остановлено фактически на старте. Тем не менее сотрудники группы биотехнологии воспроизводства древесных растений (с 2013 г. – лаборатория лесных биотехнологий ИЛ КарНЦ РАН) под руководством Л. В. Ветчинниковой продолжили научную работу в соответствии с целями и задачами ук-

занной программы. В частности, важным итогом этого явилось создание *in vitro* коллекции клонов карельской березы разного географического происхождения (<http://www.ckp-rf.ru/usu/465691/>). Посадочный материал карельской березы, полученный путем клонального микро-размножения при активном участии Н. Е. Петровой и О. С. Серебряковой, с 2009 г. стал основой для создания коллекции клонов *ex situ* на АБС (рис. 2, Д), а с 2021 г. – опытно-производственной плантации на территории одного из лесхозов в южной части Карелии.

В 2016 г. Л. В. Ветчинникова и А. Ф. Титов предложили и обосновали эколого-генетическую гипотезу происхождения карельской березы [Ветчинникова, Титов, 2016]. В публикациях 2018 г. авторы показали важную роль особо охраняемых природных территорий в сохранении ее генофонда [Ветчинникова, Титов, 2018а, б], а в 2019 г. опубликовали большую обзорную статью, посвященную карельской березе как уникальному биологическому объекту [Ветчинникова, Титов, 2019]. В более поздних работах нашли отражение собственный взгляд авторов на таксономический статус карельской березы [Ветчинникова, Титов, 2020б] и новый подход к определению границ ее ареала [Ветчинникова, Титов, 2020в]. В публикациях последних лет рассмотрены вопросы интродукции и реинтродукции карельской березы [Ветчинникова, Титов, 2021б, 2022], структуры ее популяций [Ветчинникова, Титов, 2020г], а также дана оценка генетического разнообразия северных (Финляндия, Республика Карелия) и южной (Беларусь) популяций [Ветчинникова и др., 2021]. Важнейшие результаты изучения карельской березы обобщены в монографии, опубликованной в 2021 г. [Ветчинникова, Титов, 2021а].

Второе десятилетие XXI века ознаменовалось привлечением для изучения ксилогенеза карельской березы биохимических и молекулярно-генетических методов. Так, в период с 2015 по 2022 г. опубликована серия работ Н. А. Галибиной с сотрудниками, посвященных

изучению активности сахарозосинтазы и апопластной инвертазы [Галибина и др., 2015а, б; Мощенская и др., 2019], экспрессии кодирующих их генов [Мощенская и др., 2017; Novitskaya et al., 2020], а также генов, участвующих в регуляции и дифференцировке, с одной стороны, клеток ксилемы, а с другой – клеток флоэмы [Галибина и др., 2019; Galibina et al., 2022; Serkova

et al., 2022]. Ряд публикаций касался роли ферментов антиоксидантной системы в формировании узорчатой древесины у карельской березы [Nikerova et al., 2022].

Таким образом, можно констатировать, что к настоящему времени в ИЛ КарНЦ РАН накоплен большой объем разноплановой информации (рис. 3, 4; табл. 2), характеризующей карельскую



Рис. 3. Монографии, посвященные карельской березе, опубликованные сотрудниками Института леса КарНЦ РАН

Fig. 3. Monographs on curly birch published by the Forest Research Institute KarRC RAS staff

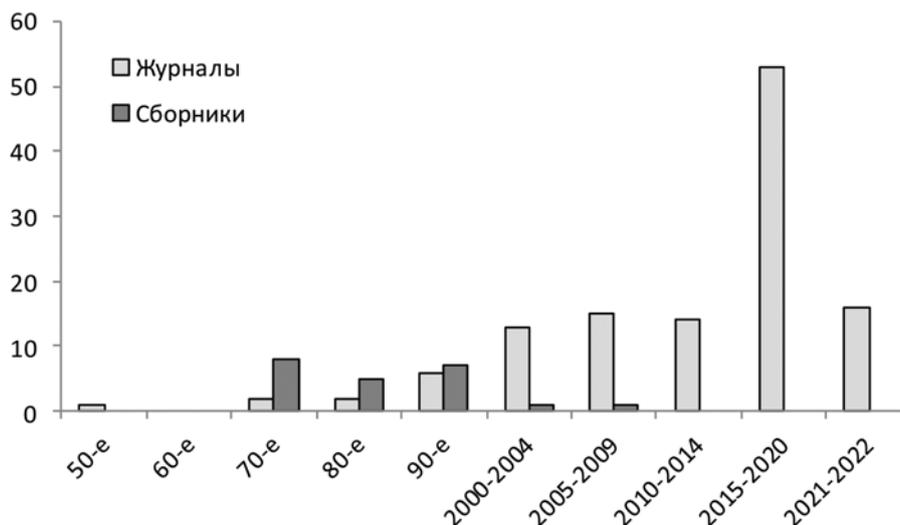


Рис. 4. Динамика публикации статей сотрудниками Института леса КарНЦ РАН в отечественных и зарубежных научных журналах и в сборниках научных статей по результатам исследований, проводимых с карельской березой

Fig. 4. Number of articles on curly birch research results published by the Forest Research Institute KarRC RAS staff in Russian and foreign journals and collected volumes

Таблица 2. Монографии и учебные пособия, подготовленные сотрудниками ИЛ КарНЦ РАН, отражающие результаты исследований, проводимых с карельской березой

Table 2. Monographs and textbooks with the results of curly birch research prepared by the Forest Research Institute KarRC RAS staff

Публикации Publications	Годы / Years							
	70-е 1970s	80-е 1980s	90-е 1990s	2000–2004	2005–2009	2010–2014	2015–2020	2021–2022
Монографии Monographs	–	1	1	2	2	2	–	1
Учебные пособия Textbooks	–	–	–	–	–	–	2	2

березу с самых разных сторон и значительно обогатившей современные знания о ее признаках и свойствах. Однако до сих пор отсутствуют надежные способы (включая физиолого-биохимические или молекулярно-генетические) прижизненной диагностики узорчатой текстуры и определения степени насыщенности рисунка в древесине карельской березы. Можно, однако, надеяться, что широкие перспективы в этом плане открывает использование новейших методов выделения и изучения ДНК и РНК. В частности, в 2022 г. в рамках конкурса исследовательских работ РНФ получил поддержку проект (№ 22-16-00096), направленный на выявление молекулярных маркеров, сцепленных с геном узорчатости древесины у карельской березы, в котором объединили свои усилия ученые Санкт-Петербургского лесотехнического университета и КарНЦ РАН. Последнее становится возможным благодаря появлению высокопроизводительной технологии «генотипирования путем секвенирования» (Genotyping-by-sequencing, GBS). Не исключено также, что поиск таксономически значимых районов ДНК позволит окончательно ответить на дискуссионный вопрос о видовом статусе карельской березы.

В дальнейшем перспективными могут стать исследования карельской березы, имеющие как фундаментальное, так и прикладное значение. Вот некоторые из них:

1. Выявление у карельской березы генов, ответственных за формирование узорчатой текстуры в древесине.

2. Изучение механизмов регуляции их экспрессии и определение природы сигналов, обуславливающих их изменения в деятельности камбия, а также механизмы его трансдукции.

3. Анализ наследования основных форм роста карельской березы и выявление генов, ответственных за их полиморфизм.

4. Исследование у карельской березы и ее ближайших сородичей (березы повислой и березы пушистой) свето-температурных зависи-

мости основных физиологических процессов (рост, фотосинтез, дыхание) и анализ экспрессии генов, определяющих экологическую пластичность карельской березы и возможность ее произрастания в разных местообитаниях (в том числе на землях с низким плодородием), зачастую непригодных для других лесных древесных видов.

5. Пополнение и поддержание коллекций *in vitro* (например, <http://www.ckp-rf.ru/usu/465691/>), направленных на сохранение генотипов, представляющих разные природные популяции, и создание клонового потомства лучших деревьев (часть из которых может уже отсутствовать в природе).

6. Создание крупных плантаций карельской березы с целью получения древесины с заданными свойствами как в Карелии, так и в других регионах России.

Осуществление этих мероприятий и решение указанных выше задач позволит не только глубже понять биологическую природу этого уникального представителя лесной дендрофлоры, но и даст, как нам представляется, возможность найти правильные подходы к решению проблемы сохранения его генофонда, а в перспективе и его расширенного воспроизводства.

Литература

Барильская Л. А. Структурный анализ узорчатой древесины карельской березы // Ботан. журн. 1978. Т. 63, № 6. С. 805–811.

Ветчинникова Л. В. Клональное микроразмножение селекционного материала березы карельской // Научные основы селекции древесных растений Севера. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 1998. С. 73–87.

Ветчинникова Л. В. Морфо-физиологические и биохимические особенности различных видов и разновидностей березы семенного и вегетативного происхождения в условиях Восточной Финноскандии: Дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2003. 45 с.

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Происхождение карельской березы: эколого-генетическая гипотеза // Экологическая генетика. 2016. Т. 14, № 2. С. 3–18.

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Карельская береза в заказниках Республики Карелия: история, современное состояние и проблемы // Ботан. журн. 2018а. Т. 103, № 2. С. 256–265. doi: 10.1134/S0006813618020096

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Роль особо охраняемых природных территорий в сохранении генофонда карельской березы // Труды Карельского научного центра РАН. 2018б. № 10. С. 3–11. doi: 10.17076/есо912

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Карельская береза – уникальный биологический объект // Успехи современной биологии. 2019. Т. 139, № 5. С. 412–433. doi: 10.1134/S0042132419050107

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Современное состояние ресурсов *Betula pendula* var. *carelica* (Betulaceae) // Растительные ресурсы. 2020а. Т. 56, № 1. С. 16–33. doi: 10.31857/S0033994620010082

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Карельская береза: разновидность или самостоятельный вид? // Изв. вузов. Лесн. журн. 2020б. № 1. С. 26–48. doi: 10.37482/0536-1036-2020-1-26-48

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. О границах ареала карельской березы // Изв. вузов. Лесн. журн. 2020в. № 6. С. 9–21. doi: 10.37482/0536-1036-2020-6-9-21

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Особенности структуры популяций карельской березы // Успехи современной биологии. 2020г. Т. 141, № 3. С. 296–309. doi: 10.31857/S0042132420050087

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Карельская береза: важнейшие результаты и перспективы исследований. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2021а. 243 с.

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Интродукция карельской березы // Успехи соврем. биол. 2021б. Т. 141, № 3. С. 296–309. doi: 10.31857/S0042132421030108

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Реинтродукция карельской березы // Изв. вузов. Лесн. журн. 2022. № 3. С. 9–31. doi: 10.37482/0536-1036-2022-3-9-31

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф., Кузнецова Т. Ю. Карельская береза: биологические особенности, динамика ресурсов и воспроизводство. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 312 с.

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф., Топчиева Л. В. Изучение генетического разнообразия и дифференциации северных и южных популяций карельской березы // Генетика. 2021. Т. 57, № 4. С. 412–419. doi: 10.31857/S0016675821040147

Ветчинникова Л. В., Ветчинникова Т. Ю., Устинова А. В. Клональное микроразмножение карельской березы в Карелии // Труды лесоинж. факультета ПетрГУ. Вып. 5. Петрозаводск: ПетрГУ, 2005. С. 17–22.

Галибина Н. А., Новицкая Л. Л., Красавина М. С., Мощенская Ю. Л. Активность сахарозосинтазы в тканях ствола карельской березы в период камбиального роста // Физиология растений. 2015а. Т. 62, № 3. С. 410–419. doi: 10.7868/S0015330315030057

Галибина Н. А., Новицкая Л. Л., Красавина М. С., Мощенская Ю. Л. Активность инвертазы в тканях ствола карельской березы // Физиология растений. 2015б. Т. 62, № 6. С. 804–813. doi: 10.7868/S0015330315060068

Галибина Н. А., Новицкая Л. Л., Никерова К. М., Мощенская Ю. Л., Бородина М. Н., Софронова И. Н. Регуляция активности апопластной инвертазы в камбиальной зоне карельской березы // Онтогенез. 2019. Т. 50, № 1. С. 53–64. doi: 10.1134/S0475145019010026

Галибина Н. А., Новицкая Л. Л., Софронова И. Н. Динамика сахаров в тканях ствола *Betula pendula* (Betulaceae) при выходе из зимнего покоя // Растительные ресурсы. 2012. Т. 48, № 4. С. 554–564.

Евдокимов А. П. Биология и культура карельской березы. Л.: ЛГУ, 1989. 228 с.

Ермаков В. И. Размножение березы карельской методом прививки // Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1970. С. 282–293.

Ермаков В. И. Итоги исследований по внутривидовой и межвидовой гибридизации березы карельской // Вопросы лесоведения и лесоводства в Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1975. С. 178–194.

Ермаков В. И. Механизмы адаптации березы к условиям Севера. Л.: Наука, 1986. 144 с.

Ермаков В. И., Новицкая Л. Л., Ветчинникова Л. В. Внутри- и межвидовая трансплантация коры березы и ее регенерация при повреждении. Петрозаводск: Карелия, 1991. 184 с.

Конина Л. В. Изменчивость некоторых видов березы по содержанию липидов в почках в условиях Европейского Севера // Лесоведение. 1980. № 6. С. 46–52.

Лаур Н. В. Лесная селекция и семеноводство в Карелии. М.: МГУЛ, 2012. 160 с.

Любавская А. Я. Карельская береза. М.: Лесная пром-ть, 1978. 158 с.

Мощенская Ю. Л., Галибина Н. А., Новицкая Л. Л., Никерова К. М. Роль сахарозосинтазы в акцепторных органах древесных растений // Физиология растений. 2019. Т. 66, № 1. С. 13–25. doi: 10.1134/S0015330319010111

Мощенская Ю. Л., Галибина Н. А., Топчиева Л. В., Новицкая Л. Л. Экспрессия генов, кодирующих изоформы сахарозосинтазы, в ходе аномального ксилогенеза карельской березы // Физиология растений. 2017. Т. 64, № 4. С. 301–310. doi: 10.7868/S0015330317030101

Новицкая Л. Л. О возможной причине формирования структурных аномалий ствола карельской березы // Ботан. журн. 1997. Т. 82, № 9. С. 61–66.

Новицкая Л. Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Verso, 2008. 144 с.

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

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

Тарелкина Т. В., Новицкая Л. Л. Изменение частоты и локализации антиклинальных делений в камбиальной зоне березы повислой под влиянием сахарозы // Онтогенез. 2018. Т. 49, № 4. С. 242–250. doi: 10.1134/S0475145018010044

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.

Яковлев Ф. С. Анатомическое строение ствола карельской березы // Изв. Карело-Фин. науч.-исслед. базы АН СССР. 1949. № 1. Р. 3–19.

Galibina N. A., Moshchenskaya Y. L., Tarelkina T. V., Chirva O. V., Nikerova K. M., Serkova A. A., Semenova L. I., Ivanova D. S. Changes in the activity of the *CLE41/PXY/WOX* signaling pathway in the birch cambial zone under different xylogenesis patterns // *Plants*. 2022. Vol. 11. Art. 1727. doi: 10.3390/plants11131727

Nikerova K. M., Galibina N. A., Moshchenskaya Y. L., Tarelkina T. V., Borodina M. N., Sofronova I. N., Semenova L. I., Ivanova D. S., Novitskaya L. L. Upregulation of antioxidant enzymes is a biochemical indicator of abnormal xylogenesis in Karelian birch // *Trees*. 2022. Vol. 36. P. 517–529. doi: 10.1007/s00468-021-02225-5

Novitskaya L. L., Tarelkina T. V., Galibina N. A., Moshchenskaya Y. L., Nikolaeva N. N., Nikerova K. M., Podgornaya M. N., Sofronova I. N., Semenova L. I. The formation of structural abnormalities in Karelian birch wood is associated with auxin inactivation and disrupted basipetal auxin transport // *J. Plant Growth Regul.* 2020. Vol. 39. P. 378–394. doi: 10.1007/s00344-019-09989-8

Serkova A., Tarelkina T., Galibina N., Nikerova K., Moshchenskaya Y., Sofronova I., Nikolaeva N., Ivanova D., Semenova L., Novitskaya L. Changes in the differentiation program of birch cambial derivatives following trunk girdling // *Forests*. 2022. Vol. 13(8). Art. 1171. doi: 10.3390/f13081171

References

Baril'skaya L. A. Structural analysis of decorative wood of Karelian birch. *Botan. Zhurn.* 1978;63(6):805–811. (In Russ.)

Ermakov V. I. Results of research on intraspecific and interspecific hybridization of Karelian birch. *Voprosy lesovedeniya i lesovodstva v Karelii = Questions of Forest Science and Forestry in Karelia*. Petrozavodsk; 1975. P. 178–194. (In Russ.)

Ermakov V. I. Propagation of Karelian birch by grafting. *Lesnaya genetika, selektsiya i semenovodstvo = Forest Genetics, Breeding and Seed Production*. Petrozavodsk; 1970. P. 282–293. (In Russ.)

Ermakov V. I. The mechanisms of birch adaptation in the North. Leningrad: Nauka; 1986. 144 p. (In Russ.)

Ermakov V. I., Novitskaya L. L., Vetchinnikova L. V. Intra- and interspecific transplantation of birch bark and its regeneration when damaged. Petrozavodsk: Karelia; 1991. 184 p. (In Russ.)

Evdokimov A. P. Biology and crop of curly birch. Leningrad; 1989. 228 p. (In Russ.)

Galibina N. A., Moshchenskaya Y. L., Tarelkina T. V., Chirva O. V., Nikerova K. M., Serkova A. A., Semenova L. I., Ivanova D. S. Changes in the activity of the *CLE41/PXY/WOX* signaling pathway in the birch cambial zone under different xylogenesis patterns. *Plants*. 2022;11:1727. doi: 10.3390/plants11131727

Galibina N. A., Novitskaya L. L., Krasavina M. S., Moshchenskaya Yu. L. Activity of sucrose synthase in trunk tissues of Karelian birch during cambial growth.

Russ. J. Plant Physiol. 2015;62(3):381–390. doi: 10.1134/S102144371503005X

Galibina N. A., Novitskaya L. L., Krasavina M. S., Moshchenskaya J. L. Invertase activity in trunk tissues of Karelian birch. *Russ. J. Plant Physiol.* 2015;62(6):753–760. doi: 10.1134/S1021443715060060

Galibina N. A., Novitskaya L. L., Nikerova K. M., Moshchenskaya Yu. L., Borodina M. N., Sofronova I. N. Apoplastic invertase activity regulation in the cambial zone of Karelian birch. *Russ. J. Dev. Biol.* 2019;50(1):53–64. doi: 10.1134/S0475145019010026 (In Russ.)

Galibina N. A., Novitskaya L. L., Sofronova I. N. Dynamics of sugars in trunk tissues of *Betula pendula* (*Betulaceae*) during the breaking of dormancy. *Rastitelnye Resursy*. 2012;48(4):554–564. (In Russ.)

Konina L. V. Variability of some species of birch in terms of lipid content in the buds in the conditions of the European North. *Lesovedenie = Forest Science*. 1980;6:46–52. (In Russ.)

Laur N. V. Forest selection and seed production in Karelia. Moscow: MGUL; 2012. 160 p. (In Russ.)

Lyubavskaya A. Ya. Karelian birch. Moscow: Lesnaya prom-t', 1978. 158 p. (In Russ.)

Moshchenskaya Yu. L., Galibina N. A., Novitskaya L. L., Nikerova K. M. The role of sucrose synthase in sink organs of woody plants. *Russ. J. Plant Physiol.* 2019;66(1):10–21. doi: 10.1134/S1021443719010114

Moshchenskaya Yu. L., Galibina N. A., Topchieva L. V., Novitskaya L. L. Expression of genes encoding sucrose synthase isoforms during anomalous xylogenesis in Karelian birch. *Russ. J. Plant Physiol.* 2017;64(4):616–624. doi: 10.1134/S1021443717030104

Nikerova K. M., Galibina N. A., Moshchenskaya Y. L., Tarelkina T. V., Borodina M. N., Sofronova I. N., Semenova L. I., Ivanova D. S., Novitskaya L. L. Upregulation of antioxidant enzymes is a biochemical indicator of abnormal xylogenesis in Karelian birch. *Trees*. 2022;36:517–529. doi: 10.1007/s00468-021-02225-5

Novitskaya L. L. On a possible cause of formation of Karelian birch trunk structural abnormalities. *Botan. Zhurn.* 1997;82(9):61–66. (In Russ.)

Novitskaya L. L. Karelian birch: Mechanisms of growth and development of structural anomalies. Petrozavodsk: Verso; 2008. 144 p. (In Russ.)

Novitskaya L. L., Tarelkina T. V., Galibina N. A., Moshchenskaya Y. L., Nikolaeva N. N., Nikerova K. M., Podgornaya M. N., Sofronova I. N., Semenova L. I. The formation of structural abnormalities in Karelian birch wood is associated with auxin inactivation and disrupted basipetal auxin transport. *J. Plant Growth Regul.* 2020;39:378–394. doi: 10.1007/s00344-019-09989-8

Savel'ev O. A. Autovegetative propagation of valuable forms of Karelian birch: Summary of PhD (Cand. of Agr.) thesis. St. Petersburg; 1992. 19 p. (In Russ.)

Serkova A., Tarelkina T., Galibina N., Nikerova K., Moshchenskaya Y., Sofronova I., Nikolaeva N., Ivanova D., Semenova L., Novitskaya L. Changes in the differentiation program of birch cambial derivatives following trunk girdling. *Forests*. 2022;13(8):1171. doi: 10.3390/f13081171

Shurova M. L. State of Karelian birch plantations in the Republic of Karelia. *Structural and functional*

deviations from normal growth and development of plants influenced by environmental factors. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2011. P. 305–310. (In Russ.)

Sokolov N. O. Karelian birch. Petrozavodsk; 1950. 116 p. (In Russ.)

Tarelkina T., Novitskaya L. Sucrose-caused changes in the frequency and localization of anticlinal divisions in the cambial zone of silver birch. *Russ. J. Dev. Biol.* 2018;49(4):242–250. doi: 10.1134/S0475145018010044 (In Russ.)

Vetchinnikova L. V. Clonal micropropagation of breeding material of Karelian birch. *Nauchnye osnovy seleksii drevesnykh rastenii Severa = Scientific bases of breeding of woody plants in the North.* Petrozavodsk; 1998. P. 73–87. (In Russ.)

Vetchinnikova L. V. Morpho-physiological and biochemical features of various species and varieties of birch of seed and vegetative origin in the conditions of Eastern Fennoscandia: DSc (Dr. of Biol.) thesis. St. Petersburg; 2003. 366 p. (In Russ.)

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. The origin of the Karelian birch: An ecogenetic hypothesis. *Russ. J. Genet.: Applied Research.* 2017;7:665–677. doi: 10.1134/S2079059717060144

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Karelian birch in sanctuaries in the Republic of Karelia: History, current state, problems. *Botan. Zhurn.* 2018;103(2):256–265. doi: 10.1134/S0006813618020096 (In Russ.)

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. The role of protected areas in the conservation of the curly birch gene pool. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS.* 2018;10:3–11. doi: 10.17076/eco912 (In Russ.)

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. The Karelian birch – a unique biological object. *Biology Bulletin Review.* 2020;10:102–114. doi: 10.1134/S2079086420020085

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Current status of *Betula pendula* var. *carelica* (*Betulaceae*) resources. *Rastitelnye Resursy.* 2020;56(1):16–33. doi: 10.31857/S0033994620010082 (In Russ.)

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Curly birch: a variety or a separate species? *Lesnoi zhurnal = Russian Forestry Journal.* 2020;1:26–48. doi: 10.37482/0536-1036-2020-1-26-48 (In Russ.)

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Update on the boundaries of the curly birch range. *Lesnoi zhurnal = Russian Forestry Journal.* 2020;6:9–21. doi: 10.37482/0536-1036-2020-6-9-21 (In Russ.)

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Specific characteristics of Karelian birch population structure. *Biology Bulletin Reviews.* 2021;11:414–427. doi: 10.1134/S2079086421040095

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Curly birch: Major research results and prospects for future research. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2021. 243 p. (In Russ.)

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Introduction of the curly birch. *Biology Bulletin Reviews.* 2021;141(3):296–309. doi: 10.31857/S0042132421030108 (In Russ.)

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Reintroduction of curly birch. *Lesnoi zhurnal = Russian Forestry Journal.* 2022;3:9–31. doi: 10.37482/0536-1036-2022-3-9-31 (In Russ.)

Vetchinnikova L. V., Titov A. F., Kuznetsova T. Yu. Curly birch: Biological characteristics, resource dynamics, and reproduction. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2013. 312 p. (In Russ.)

Vetchinnikova L. V., Titov A. F., Topchieva L. V. A study of the genetic diversity and differentiation of northern and southern curly birch populations. *Russ. J. Genet.* 2021;57(4):416–422. doi: 10.1134/S1022795421040141

Vetchinnikova L. V., Vetchinnikova T. Yu., Ustinova A. V. Clonal micropropagation of Karelian birch in Karelia. *Trudy lesoinzh. fakul'teta PetrGU = Proceedings of Forest Engineering Faculty of PetrSU.* Iss. 5. Petrozavodsk: PetrGU; 2005. P. 17–22. (In Russ.)

Yakovlev F. S. Anatomical structure of Karelian birch trunk. *Izvestiya Karelo-Finskoi nauchno-issledovatel'skoi bazy AN SSSR = Proceedings of the Karelo-Finnish Research Base of the Academy of Sciences of the USSR.* 1949;1:3–19. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 02.09.2022; принята к публикации / accepted: 24.10.2022.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ветчинникова Лидия Васильевна

д-р биол. наук, главный научный сотрудник лаборатории лесных биотехнологий

e-mail: vetchin@krc.karelia.ru

Титов Александр Федорович

чл.-корр. РАН, д-р биол. наук, профессор, главный научный сотрудник ОКНИ КарНЦ РАН, руководитель лаборатории экологической физиологии растений ИБ КарНЦ РАН

e-mail: titov@krc.karelia.ru

CONTRIBUTORS:

Vetchinnikova, Lidia

Dr. Sci. (Biol.), Chief Researcher

Titov, Alexander

RAS Corr. Academician, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Chief Researcher, Head of Laboratory

К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ ЛЮБОВИ СЕРГЕЕВНЫ КОЗЛОВСКОЙ (1922–1985)



Любовь Сергеевна Козловская – известный в нашей стране и за рубежом ученый, выдающийся исследователь XX века, новатор в области биологии почв. Ее жизнь можно условно разделить на три тесно связанных между собой периода работы в Москве, Красноярске и Петрозаводске, которые имели большое значение в развитии знаний о почвах.

Родилась Любовь Сергеевна 8 декабря 1922 года в Москве. Семья дала ей в жизни хороший старт: стремление к знаниям, постоянное саморазвитие, любовь к языкам она переняла от родителей – известных врачей. С 1940 по 1947 г. она училась на биологическом факультете Московского университета имени Ломоносова, окончила его, получив диплом с отличием и присвоением квалификации научного работника в области биологических наук, преподавателя вуза, втуза и звание учителя средней школы. С 1947 по 1951 г. в аспирантуре московского Института леса АН СССР она активно работала в сфере малоизученного в то время направления – палеолимнологии. В 1951 году защитила кандидатскую диссертацию на тему «Субфоссильная фауна моллюсков некоторых озер Европейской части и Зауралья» и была зачислена младшим научным сотрудником Института леса сначала в лабораторию сапропелевых отложений, а с 1953 года – в лабораторию лесного болотоведения. В 1959 году решением Президиума АН СССР Любовь Сергеевна утверждена в ученом звании старшего научного сотрудника по специальности «зоология».

В 1960 году вместе с институтом она переехала в г. Красноярск, где вела не только научную деятельность, а также и общественную работу: была редактором стенгазеты, агитатором, зам. секретаря комсомольской организации института, членом библиотечного Совета, секретарем комиссии по международным связям института, экспертом-рецензентом, членом Совета мира Красноярского края.

Активные исследования и стремление быть на передовой научного фронта давали ей импульс к движению вперед, расширению сфер своей деятельности. В 1966 году Любовь Сергеевна избрана по конкурсу в московскую лабораторию биогеоценологии Ботанического института АН СССР, возглавляемую академиком В. Н. Сукачевым. Здесь она продолжила изучение почвенных беспозвоночных, а также впервые выявила прямые и косвенные взаимоотношения различных компонентов биогеоценоза, роль мезофауны как одного из факторов развития микробиоты. В тот период ею, впервые в СССР, начато изучение симбиотических отношений между беспозвоночными и микрофлорой. Эти исследования внесли огромный вклад в понимание круговорота веществ в лесных биогеоценозах.

1970-е годы в СССР – это годы подъема, период новых открытий и достижений. Безграничные просторы Карелии с ее лесами, болотами, озерами, почвами – необъятное поле деятельности для ученого! Многие специалисты ехали в Карелию, и Любовь Сергеевна также стала первопроходцем: в 1968 году она избирается на вакантную должность старшего научного сотрудника по специальности «педозоология» в лабораторию биогеоценологии и растительных ресурсов Института биологии Карельского филиала Академии наук СССР, переезжает в Петрозаводск. Позднее переводится в лабораторию лесного почвоведения и микробиологии Института леса КФ АН СССР на ту же должность. Молодого настойчивого ученого, который стремится раскрыть тайны природы, заметили, поэтому в 1974 году на базе указанной лаборатории создаются две новые – лаборатория лесного почвоведения и лаборатория биологии лесных почв, заведующей которой становится Л. С. Козловская. В 1976 году, после защиты диссертации на тему «Роль почвенных беспозвоночных в трансформации органического вещества в болотных почвах лесной зоны», Л. С. Козловская утверждена в ученой степени доктора биологических наук.

В Петрозаводске, так же как в Москве и Красноярске, Любовь Сергеевна продолжила вести большую научно-организационную работу. Она являлась членом Ученого совета Института леса, руководителем методологического семинара, председателем секции Научного совета АН СССР по биогеоценологии и охране природы, председателем Карельского

отделения ВМО. Л. С. Козловская была председателем правления первичной организации Советского общества дружбы с ГДР и награждена Почетным знаком Общества германо-советской дружбы. За многолетнюю добросовестную и плодотворную научную деятельность Любовь Сергеевна также награждена Почетными грамотами Совета министров КАССР и Президиума Верховного Совета КАССР. Необходимо отметить, что именно благодаря Любви Сергеевне организован стационар в поселке Киндасово, на базе которого проводили биогеоценологическое изучение болот и заболоченных лесов. Работы, выполненные на постоянных пробных площадях в Пряжинском районе Карелии в течение более полусотни лет, стали основой мониторинга почв гидроморфного ряда и позволили проследить динамику изменения почв в условиях гидролесомелиорации.

Много внимания Л. С. Козловская уделяла подготовке научных кадров, являясь научным руководителем студентов и аспирантов. Работы ее учениц Л. М. Загуральской и Р. А. Егоровой в области биологии разложения важнейших растений-торфообразователей не потеряли свою актуальность и в настоящее время.

Свободно владея немецким языком, разговаривая на французском, она легко общалась с иностранными коллегами, ее научные труды были хорошо известны за рубежом. Чехословакия, Швеция, Финляндия, Польша – вот неполный перечень стран, в которых она работала в составе делегаций, выступала с докладами.

Круг научных интересов Любви Сергеевны был широк, она являлась крупным специалистом в области педозоологии, микробиологии, биохимии почв, альгологии. Ею опубликовано 127 научных работ в отечественных и зарубежных изданиях. Она автор монографии «Роль почвенных беспозвоночных в трансформации органического вещества болотных почв», соавтор трех монографий, получивших высокую оценку отечественных и зарубежных ученых.

К сожалению, далеко не всем ее творческим планам суждено было исполниться, но она ушла из жизни, оставив нам огромное научное наследие. И все, кто знал Любовь Сергеевну, работал с ней, помнят ее не только как большого ученого, но и как замечательного человека.

*О. Н. Бахмет, М. В. Медведева,
А. К. Сараева*

ПЕТР ИВАНОВИЧ ДАНИЛОВ (к 85-летию со дня рождения)



6 сентября 2022 года исполнилось 85 лет Петру Ивановичу Данилову – заслуженному деятелю науки Российской Федерации и Республики Карелия, доктору биологических наук, профессору, главному научному сотруднику лаборатории зоологии Института биологии Карельского научного центра РАН.

Петр Иванович родился в г. Павловский Посад Московской области. В 1961 году окончил Ленинградскую лесотехническую академию

им. С. М. Кирова, где специализировался на кафедре биологии лесных зверей и птиц и охотоведения, затем был направлен Академией наук СССР на работу в Институт биологии Карельского филиала Академии наук СССР (ныне ИБ КарНЦ РАН), в котором работает в настоящее время. Интересно, что в заявлении о приеме на работу Петр Иванович написал неформально: «я прибыл в ваше распоряжение для работы по профилю «зоология наземных позвоночных».

В период обучения в академии Петр Иванович активно трудился: за работу на целине был награжден нагрудным знаком «За освоение новых земель», участвовал в арктической экспедиции Арктического и антарктического научно-исследовательского института Главсевморпути и в трех экспедициях Западного отделения Всесоюзного научно-исследовательского института животного сырья и пушнины. Навыки, полученные в экспедициях, позволили Петру Ивановичу в дальнейшем многие годы вести активную экспедиционную работу.

Научное направление будущих исследований (териология) также начало формироваться в студенческие годы: дипломная работа была посвящена вопросам реакклиматизации речного бобра в условиях Северо-Запада РСФСР и его значению в лесном хозяйстве. За последующие 60 лет профессиональной деятельности были существенно раздвинуты границы видового разнообразия изучаемых наземных позвоночных животных Европейского Севера России, их биологии и экологии, существенно проработаны актуальные прикладные вопросы фаунистики и охотоведения региона, охраны животных.



Встреча с Ж. И. Алферовым в Карельском научном центре РАН

Петр Иванович Данилов – крупный ученый-эколог, успешно разрабатывающий важнейшие направления современной популяционной биологии, прикладной зоологии, териологии, биоценологии, охотоведения, природопользования и охраны природы, широко известный выдающимися трудами, внесшими значительный вклад в развитие этих направлений биологической науки. Сформулированная им оригинальная концепция структуры, организации и динамики численности популяции млекопитающих служит надежной теоретической основой для разработки системы долгосрочного прогнозирования состояния хозяйственно важных видов и эффективного управления их популяциями. Им выявлены основные закономерности динамики ареалов охотничьих животных на Европейском Севере и разработано новое научное направление, связанное с исследованием пространственной организации популяций хищных млекопитающих.

Петр Иванович Данилов основал и возглавляет одну из наиболее крупных и авторитетных отечественных научных школ в области промысловой зоологии и более 40 лет (1971–2015 гг.) руководил лабораторией зоологии ИБ КарНЦ РАН. Под его руководством защищено 9 кандидатских диссертаций, он являлся научным консультантом двух докторских диссертаций. Коллектив исследователей, возглавляемый

Петром Ивановичем, ведет активное и плодотворное изучение биоразнообразия наземных позвоночных животных Европейского Севера, в центре внимания находятся также наиболее актуальные природоохранные проблемы, в том числе создание на Севере России сети охраняемых природных территорий. В разные годы исследования П. И. Данилова поддерживались грантами российских и международных научных фондов, входили в программы фундаментальных научных исследований Президиума РАН и Отделения биологических наук РАН. Он также активно сотрудничает с министерствами и ведомствами Республики Карелия по вопросам природопользования и охраны природы.

Петр Иванович Данилов – автор более 400 печатных работ, в том числе 19 монографий, 16 учебно-методических пособий и научно-популярных книг о природе Русского Севера. Результаты научных исследований докладывались им на российских и международных научных мероприятиях различного уровня.

Следует отметить и значительные заслуги П. И. Данилова в развитии международного научного сотрудничества. Петр Иванович организовал и возглавил первые совместные российско-финляндские и российско-норвежские проекты по изучению диких животных и поддерживает творческие контакты с

зоологами многих стран мира, неоднократно избирался в Советы международных ассоциаций по изучению ценных и редких видов животных, работал в оргкомитетах и участвовал во многих международных и всероссийских экологических и териологических конгрессах и конференциях, организовывал и проводил международные симпозиумы в ИБ КарНЦ РАН, неоднократно приглашался для чтения лекций в университеты Финляндии, Норвегии, Швеции, США. И во всех научно-организационных мероприятиях участвуют его ученики и последователи.

П. И. Данилов активно занимается экспертной деятельностью: он член редколлегий двух научных журналов («Вестник охотоведения» и «Труды Карельского научного центра РАН» (серия «Экологические исследования»)), член Ученого совета ИБ КарНЦ РАН, длительное время являлся экспертом РФФИ; членом коллегии, членом аттестационной и конкурсной комиссий Министерства сельского, рыбного и охотничьего хозяйства Республики Карелия, входил в состав диссертационного совета при Петрозаводском государственном университете.

Одновременно с научной и научно-организационной П. И. Данилов занимается педагогической деятельностью: с 1991 по 2015 г. в качестве профессора ПетрГУ читал лекционные курсы для студентов эколого-биологического

факультета, руководил подготовкой курсовых и дипломных работ студентов, а также практикой студентов КГПУ, Ленинградской лесотехнической академии, ВСХИЗО, университетов Йоэнсуу и Оулу (Финляндия), был научным консультантом международной подготовки докторанта PhD.

Получила широкое признание и активная общественная работа профессора П. И. Данилова: он постоянно выступает в СМИ, читает публичные лекции, ведет широкую пропаганду в защиту природы. Петр Иванович внес существенный вклад в работу общественных организаций в качестве члена Совета Всероссийского териологического общества, Совета Международной ассоциации по изучению медведей, Совета Северных стран по изучению крупных хищников.

Активная научная, научно-организационная и педагогическая деятельность П. И. Данилова неоднократно отмечена государственными и ведомственными наградами: орденом Дружбы народов (2013 г.), Почетными грамотами Президиума Верховного Совета КАССР (1974 г.), Совета Министров КАССР (1986 г.), Министерства сельского, рыбного хозяйства и экологии РК (2006 г.), ему присвоены почетные звания «Заслуженный деятель науки Республики Карелия» (1995 г.), «Заслуженный деятель науки Российской Федерации» (2002 г.), его труд отмечен ведомственным знаком «Заслуженный



Полевые будни исследователя



Добыча объектов изучения

работник охотничьего хозяйства Российской Федерации» (1995 г.), Почетной грамотой Министерства промышленности, науки и технологий РФ (2003 г.), Почетной грамотой Министерства сельского хозяйства Российской Федерации (2009 г.), Почетной грамотой РАН (1974, 2013, 2017 гг.), медалью «Ветеран труда» (1991 г.) и др.

Сердечно поздравляем Петра Ивановича Данилова, талантливого ученого и труженика, с юбилейной датой, желаем идти вперед и своими достижениями расширять наши знания о мире. Удачи в стремлениях, крепких сил и здоровья, личных благ!

О. Н. Лебедева, К. Ф. Тирронен

ОСНОВНЫЕ НАУЧНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ П. И. ДАНИЛОВА

Монографии и главы в монографиях

1976. Куны Северо-Запада СССР. Л.: Наука. 256 стр. (Совместно с И. Л. Тумановым.)

1979. Хищные звери Северо-Запада СССР. Л.: Наука. 164 с. (Совместно с О. С. Русаковым, И. Л. Тумановым.)

Новоселы карельских лесов. Петрозаводск: Карелия. 88 с.

1985. Позвоночные животные. Земноводные (амфибии) и пресмыкающиеся. Млекопитающие // Красная книга Карелии. Петрозаводск: Карелия. С. 112–133.

Главы «Размножение», «Северо-Запад Европейской части СССР (региональный очерк)» // Волк: Происхождение, систематика, морфология, экология. М.: Наука. С. 378–389, 479–483. (Совместно с И. Г. Гурским, А. Н. Кудактиным, О. С. Русаковым, И. Л. Тумановым.)

1990. Методические рекомендации по организации и проведению учета бурого медведя в таежной зоне СССР // Фундаментальные науки народному хозяйству. М.: Наука. С. 673–674. (Совместно с В. В. Белкиным.)

1993. Бурый медведь: Северо-Запад европейской территории России // Медведи. М.: Наука. С. 21–37. (Совместно с О. С. Русаковым, И. Л. Тумановым.)

1995. Млекопитающие (видовые очерки): еж, садовая соня, белка-летяга, ласка, европейская норка, выдра, россомаха, европейский бобр, лесной северный олень, косуля, ладожская нерпа // Красная книга Карелии. Петрозаводск: Карелия. С. 135–138, 140–150.

2003. Рысь Евразии: эколого-географическая характеристика по регионам. Северо-Запад России // Рысь. Региональные особенности экологии, использования и охраны. М.: Наука. С. 31–52. (Совместно с О. С. Русаковым, И. Л. Тумановым, В. В. Белкиным, О. А. Макаровой.)

2005. Охотничьи звери Карелии: экология, ресурсы, управление, охрана. М.: Наука. 340 с.

2006. Млекопитающие Восточной Финляндии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем. М.: Наука. 208 с. (Совместно с Ю. П. Курхиненом, Э. В. Ивантером.)

2007. Речные бобры Европейского Севера России. М.: Наука. 200 с. (Совместно с В. Я. Каньшиевым, Ф. В. Федоровым.)

2009. Новые виды млекопитающих на Европейском Севере России. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН. 305 с.

2010. Мониторинг и сохранение биоразнообразия таежных экосистем Европейского Севера России. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН. 310 с. (Редактор.)

2011. Chapter 3, 5, 6, 14 // Restoring the European Beaver. 50 Years of Experience. Sofia-Moscow: Pensoft Publishers. 280 p. (Совместно с V. Kanshiev, F. Fyodorov.)

2017. Охотничьи звери Карелии (экология, ресурсы, управление, охрана). Петрозаводск: КарНЦ РАН. 2017. 385 с.

2018. Характеристика населения канадского бобра Костомукшского заповедника // Бобры в заповедниках Европейской части России. Труды государственного природного заповедника «Рдейский». Вып. 4. Великие Луки: Великолукская городская типография. С. 40–52. (Совместно с Ф. В. Федоровым.)

2020. Part II. Chapter 12. Brown Bear (*Ursus arctos*; Eurasia) // Bears of the World. Ecology, Conservation and Management. P. 139–161. (Совместно с J. E. Swenson, H. Ambarlı, J. M. Arnemo, L. Baskin, P. Ciucci, M. Delibes, M. Elfström, A. L. Evans, C. Groff, A. G. Hertel, D. Huber, K. Jerina, A. A. Karamanlidis, J. Kindberg, I. Kojola, M. Krofel, J. Kusak, T. Mano, M. Melletti, Y. Mertzanis, A. Ordiz, S. Palazón, J. Parchizadeh, V. Penteriani, P.-Y. Quenette, A. Sergiel, N. Selva, I. Seryodkin, M. Skuban, S. M. J. G. Steyaert, O.-G. Støen, K. F. Tirronen, A. Zedrosser.)

Северный олень Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 187 с. (Совместно с Д. В. Панченко, К. Ф. Тирроненом.)

Европейская норка // Красная книга Республики Карелия. Белгород: Константа. С. 297.

Статьи

1969. Особенности экологии черного хоря в Северо-Западных областях Европейской части СССР // Зоол. журн. Т. 48, вып. 9. С. 1383–1393. (Совместно с О. С. Русаковым.)

1972. Акклиматизация и некоторые черты экологии канадского бобра в Карелии // Экология. № 5. С. 102–104.

1996. On the taxonomy and geographical variation of the European reindeer with special reference to the wild forest reindeer, Rangifer tarandus fennicus Lonnberg 1909 // Aquilo Ser. Zool. No. 29. P. 3–23. (Совместно с A. V. K. Hakala, K. Heikura, V. Markovskiy, L. Bljudnik, E. Pulliainen.)

2000. Effects of Moose density on timber quality and biodiversity restoration in Sweden, Finland and Russian Karelia // Alces. Vol. 36. P. 133–145. (Совместно с P. Angelstam, P.-E. Wikberg, W. E. Faber, K. Nygren.)

Large-scale forest corridors to connect the taiga fauna to Fennoscandia // Wildlife Biology. Vol. 6(3). P. 179–188. (Совместно с H. Linden, A. N. Gromtsev, P. Helle, E. V. Ivanter, Yu. P. Kurhinen.)

2008. Европейский лесной северный олень – его прошлое, настоящее и будущее // Вестник охотоведения. Т. 5, № 3. С. 205–219.

Роль вырубок в жизни охотничьих зверей на Европейском Севере России // Естественные науки. Журнал фундаментальных и прикладных исследований. № 3(24). С. 16–20. (Совместно с Д. В. Панченко, В. В. Белкиным, К. Ф. Тирроненом.)

2009. Genetic structure of the northwestern Russian wolf populations and gene flow between Russia and Finland // Conservation Genetics. Vol. 10(4). P. 815–826. (Совместно с J. Aspi, E. Roininen, J. Kiiskilä, M. Ruokonen, I. Kojola, L. Bljudnik, S. Heikkinen, E. Pulliainen.)

Patterns of black grouse, Tetrao tetrix distribution in northwestern Russia at the turn of the millennium // Folia Zool. Vol. 58(2). P. 168–172. (Совместно с Yu. Kurhinen, A. Gromtsev, P. Helle, H. Lindén.)

2010. Акклиматизация и естественное расселение охотничьих зверей на Европейском Севере России // Вестник охотоведения. Т. 7, № 2. С. 332–340.

2011. Особенности и экологическая оценка природных комплексов центральной части Западно-Карельской возвышенности // Труды Карельского научного центра РАН. Вып. 12, № 2. С. 56–75. (Совместно с А. Н. Громцевым, В. В. Белкиным, В. И. Крутовым, О. Л. Кузнецовым, А. В. Руоколайнен, О. О. Предтеченской, А. В. Кравченко, С. В. Сазоновым, К. Ф. Тирроненом, Д. В. Панченко, А. В. Полевым, М. А. Фадеевой, А. Э. Хумала.)

2012. Semi-free ranging ungulates in European taiga // Zoology and Ecology. Vol. 22(1). P. 1–8. (Совместно с V. Belkin, D. Panchenko, K. Tirronen.)

Расселение и некоторые особенности экологии кабана за северным пределом его исторического ареала в Европейской части России // Экология. № 1. С. 48–54. (Совместно с Д. В. Панченко.)

A forensic DNA profiling system for Northern European brown bears (*Ursus arctos*) // Forensic Science International: Genetics. Vol. 6(6). P. 798–809. (Совместно с R. Andreassen, J. Schregel, A. Kopatz, C. Tobiassen, P. M. Knappskog, S. B. Hagen, O. Kleven, M. Schneider, I. Kojola, J. Aspi, A. Rykov, K. F. Tirronen, H. G. Eiken.)

2014. Из истории фауны охотничьих зверей Карелии от неолита до двадцатого столетия // Вестник охотоведения. Т. 11(2). С. 158–166.

Анализ территориального распределения охотничьих животных с использованием картограмм, построенных по материалам ЗМУ, но на разной картографической основе // Вестник охотоведения. Т. 11(1). С. 37–46. (Совместно с Л. В. Блюдником, К. Ф. Тирроненом.)

Admixture and gene flow from Russia in the recovering Northern European brown bear (*Ursus arctos*) // Plos ONE. Vol. 9(5). P. 1–10. (Совместно с А. Kopatz, Н. G. Eiken, J. Aspi, I. Kojola, С. Tobiassen, К. F. Tirronen, S. B. Hagen.)

К вопросу о статусе северного оленя Прибаломорья // Вестник охотоведения. Т. 11(2). С. 171–176. (Совместно с Д. В. Панченко, К. Ф. Тирроненом, Л. В. Блюдником.)

2015. Present and past Y chromosomes in the Northern European brown bear (*Ursus arctos*) reveal major genetic consequences of a near extinction and recovery event // Molecular ecology. Vol. 24(24). P. 6041–6060. (Совместно с J. Schregel, Н. G. Eiken, F. A. Grøndahl, F. Hailer, J. Aspi, I. Kojola, К. Tirronen, А. Rykov, Е. Poroshin, А. Janke, J. E. Swenson, S. B. Hagen.)

Сравнительная характеристика строительной активности канадского и европейского бобров на Европейском Севере России // Экология. № 3. С. 212–219. (Совместно с Ф. В. Федоровым.)

Evidence of post-glacial secondary contact and subsequent anthropogenic influence on the genetic composition of Fennoscandian moose (*Alces alces*) // Journal of Biogeography. Vol. 42(11). P. 2197–2208. (Совместно с V.-M. Kangas, L. Kvist, M. Kholodova, T. Nygren, D. Panchenko, А. Fraimout, J. Aspi.)

2016. Генетическое разнообразие дикого северного оленя (*Rangifer tarandus* L.) восточной части Кольского полуострова: полиморфизм контрольного региона мтДНК // Известия РАН. Серия биологическая. № 6. С. 651–657. (Совместно с А. И. Барановой, Д. В. Панченко, М. В. Холодовой, К. Ф. Тирроненом.)

The history and legacy of reintroduction of beaver in the European North of Russia // Russian Journal of Theriology. Vol. 15(1). P. 43–48. (Совместно с F. V. Fyodorov.)

О биотехнии и применении ее методов на Европейском Севере России // Труды Карельского научного центра РАН. № 1. С. 3–20.

2017. The European roe deer (*Capreolus capreolus* L.) at the northern boundary of its range in Eastern Fennoscandia // Russian Journal of Ecology. Vol. 48(5). P. 459–465. (Совместно с D. V. Panchenko, К. F. Tirronen.)

2018. Changes in mammal fauna of the Northern Palearctic and living range dynamics of the component species // Biology Bulletin. Vol. 45(3).

P. 265–277. (Совместно с D. V. Panchenko, К. F. Tirronen, F. V. Fyodorov, V. V. Belkin.)

Состояние и использование популяций представителей семейства Оленьих (*Cervidae*) в Республике Карелия // Труды Карельского научного центра РАН. № 4. С. 1–10. (Совместно с Д. В. Панченко, К. Ф. Тирроненом.)

Changes in mammal fauna of the Northern Palearctic and living range dynamics of the component species // Biology Bulletin. Vol. 45(3). P. 265–277. (Совместно с D. V. Panchenko, К. F. Tirronen, F. V. Fyodorov, V. V. Belkin.)

2019. Особенности распределения копытных млекопитающих в пределах карельской части Зеленого пояса Фенноскандии // Труды Карельского научного центра РАН. № 6. С. 119–128. (Совместно с Д. В. Панченко, К. Ф. Тирроненом, А. Паасиваара, Ю. А. Красовским.)

2020. Лось *Alces alces* L. и волк *Canis lupus* L.: мониторинг популяций и взаимоотношений на Европейском Севере России // Бюллетень МОИП. Т. 125. Вып. 2. С. 12–24. (Совместно с К. Ф. Тирроненом, Д. В. Панченко.)

Учебно-методические издания, статьи в сборниках и другие публикации

1970. Роль речного бобра в биоценозе // Средообразующая деятельность животных. М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 82–83.

Барсук Северо-Западных областей // Охота и охотничье хозяйство. № 3. (Совместно с И. Л. Тумановым.)

1971. Материалы по биологии барсука на Северо-Западе РСФСР // Охота-пушнина-дичь. Вып. 34. Киров. С. 174–179. (Совместно с И. Л. Тумановым.)

1973. Современное распространение некоторых видов зверей на Северо-Западе Европейской части СССР // Бюл. МОИП. Отдел. биол. Т. 78, вып. 5. С. 5–21. (Совместно с Г. А. Новиковым, Е. Ж. Тимофеевой, П. Д. Ивановым.)

1974. Появление кабана и косули в Карелии // Вопросы экологии животных. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР. С. 158–160.

О влиянии способов рубки леса на охотничьих животных // Там же. С. 180–184. (Совместно с В. Б. Зиминым, М. Д. Некрасовым.)

Некоторые черты экологии ласки в Карелии // Там же. С. 152–157.

Репродуктивные циклы некоторых Mustelidae (Carnivora) на северо-западе СССР // Первый международный териологический конгресс. Т. 1. М. С. 176–177. (Совместно с И. Л. Тумановым.)

Характер использования территории некоторыми Carnivora // Там же. С. 175–176.

1976. Экология европейской и американской норки на Северо-Западе СССР // Экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР. С. 118–144. (Совместно с И. Л. Тумановым.)

К истории распространения бобра в Карелии // Там же. С. 113–118.

1977. Региональные особенности динамики запасов экологии и хозяйственного использования горностая. Северо-Запад // Колонок, горностай, выдра. М.: Наука. С. 79–92. (Совместно с О. С. Русаковым, И. Л. Тумановым.)

1978. Материалы по численности тетеревиных птиц в Карелии // Фауна и экология птиц и млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР. С. 54–67. (Совместно с В. Б. Зиминым, Э. В. Ивантером, В. Г. Анненковым.)

Состояние популяций бурого медведя в Карелии и его роль как хищника в таежных биоценозах // 11 съезд Всесоюзного териологического общества. М. С. 125.

1979. Динамика ареала и численность рыси в Карелии // Экологические основы рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука. С. 263–264.

Бурый медведь в Карелии // Охота и охотничье хозяйство. № 3. С. 20–21. (Совместно с А. А. Николаевским.)

Динамика ареала и численность рыси в Карелии // Экологические основы рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука. С. 263–264.

1980. О возможности акклиматизации белохвостого оленя на Северо-Западе СССР // Хозяйственная деятельность и охотничья фауна. Т. 2. Киров: ВНИИОЗ. С. 155. (Совместно с Л. В. Блюдником.)

1981. Роль крупных хищников в биоценозах и охотничьем хозяйстве // Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР. С. 120–135.

1983. Некоторые особенности морфологии и экологии европейского и канадского бобров на Северо-Западе СССР // Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР. С. 109–122. (Совместно с В. Я. Каньшиевым.)

Ресурсы охотничьей фауны Карелии, их динамика и использование // Биологические ресурсы Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР. С. 94–110.

1988. Демография бурого медведя в СССР // Фауна и экология наземных позвоночных. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР. С. 138–154.

1989. Зоогеографическая карта // Атлас Карельской АССР. М.: ГУГК СССР. С. 23.

1991. Берлоги бурого медведя в СССР // Медведи СССР. Состояние популяций. Ржев. С. 56–70.

Рост, развитие и особенности размножения бурого медведя // Там же. С. 71–77. (Совместно с И. Л. Тумановым.)

Пространственная организация и территориальные взаимоотношения бурого медведя // Медведи в СССР. Новосибирск: Наука. С. 54–61.

1996. Охотничьи животные Карелии (распространение, численность). Петрозаводск: Барс-Афган. 38 с. (Совместно с В. В. Белкиным, В. Я. Каньшиевым, Л. В. Блюдником, А. М. Даниловым, В. Г. Анненковым, В. А. Марковским.)

Status of game animal populations in Karelia and Finland according to winter track count data // Finnish Game Research. Helsinki. No. 49. P. 18–25. (Совместно с P. Helle, V. Annenkov, V. Belkin, L. Bljudnik, E. Helle, V. Kanshiev, H. Linden, V. Markovsky.)

Large predators in the ecosystems of the Russian European North // Second Intern. Symposium on Coexistence of Large Carnivores with man. Tokyo, Japan. P. 14.

1997. Сравнительная оценка обилия, численности и распределения охотничьих животных в Карелии и Финляндии // Вопросы прикладной экологии (природопользования), охотоведения и звероводства. Киров: ВНИИОЗ. С. 98–99. (Совместно с В. В. Белкиным, П. Хелле, Х. Линденом, Э. Нюхольмом, Ю. Курхиненом.)

1998. Полуводные млекопитающие Приладожья – изменение распространения и численности // Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы: Матер. 2-го Междунар. симп. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН. С. 71–74. (Совместно с В. Я. Каньшиевым.)

Inventory of natural complexes and ecological feasibility study of Kalevala National Park // Mammals. Petrozavodsk: KarRC RAS. P. 23–28. (Совместно с V. V. Belkin, L. V. Bljudnik, N. V. Medvedev, S. A. Pozdnyakov, V. Y. Kanshiev.)

1999. Млекопитающие Прибеломорья // Материалы инвентаризации биоразнообразия на Карельском побережье Белого моря. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН. С. 76–81. (Совместно с В. В. Белкиным, Л. В. Блюдником, Н. В. Медведевым, В. Я. Каньшиевым, В. А. Марковским, А. В. Якимовым, Ф. В. Федоровым.)

2000. Млекопитающие // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территории Заонежского полуострова и Северного Приладожья. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН. С. 126–132. (Совместно с

В. В. Белкиным, А. В. Якимовым, Н. В. Медведевым, Л. В. Блюдником, В. Я. Каньшиевым, Ф. В. Федоровым, А. М. Макаровым.)

2001. Охотничьи заказники как форма сохранения биоразнообразия // Биоразнообразие Европейского Севера. Теоретические основы изучения социально-правовых аспектов использования и охраны. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН. С. 50–52. (Совместно с Л. В. Блюдником, Ф. В. Федоровым, В. В. Белкиным, А. В. Якимовым, В. Я. Каньшиевым.)

Изменения фауны и динамика ареалов наземных позвоночных животных на Европейском Севере России // Биогеография Карелии. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН. С. 82–88. (Совместно с В. Б. Зиминим, Э. В. Ивантером.)

2009. Антропогенная трансформация среды обитания наземных позвоночных животных и состояние популяций в Европейской тайге // Лесные ресурсы таежной зоны России: проблемы лесопользования и лесовосстановления: Матер. Всерос. науч. конф. с междунар. участием. Петрозаводск. С. 55–57. (Совместно с В. В. Белкиным, Ю. П. Курхиненом, Ф. В. Федоровым, В. Я. Каньшиевым, Д. В. Панченко, К. Ф. Тирроненом, Л. В. Блюдником, А. Е. Якимовой.)

Мониторинг популяций охотничьих животных Карело-Мурманского края // XXIX Международный конгресс биологов-охотоведов, 17–22 августа 2009 г. Сб. мат-лов. М. С. 308–309. (Совместно с В. В. Белкиным, В. Я. Каньшиевым, Ф. В. Федоровым, К. Ф. Тирроненом, Д. В. Панченко.)

2010. Новые охотничьи звери на Европейском Севере России // Биологические ресурсы: Матер. междунар. науч.-практ. конф. (3–5 июня 2010 г.). Киров. С. 122–125.

Species exchange and Russian-Finnish joint research of hunted animals in border areas // 20 years anniversary symposium of the Finnish-Russian Friendship Nature Reserve: Abstracts of Intern. (Symp. 5th to 6th October, 2010, Kuhmo, Finland).

Некоторые результаты изучения охотничьих зверей в приграничных зонах России и Финляндии // Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы: V Междунар. симп. (Рабочееостровск, Карелия, Россия, 1–5 сентября 2010 г.). Петрозаводск. С. 15–16.

Генетическое разнообразие популяции лося в Карелии: микросателлитный анализ // Вестник охотоведения. Т. 7, № 2. С. 280–284. (Совместно с Д. В. Панченко, Л. В. Топчиевой, Н. Л. Рендаковым, В. В. Белкиным.)

2011. Canadian and European beavers in the European North of Russia: past, present and future // Abstracts of 8th Baltic Theriological con-

ference (7–9 October 2011, Palanga, Lithuania). P. 15–16. (Совместно с F. Fyodorov, V. Belkin, K. Tirronen, D. Panchenko.)

Changes in the composition of the ungulate fauna in the European North of Russian in the last century // Там же. P. 15. (Совместно с D. Panchenko.)

2012. Материалы наблюдений за кабаном при полувольном содержании в условиях средней тайги // Проблемы сохранения биологического разнообразия и использования биологических ресурсов: Матер. II Междунар. науч.-практ. конф. (Беларусь, г. Минск, 22–26.10.2012 г.). С. 373–375. (Совместно с Д. В. Панченко, В. В. Белкиным, К. Ф. Тирроненом.)

Изменение распространения и численности копытных зверей на Европейском Севере России // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: Матер. Междунар. науч.-практ. конференции, посвящ. 90-летию ВНИИОЗ им. проф. Б. М. Житкова (22–25 мая 2012 г.). Киров. С. 88–91. (Совместно с Д. В. Панченко.)

2013. Белохвостый олень. Стоит ли акклиматизировать его в России? // Русский охотничий журнал (Основной инстинкт). № 1-2.

Охотничьи животные на территории Зеленого пояса: видовое разнообразие, структура местообитаний и численность // Зеленый пояс Фенноскандии: Матер. междунар. конф. (Петрозаводск, 7–12 октября 2013 г.). С. 132–133. (Совместно с Ю. Курхиненом, Х. Линденом, О. Оваскайненом, А. Громцевым.)

Бурый медведь в Зеленом поясе Фенноскандии // Там же. С. 135. (Совместно с К. Ф. Тирроненом, Д. В. Панченко, В. В. Белкиным, I. Kojola.)

Характеристика, оценка и рекомендации по сохранению наземной флоры и фауны. Млекопитающие // Сельговые ландшафты Заонежского полуострова: природные особенности, история освоения и сохранение. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 121–125. (Совместно с В. В. Белкиным, Д. В. Панченко.)

2014. Бурый медведь и оценка его численности в европейской тайге. Петрозаводск: Петро-Пресс. 59 с. (Совместно с К. Ф. Тирроненом, В. В. Белкиным, Д. В. Панченко, Ф. В. Федоровым.)

Динамика расселения речных бобров в Карелии и происхождение их территориальных группировок // Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы: Тезисы докладов VI Междунар. симп. (пос. Киркколахти, Республика Карелия, Россия, 31 марта – 4 апреля 2014). Петрозаводск. С. 24. (Совместно с Ф. В. Федоровым.)

Dynamics of home ranges and spatial distribution of small and medium-sized carnivores in the

European North of Russia: on the example of Karelia // Book of abstracts of 9th Baltic theriological conference (Daugavpils, 16–18 October, 2014). Daugavpils. P. 31.

The history, dispersal rate and the current status of Canadian and European beavers in Karelia // Там же. P. 53. (Совместно с F. Fyodorov, V. Belkin, K. Tirronen, D. Panchenko.)

Specific features of population ecology of large carnivores (the wolf, lynx, brown bear and wolverine) at the border of species ranges in the European part of Russia // European large carnivores: problems of small-sized populations, study on reproduction, and challenges of reintroduction programs: Abstracts of Intern. scientific conference (Dobroplyosy vil., Verknedvinsk dist., Belarus, 15–22 September, 2014). Minsk: NiktagraphicsPlus. P. 49–50. (Совместно с K. Tirronen.)

2016. Дикий северный олень Карелии и Кольского полуострова: (статус, управление, сохранение) // Роль науки в решении проблем региона и страны: фундаментальные и прикладные исследования: Матер. Всерос. науч. конф. с межд. участ. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 108–109. (Совместно с Д. В. Панченко, К. Ф. Тирроненом, А. И. Барановой, М. В. Холодовой.)

Современное распространение некоторых видов зверей на Северо-Западе России // Териофауна России и сопредельных территорий: Матер. междунар. совещ. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 104. (Совместно с Д. В. Панченко, К. Ф. Тирроненом, Ф. В. Федоровым.)

2017. Современное состояние популяций крупных хищных млекопитающих в Карелии // Матер. межд. конференции «Young Biologist Science Week-2017» (20–25 ноября, г. Петрозаводск). С. 512–515. (Совместно с К. Ф. Тирроненом, Д. В. Панченко.)

2018. Волк и лось – мониторинг популяций и взаимоотношений на Европейском Севере России // Динамика популяций охотничьих

животных Северной Европы: Тез. докл. VII Междунар. симп. (24–28 сентября 2018 г. Петрозаводск, Республика Карелия, Россия). Петрозаводск, 2018. С. 27–28. (Совместно с К. Ф. Тирроненом, Д. В. Панченко.)

2019. Динамика ареалов арктических видов на примере песца Кольского полуострова: реакция на климатические изменения и антропогенное воздействие // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: Тез. докл. VII Всерос. науч. конф. с межд. участием, посвященной 30-летию Института проблем промышленной экологии Севера ФИЦ КНЦ РАН и 75-летию со дня рождения докт. биол. наук, проф. В. В. Никонова (Апатиты, 16–22 июня 2019 г.). С. 264–266. (Совместно с К. Ф. Тирроненом, Д. В. Панченко.)

Копытные млекопитающие Кольско-Карельского региона: динамика распространения и численности, проблемы использования и сохранения // Млекопитающие России: фаунистика и вопросы териогеографии: Науч. конф. (Ростов-на-Дону, 17–19 апреля 2019 г.). М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 210–213. (Совместно с Д. В. Панченко, К. Ф. Тирроненом, А. С. Кузнецовой, Ф. В. Федоровым.)

2020. Охотничьи животные и мелкие млекопитающие // Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2019 г. Петрозаводск. С. 98–100. (Совместно с Д. В. Панченко, Ф. В. Федоровым, А. С. Кузнецовой, А. Е. Якимовой, К. Ф. Тирроненом, В. В. Белкиным.)

2021. Атлас Республики Карелия // Животный мир. С. 34–35. (Совместно с К. Ф. Тирроненом, А. В. Артемьевым, Н. В. Лапшиным, М. В. Матанцевой, Д. В. Панченко, С. А. Симоновым, Ф. В. Федоровым.)

Млекопитающие // Инвазивные растения и животные Карелии. Петрозаводск: ПИН. С. 104–134. (Совместно с К. Ф. Тирроненом, Д. В. Панченко, Ф. В. Федоровым.)

ВИКТОР АЛЕКСАНДРОВИЧ ИЛЮХА (к 60-летию со дня рождения)



2 января 2022 года исполнилось 60 лет директору Института биологии Карельского научного центра РАН, доктору биологических наук, доценту по специальности «физиология» Виктору Александровичу Илюхе.

Он родился в 1962 году в с. Дмитровка Золотоношского района Черкасской области УССР.

В 1979 г. там же окончил с отличием среднюю школу и поступил на биологический факультет Черкасского государственного педагогического института им. 300-летия воссоединения Украины с Россией. Со второго курса Виктор Александрович начал заниматься научно-исследовательской работой – изучением влияния мамиллярных тел на условнорефлекторную деятельность и функциональное состояние слуховой и моторной области коры больших полушарий у собак. В студенческие годы на становление будущего ученого серьезно повлиял руководитель его дипломной работы А. С. Погребной, прививший особый интерес к статистическим методам исследований. В этот период подготовлены и первые научные публикации. В течение 4 лет обучения в институте Виктор Александрович был Ленинским стипендиатом. После окончания института с отличием в 1984 г. работал в средней школе учителем химии. Затем с 1985 по 1989 г. В. А. Илюха обучался в очной аспирантуре Института эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова АН СССР. Здесь формирование взглядов и научного стиля Виктора Александровича проходило в общении с учеником академика Л. А. Орбели чл.-корр. АН СССР А. И. Карамяном. Перерыв в обучении в аспирантуре был связан со службой в рядах Советской Армии. В 1990 г. Виктор Александрович защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата биологических наук «Особенности физиологии и патологии условнорефлекторной деятельности обезьян и роль β -эндорфина в ее регуляции» по специальности «физиология человека и животных». Дальнейшая его научная жизнь связа-

на с Институтом биологии Карельского научного центра РАН (ИБ КарНЦ РАН). С июня 1989 г. В. А. Илюха занимал должности от младшего до ведущего научного сотрудника лаборатории экологической физиологии животных ИБ КарНЦ РАН. С 2008 по 2016 г. Виктор Александрович – заведующий этой лабораторией. В сентябре 2016 г. он становится директором института. Кроме того, с 2005 по 2016 г. в должности профессора кафедры молекулярной биологии, биологической и органической химии эколого-биологического факультета Петрозаводского государственного университета (ПетрГУ) В. А. Илюха занимается педагогической деятельностью, руководит подготовкой курсовых и дипломных работ студентов.

Область научных интересов Виктора Александровича чрезвычайно широка: физиология высшей нервной деятельности (поведения), физиология и патология стресса и стресслимитирующих систем, физиологические и биохимические механизмы адаптации млекопитающих к условиям среды. В 2004 г. он защитил диссертацию на соискание ученой степени доктора биологических наук «Антиоксидантные ферменты в физиологических адаптациях млекопитающих (сравнительно-видовой, онтогенетический и прикладной аспекты)» по специальности «физиология». В. А. Илюха является соавтором трех учебных пособий и более 250 научных работ. Он активно сотрудничает с российскими (Санкт-Петербург, Новосибирск, Киров, Москва) и зарубежными (Польша, Финляндия, Китай) коллегами. Осуществляет под-

готовку кадров высшей квалификации, под его руководством подготовлены и защищены три кандидатские диссертации по специальности «физиология». Он входит в состав редколлегии научных журналов «Труды Карельского научного центра РАН» (серия «Экспериментальная биология») и «Принципы экологии».

В. А. Илюха – высококвалифицированный физиолог, увлеченный исследователь, мудрый руководитель. Он уделяет большое внимание привлечению молодежи к научным исследованиям, оказывает консультативную поддержку научных сотрудников по планированию и осуществлению экспериментов, статистической обработке полученных данных. Несмотря на то что научная работа Виктора Александровича в основном связана с лабораторными исследованиями, он организует полевые работы, в которые активно включается сам. Участвуя в международных и всероссийских научных мероприятиях, он достойно представляет ИБ КарНЦ РАН. Своим азартом и заинтересованностью в работе Виктор Александрович подает пример коллегам и ученикам, стимулируя их развивать творческие и интеллектуальные способности.

От всей души поздравляем Виктора Александровича с юбилеем и желаем крепкого здоровья, неиссякаемого энтузиазма, незабываемых впечатлений! Желаем не останавливаться на достигнутом и продолжать радовать коллег своими творческими успехами!

С. Н. Калинина

ОСНОВНЫЕ НАУЧНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ В. А. ИЛЮХИ

1987. Особенности формирования условных оборонительных рефлексов у обезьян в приматологическом кресле // Журн. высш. нервн. деят. Т. 37, № 4. С. 681–687. (Совместно с А. И. Карамяном, Т. Н. Соллертинской.)

Невротические реакции и процессы внутреннего торможения у обезьян в условиях введения конъюгата β -эндорфина с бычьим сывороточным альбумином // Докл. АН СССР. Т. 295, № 6. С. 1505–1509. (Совместно с А. И. Карамяном, Т. Н. Соллертинской, К. В. Судаковым, И. П. Ашмариним, А. В. Котовым, Е. И. Ивановым, Ю. А. Панковым, И. Л. Кофман, М. Е. Вартамяном, Г. Ш. Бурбаевой.)

1988. Сравнительная патология высшей нервной деятельности // Журн. эволюц.

биохим. и физиол. Т. 24, № 3. С. 284–293. (Совместно с А. И. Карамяном, Т. Н. Соллертинской, М. К. Рыжаковым, В. А. Сикетином.)

1993. The connection between biochemical and cytochemical mink blood indices with litter size // Scientifur. Vol. 17, no. 1. P. 13–16. (Совместно с L. B. Uzenbaeva, H. I. Meldo.)

1995. Aleutian disease of mink the population analysis of problem // Animal Prod. Review, Appl. Sci. Rep. Vol. 28. P. 193–197. (Совместно с L. B. Uzenbaeva.)

1997. Биохимический мониторинг состояния норки в период лактации // Ветеринария. № 2. С. 48–51. (Совместно с Н. Н. Тютюником, Л. Б. Узенбаевой, Л. К. Кожевниковой, Х. И. Мелдо.)

Reproductive success of farmed blue foxes // J. Anim. Breed. Genet. Vol. 114, no. 1. P. 465–474. (Совместно с M. Harri, T. Rekila.)

- 1998.** Activity of antioxidant enzyme and the LDH isoenzyme spectrum in organs of mink with Aleutian disease // *Scientifur*. Vol. 22, no. 4. P. 309–314. (Совместно с L. K. Kozhevnikova, N. N. Tyutyunnik, A. R. Unzhakov, H. I. Meldo.)
- 2001.** Морфобиохимические показатели и метаболизм лейкоцитов крови у норок-стригунов // *С.-х. биология*. № 4. С. 78–82. (Совместно с Л. Б. Узенбаевой.)
- Супероксиддисмутаза и каталаза в органах млекопитающих различного экогенеза // *Журн. эвол. биохим. и физиол.* Т. 37, № 3. С. 183–186.
- 2002.** Changes in the leucocyte alkaline phosphatase during the breeding period in mink // *Scientifur*. Vol. 25, no. 3. P. 79–82. (Совместно с L. B. Uzenbaeva.)
- Янтарная кислота как стимулятор // *Кролиководство и звероводство*. № 4. С. 7–8. (Совместно с Н. Н. Тютюнником, Л. К. Кожевниковой, М. Н. Кондрашовой, Л. А. Бадовской, Х. И. Мелдо, Л. Б. Узенбаевой, А. Р. Унжаковым.)
- 2005.** Влияние световых режимов, гормонов эпифиза и возраста на антиоксидантную систему крыс // *Мед. акад. журн.* Т. 5, № 3, прил. 7. С. 29–31. (Совместно с И. А. Виноградовой, А. С. Федоровой, А. Н. Вельб.)
- Возрастные особенности лейкоцитарной формулы и морфометрических параметров лимфоцитов крови крыс при различных световых режимах // *Мед. акад. журн.* Т. 5, № 3, прил. 7. С. 36–38. (Совместно с Л. Б. Узенбаевой, И. А. Виноградовой, А. Г. Голубевой, С. А. Коросовым, А. В. Чуровым.)
- 2006.** Биомембранология: Учебное пособие. Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН. 226 с. (Совместно с А. А. Болдыревым, Е. И. Кяйвярйнен.)
- 2007.** Возрастные изменения физической работоспособности и некоторых биохимических показателей мышц крыс под влиянием световых режимов и гормонов эпифиза // *Усп. геронтол.* Т. 20, № 1. С. 66–73. (Совместно с И. А. Виноградовой, В. Д. Юнаш, А. С. Федоровой, Е. А. Хижкиным, А. Р. Унжаковым.)
- 2008.** Биомембранология: Учебное пособие. Красноярск: Изд-во СФУ. 187 с. (Совместно с А. А. Болдыревым, Е. И. Кяйвярйнен.)
- 2009.** Некоторые физиологические, биохимические и этологические особенности американской норки (*Mustela vison* Schreber 1977), сформировавшиеся в процессе ее естественной ферализации в биоценозе Карелии // *Инф. вестн. ВОГиС*. Т. 13, № 3. С. 588–597. (Совместно с Т. Н. Ильиной, П. И. Даниловым.)
- 2010.** Circadian disruption induced by light-at-night accelerates aging and promotes tumorigenesis in young but not in old rats // *Aging*. Vol. 2, no. 2. P. 82–92. (Совместно с I. A. Vinogradova, V. N. Anisimov, A. V. Bukalev, E. A. Khizhkin, T. A. Lotosh, A. V. Semenchenko, M. A. Zabezhinski.)
- Нейрохимия. М.: Дрофа. 398 с. (Совместно с А. А. Болдыревым, Н. Д. Ещенко, Е. И. Кяйвярйнен.)
- Оценка физиологического статуса млекопитающих как составляющая экологического мониторинга на Европейском Севере России // *Вестн. охотовед.* Т. 7, № 2. С. 354–357. (Совместно с Л. Б. Узенбаевой, Т. Н. Ильиной, С. А. Коросовым, А. Р. Унжаковым, П. И. Даниловым, В. В. Белкиным, А. Е. Якимовой.)
- 2011.** Влияние мутаций, затрагивающих окраску меха, на структуру лейкоцитов крови у американской норки (*Mustela vison* Schreber 1777) // *Генетика*. Т. 47, № 1. С. 87–94. (Совместно с Л. Б. Узенбаевой, О. В. Трапезовым, А. Г. Кижиной, Л. И. Трапезовой, Н. Н. Тютюнником.)
- 2013.** Comparison of the antioxidant system response to melatonin implant in raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) and silver fox (*Vulpes vulpes*) // *Turk. J. Vet. Anim. Sci.* Vol. 37, no. 6. P. 641–646. (Совместно с S. Sergina, I. Baishnikova, M. Lis, S. Lapinski, P. Niedbala, B. Barabasz.)
- Влияние постоянного освещения на физиологические и биохимические показатели гомеостаза крыс в зависимости от времени начала воздействия // *Рос. физиол. журн. им. И. М. Сеченова*. Т. 99, № 6. С. 719–728. (Совместно с Т. А. Лотош, И. А. Виноградовой, Е. А. Хижкиным.)
- 2015.** Biochemical adaptations to dive-derived hypoxia/reoxygenation in semiaquatic rodents // *Comp. Biochem. Physiol. B*. Vol. 190. P. 37–45. (Совместно с S. Sergina, E. Antonova, S. Łapiński, M. Lis, P. Niedbala, A. Unzhakov, V. Belkin.)
- 2017.** Selection for behavior and hemopoiesis in American mink (*Neovison vison*) // *J. Vet. Behav.: Clin. Appl. Res.* Vol. 17. P. 38–43. (Совместно с А. Г. Кижина, Л. В. Узенбаева, Л. И. Трапезова, Н. Н. Tyutyunnik, О. V. Trapezov.)
- Antioxidant defenses in three vesper bats (Chiroptera: Vespertilionidae) during hibernation // *Turk. J. Zool.* Vol. 41. P. 1005–1009. (Совместно с E. Antonova, S. Sergina, E. Khizhkin, V. Belkin, A. Yakimova, A. Morozov.)
- Physiological and biochemical mechanisms of lifespan regulation in rats kept under various light conditions // *Curr. Aging Sci.* Vol. 10(1). P. 49–55. (Совместно с E. A. Khizhkin, I. A. Vinogradova, L. B. Uzenbaeva, T. N. Ilyina, V. D. Yunash, A. V. Morozov, V. N. Anisimov.)
- 2018.** Hematological parameters in hibernating *Eptesicus nilssonii* (Mammalia: Chiroptera)

collected in Northern European Russia // *Acta Chiropterol.* Vol. 20(1). P. 273–283. (Совместно с А. Kizhina, L. Uzenbaeva, E. Antonova, V. Belkin, E. Khizhkin.)

Таксономическая и этническая дисперсия феномена пинеальных конкреций в геронтологическом контексте // *Усп. геронтол.* Т. 31(6). С. 913–924. (Совместно с С. Н. Сергиной, А. В. Морозовым, Е. П. Антоновой, Е. С. Брулер, А. Д. Володиной.)

2019. Pineal gland morphology in relation to age and season in three Canidae species // *J. Morphol. Sci.* Vol. 36. P. 247–254. (Совместно с S. Kalinina, L. Uzenbaeva.)

2020. Comparative study of erythrocyte morphology and size in relation to ecophysiological adaptations in Rodentia species // *Russian J. Theriol.* Vol. 19, no. 2. P. 161–171. (Совместно с А. G. Kizhina, S. N. Kalinina, L. B. Uzenbaeva, D. V. Panchenko, S. Łapinski, E. F. Pechorina, V. O. Fokina.)

2021. Здоровье в эпоху пандемии // *Принципы экологии.* № 3. С. 3–5.

Melanin in the Pineal Gland of Species in the Family Canidae // *Neurosci. Behav. Physiol.* Vol. 51, no. 9. P. 1312–1316. (Совместно с S. N. Kalinina, L. B. Uzenbaeva, Ye. P. Antonova, Ye. S. Bruler, I. I. Okulova.)

2022. Мелатонин как регулятор активности пищеварительных ферментов у сирийского хомяка (*Mesocricetus auratus*) – роль базового светового режима // *Эксп. и клин. фармакол.* Т. 85, № 3. С. 3–7. (Совместно с Е. П. Антоновой, А. В. Морозовым.)

Activity of Digestive Enzymes in the America Mink (*Neovison vison*) Selected for Tameness and Defensive Aggression toward Humans // *J. Evol. Biochem. Physiol.* Vol. 58, no. 1. P. 64–72. (Совместно с S. N. Kalinina, O. V. Trapezov, A. V. Morozov, L. I. Trapezova, M. A. Nekrasova, M. A. Stepanova, E. A. Sysoeva.)

Elements and antioxidants in wild boar from northwestern Russia // *Eur. J. Wildl. Res.* 68:22. (Совместно с S. Kalinina, D. Panchenko, A. Canfield, I. Baishnikova, E. Antonova, K. Nikerova.)

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 завершенных оригинальных исследований в различных областях современной науки: теоретические и обзорные статьи, сообщения, материалы о научных мероприятиях (симпозиумах, конференциях и др.), персоналии (юбилеи и даты, утраты 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 учетом научной значимости и актуальности представленных материалов. Редколлегия серий и отдельных выпусков Трудов КарНЦ РАН оставляет за собой право возвращать без регистрации рукописи, не отвечающие настоящим правилам.

При получении редакцией рукопись регистрируется (в случае выполнения авторами основных правил ее оформления) и направляется на отзыв рецензентам. Отзыв состоит из ответов на типовые вопросы анкеты и может содержать дополнительные расширенные комментарии. Кроме того, рецензент может вносить замечания и правки в текст рукописи. Авторам высылаются электронная версия анкеты и комментарии рецензентов. Доработанный экземпляр автор должен вернуть в редакцию вместе с первоначальным экземпляром и ответом на все вопросы рецензента не позднее чем через месяц после получения рецензии. Перед опубликованием авторам высылаются электронная версия статьи, которую авторы вычитывают и заверяют.

Журнал имеет систему электронной редакции на базе Open Journal System (OJS), позволяющую вести представление и редактирование рукописи, общение автора с редколлегиями серий и рецензентами в электронном формате и обеспечивающую прозрачность процесса рецензирования при сохранении анонимности рецензентов (<http://journals.krc.karelia.ru/>).

Содержание выпусков Трудов КарНЦ РАН, аннотации и полнотекстовые электронные версии 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: 185910, 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.

Объем 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. Объем рисунков не должен превышать 1/4 объема статьи. Рукописи большего объема (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 в систему электронной редакции на сайте <http://journals.krc.karelia.ru> либо высылаются на e-mail: trudy@krc.karelia.ru, или же представляются в редакцию лично (г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, каб. 502).

Для публикации в выпусках серии «Математическое моделирование и информационные технологии» рукописи принимаются в формате .tex (LaTeX 2ε) с использованием стилевого файла, который находится по адресу <http://transactions.krc.karelia.ru/section.php?id=755>.

Обязательные элементы рукописи располагаются в следующем порядке:

У Д К курсивом в левом верхнем углу первой страницы; заглавие статьи на русском языке полужирным шрифтом; инициалы и фамилии авторов на русском языке полужирным шрифтом; полное название и полный почтовый адрес 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 аффилированным организациям; следует отметить звездочкой автора, ответственного за переписку, и указать в аффилиации его электронный адрес); аннотация на русском языке; ключевые слова на русском языке; указание источников финансирования выполненных исследований на русском языке.

Далее располагаются все вышеуказанные элементы на английском языке.

Текст статьи (статьи экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: **Введение. Материалы и методы. Результаты и обсуждение. Выводы** либо **Заключение**); благодарности; списки литературы на языке оригинала (**Литература**) и на английском языке (**References**); таблицы на русском и английском языках (на отдельных листах); рисунки (на отдельных листах); подписи к рисункам на русском и английском языках (на отдельном листе).

На отдельном листе дополнительные сведения об авторах: фамилии, имена, отчества всех авторов полностью на русском и английском языке; должности, ученые звания, ученые степени авторов; адрес электронной почты каждого автора; можно указать телефон для контакта редакции с авторами статьи.

ЗАГЛАВИЕ СТАТЬИ должно точно отражать ее содержание и состоять из 8–10 значащих 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 (как правило, не менее пяти). Ключевые слова или словосочетания отделяются друг от друга точкой с запятой, в конце точка не ставится.

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. На табличный и иллюстративный материал следует ссылаться так: на рисунки, фотографии и таблицы в тексте (рис. 1, рис. 2, табл. 1, табл. 2 и т.д.), фотографии, помещаемые на вкладышах (рис. I, рис. II). Обсуждение завершается формулировкой в разделе «Заключение» основного вывода, которая должна содержать конкретный ответ на вопрос, поставленный во «Введении». Ссылки на литературу в тексте даются фамилиями, например: Карху, 1990 (один автор); Раменская, Андреева, 1982 (два автора); Крутов и др., 2008 (три автора или более) либо первым словом 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. 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.

РИСУНКИ представляются отдельными файлами с расширением TIFF (*.TIF) или JPG. При первичной подаче материала в редакцию рисунки вставляются в общий текстовый файл. При сдаче материала, принятого в печать, все рисунки должны быть представлены в виде отдельных файлов в вышеуказанном формате. Графические материалы могут быть снабжены указанием желательного размера рисунка, пожеланиями и требованиями к конкретным иллюстрациям. На каждый рисунок должна быть как минимум одна ссылка в тексте. Иллюстрации объектов, исследованных с помощью фотосъемки, микроскопа (оптического, электронного 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 обозначен представленный на основной карте участок.

ПОДПИСИ К РИСУНКАМ приводятся на русском и английском языках, должны содержать достаточную 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. Названия таксонов рода и вида даются курсивом. 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 желательным 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 groenlandicus* (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 прочие сокращения должны быть расшифрованы, за исключением небольшого числа общеупотребительных.

БЛАГОДАРНОСТИ. Располагаются после основного текста статьи отдельным абзацем, в котором авторы выражают признательность частным лицам, сотрудникам учреждений и организациям, оказавшим содействие в проведении исследований и подготовке статьи.

ИНФОРМАЦИЯ О КОНФЛИКТЕ ИНТЕРЕСОВ. При подаче статьи авторы должны раскрыть потенциальные конфликты интересов, которые могут быть восприняты как оказавшие влияние на результаты или выводы, представленные в работе. Если конфликт интересов отсутствует, следует об этом сообщить в отдельной формулировке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ следует оформлять по ГОСТ Р 7.0.5-2008. Источники располагаются 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 авторов ставится пробел.

REFERENCES. Приводится отдельным списком, повторяя все позиции основного списка литературы. Библиографические записи источников оформляются согласно стилю Vancouver (см. примеры в ГОСТ Р 7.0.7-2021 и образцы ниже) и располагаются в алфавитном порядке. Заголовки русскоязычных работ приводятся на английском языке; для журналов и сборников, в которых размещены цитируемые работы, указывается параллельное английское наименование (при его наличии) либо русскоязычное наименование приводится в латинской транслитерации (вариант BSI) с переводом на английский язык. Прочие элементы библиографической записи приводятся на английском языке (русскоязычное название издательства транслитерируется). При наличии переводной версии источника в References желательным указать ее. Библиографические описания прочих работ приводятся на языке оригинала.

Для каждого источника обязательно указание DOI при его наличии; если приводится адрес интернет-страницы источника (URL), нужно указать дату обращения к ней.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ 1-Й СТРАНИЦЫ

УДК 577.125.8

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

Л. В. Топчиева^{1*}, О. В. Балан¹, В. А. Корнева², И. Е. Малышева¹

¹Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910), *topchieva@ya.ru

²Петрозаводский государственный университет (просп. Ленина, 33, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910)

Аннотация на русском языке

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

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

L. V. Topchieva^{1*}, O. V. Balan¹, V. A. Korneva², I. E. Malysheva¹. THE NITRIC OXIDE LEVEL IN THE BLOOD OF HEALTHY PEOPLE AND PATIENTS WITH ARTERIAL HYPERTENSION CARRYING DIFFERENT ALLELE VARIANTS OF THE ACE (RS4340) AND CYP11B2 (RS1799998) GENES

¹Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *topchieva@ya.ru

²Petrozavodsk State University (33 Lenin Ave., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia)

Аннотация на английском языке

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

Funding. The study was funded from the Russian federal budget through state assignment to KarRC RAS (0218-2019-0077).

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ТАБЛИЦЫ

Таблица 2. Ультраструктура клеток мезофилла листа в последствии 10-минутного охлаждения (2 °С) 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 ССЫЛОК В СПИСКАХ ЛИТЕРАТУРЫ

Ссылки на книги

Литература:

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.

Красная книга Республики Карелия / Ред. О. Л. Кузнецов. Белгород: Константа, 2020. 448 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. Optical rotatory dispersion and circular dichroism in Organic Chemistry. Moscow: Mir Publ.; 1970. P. 348–350. (In Russ.)

Patrushev L. I. Gene expression. Moscow: Nauka Publ.; 2000. 830 p. (In Russ.)

Kuznetsov O. L. (ed.). Red Data Book of the Republic of Karelia. Belgorod: Konstanta Publ.; 2020. 448 p. (In Russ.)

Knorre D. G., Laric O. L. Theory and practice in affinity techniques. N. Y., San Francisco: Acad. Press; 1978. P. 169–188.

Ссылки на статьи

Литература:

Викторов Г. А. Межвидовая конкуренция и сосуществование экологических гомологов у паразитических перепончатокрылых // Журнал общей биологии. 1970. Т. 31, № 2. С. 247–255.

Колосова Ю. С., Подболоцкая М. В. Популяционная динамика шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* Latr.) на Соловецком архипелаге: итоги 10-летнего мониторинга // Труды Русского энтомологического общества. 2010. Т. 81, № 2. С. 135–141.

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.

Nartshuk E. P., Przhiboro A. A. A new species of *Incertella* Sabrosky (Diptera: Chloropidae) from the White Sea coast, Russian Karelia // Entomologica Fennica. 2009. Vol. 20, no. 1. P. 4–8. doi: 10.33338/ef.84453

References:

Viktorov G. A. Interspecific competition and coexistence ecological homologues in parasitic Hymenoptera. *Biology Bulletin Reviews*. 1970;31(2):247–255. (In Russ.)

Kolosova Yu. S., Podbolotskaya M. V. Population dynamics of bumblebees (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* Latr.) in the Solovetsky archipelago: results of 10-year monitoring. *Trudy Russ. entomol. obshchestva = Proceed. Russ. Entomol. Soc.* 2010;81(2):135–141. (In Russ.)

Grove D. J., Loisesides L., Nott J. Satiation amount, frequency of feeding and emptying rate in *Salmo gairdneri*. *J. Fish. Biol.* 1978;12(4):507–516.

Nartshuk E. P., Przhiboro A. A. A new species of *Incertella* Sabrosky (Diptera: Chloropidae) from the White Sea coast, Russian Karelia. *Entomologica Fennica*. 2009;20(1):4–8. doi: 10.33338/ef.84453

Ссылки на материалы конференций

Литература:

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. 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. (In Russ.)

Ссылки на диссертации или авторефераты диссертаций

Литература:

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. ... д-ра хим. наук. Петрозаводск, 2006. 481 с.

References:

Sheftel' B. I. Ecological aspects of spatio-temporal interspecies relations of shrews of Middle Siberia: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow; 1985. 23 p. (In Russ.)

Lozovik P. A. 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. (In Russ.)

Ссылки на патенты

Литература:

Еськов Д. Н., Серегин А. Г. Оптико-электронный аппарат / Патент России № 2122745. 1998. Бюл. № 33.

References:

Es'kov D. N., Seregin A. G. Optoelectronic apparatus. Russian patent No. 2122745. 1998. Bull. No. 33. (In Russ.)

Ссылки на архивные материалы

Литература:

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. Brief course on bibliography: the materials and notes, Febr. 26 – March 10, 1924. *OR RNB*. F. 41. St. un. 45. L. 1–10. (In Russ.)

Ссылки на интернет-ресурсы

Литература:

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: 25.11.2006).

References:

Parinov S. I., Lyapunov V. M., Puzyrev R. L. Socionet as a platform for development of scientific information resources and online services. *Elektron. b-ki = Digital library*. 2003;6(1). (In Russ.) URL: <http://www.elbib.ru/index.phtml?page=elbib/rus/journal/2003/part1/PLP/> (accessed: 25.11.2006).

Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences
No. 7, 2022
“EXPERIMENTAL BIOLOGY” Series

TABLE OF CONTENTS

EXPERIMENTAL ARTICLES

O. L. Tsandekova, L. L. Sedelnikova. CONTENT OF ASCORBIC ACID, TANNINS AND TOTAL ASH IN LEAVES OF ORNAMENTAL PERENNIALS OF THE GENUS <i>HOSTA</i> TRATT. IN AN URBANIZED ENVIRONMENT	5
T. G. Shibaeva, E. G. Sherudilo, A. V. Pervunina, S. D. Kirilyuk, A. F. Titov. ON THE EFFECT OF SHUNGITES ON PLANT GROWTH AND DEVELOPMENT	13
V. K. Bolondinskii, L. M. Vilikainen. INVESTIGATION OF PAR TRANSMISSION THROUGH BARK IN SILVER BIRCH AND KARELIAN BIRCH	28
V. O. Mikheeva (Fokina), A. G. Kizhina, E. P. Antonova, E. F. Pechorina, V. A. Ilyukha. THE EFFECT OF LIGHT DURATION AND MELATONIN ON THE MORPHOFUNCTIONAL CHARACTERISTICS OF LEUKOCYTES IN SYRIAN HAMSTERS (<i>MESOCRICETUS AURATUS</i>)	38
P. N. Semakova, G. A. Zhulai, A. V. Churov, E. K. Oleinik, V. M. Oleinik, I. M. Marusenko, O. P. Dudanova. CD39 ⁺ TREG CELLS IN RHEUMATOID ARTHRITIS AND INFLAMMATORY BOWEL DISEASES	49
L. V. Topchieva, V. A. Korneva, I. V. Kurbatova. ARTERIAL STIFFNESS INDICATORS IN ARTERIAL HYPERTENSION PATIENTS CARRYING DIFFERENT <i>NOS2</i> GENE ALLELIC VARIATIONS	57
V. P. Andreev, A. V. Zachinjaeva, P. S. Sobolev, Ya. V. Zachinjaev. ANTIMICROBIAL PROPERTIES OF ACETYLENIC QUATERNARY AMMONIUM SALTS	67

RESEARCH METHODS

M. A. Koshurnikova, I. A. Domskiy. SAMPLE COLLECTION, STORAGE AND LABORATORY ANALYSIS OF BIOLOGICAL MATERIAL DERIVED FROM HUNTER HARVESTED WILD ANIMALS	75
---	----

SHORT COMMUNICATIONS

N. S. Repkina, I. A. Nilova, N. M. Kaznina. COMPARATIVE ANALYSIS OF THE EFFECT OF ZINC EXCESS ON SHOOT GROWTH IN <i>SINAPIS ALBA</i> L. AND <i>BRASSICA JUNCEA</i> (L.) CZERN	85
N. M. Kaznina, A. A. Ignatenko, Yu. V. Batova. COPPER CONTENT IN ROOTS AND SHOOTS OF CEREALS UNDER DIFFERENT TYPES OF SALICYLIC ACID TREATMENT HISTORY OF SCIENCE	92

HISTORY OF SCIENCE

L. V. Vetchinnikova, A. F. Titov. CURLY BIRCH: SOME RESEARCH TAKEAWAYS AND PROSPECTS	100
--	-----

DATES AND ANNIVERSARIES

O. N. Bakhmet, M. V. Medvedeva, A. K. Saraeva. Celebrating the 100th anniversary of Lyubov Kozlovskaya (1922–1985)	111
O. N. Lebedeva, K. F. Tirronen. Petr I. Danilov (on the 85 th anniversary)	113
S. N. Kalinina. Viktor A. Ilyukha (on the 60 th anniversary)	122
INSTRUCTIONS FOR AUTHORS	126

Научный журнал

**Труды Карельского научного центра
Российской академии наук**
№ 7, 2022

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ БИОЛОГИЯ

*Печатается по решению Ученого совета
Федерального исследовательского центра
«Карельский научный центр Российской академии наук»*

Выходит 8 раз в год

Издание зарегистрировано Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций¹²
Регистрационная запись ПИ № ФС 77-72429 от 28.02.2018 г.

Редактор А. И. Мокеева
Компьютерная верстка Л. Э. Бюрокланд

Подписано в печать 22.11.2022. Дата выхода 30.11.2022. Формат 60x84^{1/8}.
Печать офсетная. Уч.-изд. л. 14,5. Усл. печ. л. 15,6.
Тираж 100 экз. Заказ 739. 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