

Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр Российской академии наук»

ТРУДЫ

КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

№ 3, 2025

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ БИОЛОГИЯ

Петрозаводск
2025

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.; Н. А. ГАЛИБИНА, д. б. н.; Е. П. ИЕШКО, д. б. н., профессор; Н. В. ИЛЬМАСТ, д. б. н., доцент; В. А. ИЛЮХА (отв. редактор), д. б. н., доцент; Н. М. КАЗНИНА, д. б. н.; Н. М. КАЛИНКИНА, д. б. н.; Е. М. МАТВЕЕВА, к. б. н.; А. Ю. МЕЙГАЛ, д. м. н., проф.; С. А. МУРЗИНА, д. б. н.; Н. Н. НЕМОВА (зам. отв. редактора), академик РАН, д. б. н., проф.; Л. В. ТОПЧИЕВА (отв. секретарь), к. б. н.; Н. П. ШАРОВА, д. б. н.; Т. Г. ШИБАЕВА, 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», 2025

© Институт биологии КарНЦ РАН, 2025

© Институт леса КарНЦ РАН, 2025

Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences

TRANSACTIONS

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

No. 3, 2025

EXPERIMENTAL BIOLOGY

Petrozavodsk
2025

Editor-in-Chief

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

Editorial Council

A. M. ASKHABOV, RAS Academician, DSc (Geol.-Miner.), Prof.; O. N. BAKHMET (Deputy Editor-in-Chief), RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.); I. V. DROBYSHEV, PhD (Biol.) (Sweden – Canada); N. N. FILATOV, RAS Corr. Fellow, DSc (Geog.), Prof.; T. E. HANG, PhD (Geog.) (Estonia); P. HÖLTTÄ, PhD (Geol.), Prof. (Finland); E. V. IVANTER, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.; H. JOOSTEN, Dr. (Biol.), Prof. (Germany); A. M. KRYSHEN', DSc (Biol.); E. V. KUDRYASHOVA, DSc (Phil.), Prof.; O. L. KUZNETSOV, DSc (Biol.); N. V. LUKINA, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.; V. V. MAZALOV, DSc (Phys.-Math.), Prof.; N. N. NEMOVA, RAS 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 Experimental Biology Series

A. M. ANDREEVA, DSc (Biol.); N. A. GALIBINA, DSc (Biol.); E. P. IESHKO, DSc (Biol.), Prof.; N. V. IL'MAST, DSc (Biol.), Assistant Prof.; V. A. ILYUKHA (Editor-in-Charge), DSc (Biol.), Assistant Prof.; N. M. KALINKINA, DSc (Biol.); N. M. KAZNINA, DSc (Biol.); E. M. MATVEEVA, PhD (Biol.), Assistant Prof.; A. Yu. MEIGAL, DSc (Med.), Prof.; S. A. MURZINA, DSc (Biol.); N. N. NEMOVA (Deputy Editor-in-Charge), RAS Academician, DSc (Biol.); N. P. SHAROVA, DSc (Biol.); T. G. SHIBAEVA, 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, Russian Academy of Sciences, 2025
© Institute of Biology, Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, 2025
© Forest Research Institute, Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, 2025

УДК 581.1

ВСЕГДА ЛИ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИЙ СТРЕСС ВРЕДЕН?

Т. Г. Шибаетова*, А. Ф. Титов

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

Представлен обзор работ, в которых экспериментально показано, что резкое увеличение продолжительности фотопериода или использование при выращивании растений в условиях искусственного климата аномальных свето-темновых циклов вызывает у них стресс, получивший в литературе название фотопериодического стресса. Аналогично другим видам стресса он вызывает целый спектр изменений и/или нарушений в жизнедеятельности растений, накопление которых может стать для них губительным. В частности, под влиянием фотопериодического стресса в растениях происходит усиление генерации активных форм кислорода (АФК), следствием чего является развитие окислительного стресса. Однако, если сила стрессирующего воздействия не слишком велика (мягкий или умеренный стресс), благодаря включению механизмов неспецифической устойчивости растения сохраняют жизнеспособность и благополучно переживают неблагоприятный период. Принципиально, что последствия такого стресса не обязательно являются исключительно негативными. Более того, манипулируя фотопериодическими условиями, можно выявить такие, которые, являясь в принципе аномальными для растений, тем не менее способны оказывать положительный эффект, например, в плане улучшения каких-то важных с хозяйственной точки зрения показателей, в частности, тех, которые определяют пищевую ценность и биобезопасность (за счет снижения содержания нитратов) растительной продукции. Следовательно, если для растений фотопериодический стресс, как правило, вреден, то для человека, как субъекта хозяйственной деятельности, он может оказаться полезным, выступая условием достижения намеченного хозяйственного результата. Последний может находить свое выражение как в получении большего урожая или урожая более высокого качества (по потребительским характеристикам), так и в снижении затрат на получение единицы продукции.

Ключевые слова: растения; фотопериод; свето-темновые циклы; стресс; фабрики растений; продуктивность; энергоэффективность

Для цитирования: Шибаетова Т. Г., Титов А. Ф. Всегда ли фотопериодический стресс вреден? // Труды Карельского научного центра РАН. 2025. № 3. С. 5–22. doi: 10.17076/eb2098

Финансирование. Исследование выполнено за счет гранта РНФ (проект 23-16-00160).

T. G. Shibaeva*, A. F. Titov. IS PHOTOPERIOD STRESS ALWAYS HARMFUL?

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

The article presents a review of studies that have experimentally shown that a sudden increase in the photoperiod duration or the use of abnormal light-dark cycles when growing plants under artificial climate conditions causes photoperiod stress. Similarly to other types of stress, it induces a whole range of changes and/or disturbances in plants, which may add up to become fatal. As studies show, photoperiod stress increases the generation of ROS in plants, resulting in the development of oxidative stress. However, if the stress is not too strong (mild or moderate), then the induced non-specific resistance mechanisms help the plants retain viability and successfully survive the stressful period. Importantly, the consequences of such stress are not necessarily negative. Moreover, by manipulating photoperiod length it is possible to identify those that, although fundamentally abnormal for plants, are nevertheless capable of exerting a positive effect in terms of improving some economically important indices, in particular those that determine the nutritional value and biosafety (due to a decrease in nitrate content) of plant products. Consequently, even if photoperiod stress is generally harmful for plants, it can still be useful for humans in achieving the intended economic result, whether it is increased yield, higher quality (better consumer characteristics), or reduced costs per unit produce.

Keywords: plants; photoperiod; light-dark cycles; stress; plant factories; productivity; energy efficiency

For citation: Shibaeva T. G., Titov A. F. Is photoperiod stress always harmful? *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2025. No. 3. P. 5–22. doi: 10.17076/eb2098

Funding. This study was supported by the Russian Science Foundation (RSF, no. 23-16-00160).

Введение

В 2022 г. население мира превысило 8 миллиардов человек и, по прогнозам, достигнет 9 миллиардов к 2037 г., что дополнительно обостряет проблему продовольственной безопасности во многих странах, включая и экономически развитые. Одновременно с этим возросшая в силу глобальных изменений климата нестабильность сельскохозяйственного производства в открытом грунте указывает на то, что альтернативные системы производства продуктов питания будут играть в дальнейшем все более важную роль. В настоящее время наиболее распространенной в мире формой производства растений в контролируемых условиях являются теплицы, но постепенно закрытые производственные системы, включающие фабрики растений с искусственным освещением (plant factories with artificial lighting) или вертикальные фермы (vertical farm), превращаются в коммерчески все более привлекательную отрасль [Warner et al., 2023]. Как считают многие специалисты, перед данной отраслью уже в самое ближайшее время открываются огромные перспективы, хотя для ее экономического

процветания необходимо сосредоточиться на эффективности использования ресурсов [Kikuchi, 2016; Graamans et al., 2018; Kaiser et al., 2024]. По сути, выращивание растений в закрытых помещениях – это не новая концепция, но именно в последние годы она быстро приобретает форму крупномасштабного производства. Однако прогресс в этой области мог бы быть еще более быстрым и впечатляющим, если бы его не сдерживали некоторые не до конца решенные вопросы. Среди них в первую очередь следует назвать необходимость выявления, а затем и применения наиболее оптимальных световых (свето-темновых) условий для выращивания растений, поскольку затраты на энергопотребление в закрытых системах составляют 20–40 % от всех производственных затрат [Avgoustaki, Xydis, 2021; Kozai, 2022], а на искусственное освещение расходуется 60–85 % всей электроэнергии [Graamans et al., 2018; Avgoustaki, Xydis, 2021].

Хорошо известно, что в обычных условиях естественной среды растения в течение жизни очень часто испытывают стресс, обусловленный действием тех или иных неблагоприятных биотических и/или абиотических факторов,

а их выживание напрямую зависит от адаптивного потенциала, которым они обладают. В отличие от этого в искусственной среде, в том числе на фабриках растений или вертикальных фермах, стресс у растений может возникать только в результате каких-то технических сбоев и неполадок. Параметры внешней среды, которые устанавливаются и контролируются в закрытых системах, считаются для растений оптимальными (или близкими к ним). Поэтому на сегодняшний день большая часть исследований, направленных на совершенствование производственного цикла на вертикальных фермах, сосредоточена на выращивании растений в постоянных климатических условиях. Однако растущие технические возможности тонкой настройки параметров в закрытых системах приводят к появлению идей и подходов, которые способствуют повышению эффективности производства за счет динамического контроля параметров окружающей среды [Kaiser et al., 2024]. Фотопериод является одним из наиболее важных из числа контролируемых параметров искусственной среды. Чаще всего при выращивании тех или иных культур оптимальный для них фотопериод используется на протяжении всего производственного цикла. При этом, как показывают недавние исследования, значительное изменение фотопериода может вызывать различные изменения и/или нарушения, которые в целом сходны с неспецифическими изменениями, характерными для реакции растений на другие стрессоры [Nitschke et al., 2016, 2017; Abuelsoud et al., 2020; Cortleven et al., 2022]. Накопление такого рода данных привело к появлению и закреплению в литературе понятия «фотопериодический стресс» [Frank et al., 2020; Roeber et al., 2021, 2022; Shibaeva, Titov, 2025]. Важно подчеркнуть, что в природе растения, по сути, никогда не сталкиваются с фотопериодическим стрессом, так как любые изменения в соотношении светового и темного периодов в обычном 24-часовом суточном цикле происходят в течение года очень медленно и только в определенных рамках. Следовательно, выживание растений в условиях аномальных фотопериодов или, точнее, аномальных светотемновых циклов могут обеспечить только те механизмы устойчивости, которые они приобрели ранее в процессе эволюции, адаптируясь к действию других стресс-факторов. Поэтому на первый взгляд кажется очевидным вывод о безусловном вреде фотопериодического стресса. Однако результаты исследований последних лет позволяют взглянуть на этот вопрос по-другому.

Оптимизация световых условий выращивания растений в контролируемой среде

Свет является поставщиком энергии для фотосинтеза, и выбор оптимального уровня освещения важен для получения высоких урожаев и урожая хорошего качества. Растения используют для фотосинтеза видимую часть электромагнитного спектра в диапазоне от 400 до 700 нм, называемую фотосинтетически активной радиацией (photosynthetically active radiation, PAR). Последние исследования показывают, что на самом деле этот диапазон несколько шире и включает волны дальнего красного света (400–750 нм) [Zhen et al., 2021]. Важным показателем является интеграл дневного освещения (daily light integral, DLI) – общее количество PAR, которое растение получает в течение суток, выраженное в моль/(м²·сут). Вклад в DLI вносят интенсивность света, а именно плотность потока фотосинтетических фотонов (photosynthetic photon flux density, PPFD), выраженная в мкмоль/(м²·с), и продолжительность светового периода (фотопериод). При выращивании растений в контролируемых условиях фотопериод обычно составляет от 12 до 18 ч, а PPFD варьирует от 150 до 600 мкмоль/(м²·с) [Ahmed et al., 2020]. К примеру, идеальный DLI для листовой зелени составляет 8–14 моль/(м²·сут), что достигается при PPFD от 150 до 250 мкмоль/(м²·с) в течение 16-часового фотопериода [Albright et al., 2000; Dou, Niu, 2020]. Обычно с увеличением DLI урожайность повышается, независимо от того, за счет чего увеличилось количество света – фотопериода или PPFD [Lefsrud et al., 2006; Ahmed et al., 2020; Gao et al., 2020]. Однако данная закономерность сохраняется только в определенном диапазоне условий. Так, например, увеличение фотопериода в диапазоне от 12 до 18 ч при постоянном PPFD 400 моль/(м²·с) приводит к увеличению урожайности салата, количества листьев и их площади, но увеличение фотопериода до 24 ч не приводило к дальнейшему повышению сухой массы растений, а количество листьев и их площадь при этом уменьшались [Silva et al., 2022]. При низком уровне освещенности у растений наблюдаются различные морфологические адаптации, направленные на оптимизацию использования доступного света, аналогичные ответу на затенение [Shafiq et al., 2021]. В результате в условиях слабого освещения или затенения листья характеризуются более низким значением массы листа на единицу площади, т. е. листья становятся более тонкими, но с большей площадью [Evans, Poorter, 2001].

Световая кривая фотосинтеза демонстрирует взаимосвязь между интенсивностью света и нетто-фотосинтезом. Когда уровень освещенности равен нулю или очень низок, величина нетто-фотосинтеза равна нулю или отрицательна, поскольку в этот момент в растениях осуществляется темновое дыхание, скорость которого или равна скорости фотосинтеза, или несколько выше. Минимальная PPFD, которая обеспечивает максимальную скорость фотосинтеза, – это точка светового насыщения (light saturation point, LSP). На нее влияет общее количество фотосинтетического материала в растительной ткани, и поэтому она смещается по мере роста растения. При этой интенсивности свет больше не ограничивает скорость фотосинтеза, и она лимитируется скоростью темновых реакций. При интенсивности намного большей, чем LSP, происходит фотоингибирование, вызывающее повреждение фотосинтетического аппарата и торможение роста растений. При избыточном освещении скорость передачи энергии на фотосистему II (ФСII) выше, чем скорость ее использования, поэтому избыточная энергия должна рассеиваться в виде тепла в результате нефотохимического тушения (NPQ). Без рассеивания избыточной энергии происходит накопление активных форм кислорода (АФК) и усиливается фотоокислительный стресс, что приводит к фотоингибированию ФСII и в конечном итоге к ингибированию фотосинтеза [Ruban et al., 2012; Shafiq et al., 2021].

Фотопериодический стресс у растений – новый вид стресса

Относительно недавно установлено, что внезапная смена фотопериода, например, его удлинение на несколько часов, может вызывать у растений окислительный стресс. Так, продление светового периода на 24 часа (с 8 до 32 ч) вызывает у адаптированных к короткому дню растений *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. целый спектр изменений, типичных для стресса [Nitschke et al., 2016, 2017]. Такого рода результаты и их анализ привели, как это отмечено выше, к появлению и закреплению в литературе такого понятия, как фотопериодический стресс [Frank et al., 2020; Roeber et al., 2021, 2022]. Что же происходит в растениях в ответ на неожиданное изменение фотопериода (в частности, удлинение с 8 до 32 ч)? В растениях *A. thaliana* в течение ночи после продленного светового периода: а) индуцируется экспрессия генов-маркеров стресса (таких как *ZINC FINGER of ARABIDOPSIS*

THALIANA12 (ZAT12) и *BON ASSOCIATED PROTEIN1 (BAP1)*); б) увеличивается содержание жасмоновой и салициловой кислот, которые считаются гормонами стресса; в) усиливается генерация АФК и развивается окислительный стресс; г) ночное усиление окислительного стресса совпадает с изменением окислительно-восстановительного статуса аскорбиновой кислоты и образованием пероксидов; д) образование пероксидов, в свою очередь, приводит к усилению экспрессии гена, контролирующего синтез пероксидазы, повышению ее активности и одновременно снижению активности каталазы [Abuelsoud et al., 2020]. В течение следующего дня наблюдается снижение максимальной квантовой эффективности ФСII (*Fv/Fm*), что указывает на нарушение работы фотосинтетического аппарата, и в конечном итоге из-за целого ряда структурно-функциональных нарушений в листьях запускается процесс программируемой гибели клеток [Nitschke et al., 2016, 2017].

Впервые же фотопериодический стресс (названный авторами циркадным стрессом), по видимому, был выявлен у растений *A. thaliana* с дефицитом цитокинина и у мутантов по генам биологических часов, таких как *cca1*, *lhy*, *elf3* (*LATE ELONGATED HYPOCOTIL, CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED1, EARLY FLOWERING3*) [Nitschke et al., 2016, 2017; Frank et al., 2020]. Мутантные растения демонстрируют особенно сильно выраженную реакцию на стресс на молекулярном уровне, которая затем проявляется фенотипически в виде повреждений листьев растений, которые в итоге погибали. Позднее было показано, что регуляторами ответной реакции на стресс у растений являются цитокинины (в основном транс-зеатин, выполняющий защитную функцию, действуя через рецептор *ARABIDOPSIS HISTIDINE KINASE3 (AHK3)* и транскрипционные регуляторы *ARABIDOPSIS RESPONSE REGULATOR2 (ARR2)*, *ARR10* и *ARR12*) и белки *CCA1/LHY*, являющиеся двумя ключевыми регуляторами работы биологических часов, отвечающими за поддержание циркадной ритмики в условиях постоянного действия света. Это говорит о том, что растению для преодоления фотопериодического стресса необходимо нормальное функционирование циркадных часов, а цитокинин, по мнению авторов, помогает поддерживать функцию внутреннего таймера, особенно в условиях стресса [Nitschke et al., 2016, 2017]. Поэтому у контрольных растений с нормальным уровнем эндогенного цитокинина, в отличие от мутантов, эндогенные часы функционировали почти бесперебойно даже в условиях циркадного стресса.

Сила стресса, который при этом испытывают растения, зависит от продолжительности светового периода [Abuelsoud et al., 2020], и значительное его удлинение может быть повреждающим (дистресс), а непродолжительное, напротив, способно оказывать положительный эффект (эустресс) [Krasensky-Wrzaczek, Kangasjarvi, 2018]. Последнее вызывает особый интерес с точки зрения практики.

Использование длинных фотопериодов, включая круглосуточное освещение

DLI является наиболее важным параметром для оптимизации при выращивании растений в закрытых системах, но количество света, которое получают растения, как уже упоминалось, зависит от двух параметров – фотопериода и PPFD. Поэтому многочисленные исследования по оптимизации всех аспектов освещения в закрытых системах включают изучение того, что является более выгодным при одинаковом DLI – поддерживать высокую освещенность при более коротких фотопериодах или, напротив, использовать длинные фотопериоды, снижая при этом уровень освещения. Важно, что разные сочетания фотопериода и PPFD, несмотря на одинаковый DLI, приводят к изменениям в морфологии листьев и растений, а также в эффективности фотосинтеза и урожайности [Sysoeva et al., 2010; Elkins, van Iersel, 2020; Weaver, van Iersel, 2020; Shibaeva et al., 2022a, 2023a]. При одинаковом DLI удлинение фотопериода с использованием более низкой освещенности, как правило, приводит к более высокой урожайности, чем при коротких фотопериодах с высокой освещенностью. Так, увеличение сырой и сухой массы побегов отмечено у салата, огурца, мизуны (*Brassica rapa* 'jaronica'), настурции (*Tropaeolum majus*), рудбекии (*Rudbeckia fulgida* 'Goldstrum'), клубники (*Fragaria* × *ananassa*) и стевии (*Stevia rebaudiana*) [Koontz, Prince, 1986; Kitaya et al., 1998; Ohyama et al., 2005; Matsuda et al., 2014; Ohtake et al., 2018; Tsuruyama, Shibuya, 2018; Zhang et al., 2018; Mao et al., 2019; Elkins, van Iersel, 2020; Kelly et al., 2020; Palmer, van Iersel, 2020; Xu et al., 2021; Yan et al., 2021; Rengasamy et al., 2022]. Эти результаты получены при фотопериодах в диапазоне от 8 до 22 ч. Использование же 24-часового фотопериода, то есть круглосуточного освещения (continuous lighting, CL), с более низкой интенсивностью освещения, как показали многочисленные исследования, тоже открывает значительные дополнительные возможности для повышения урожайности и качества урожая без увеличения

энергетических затрат [Sysoeva et al., 2010; Velez-Ramirez et al., 2011; Proietti et al., 2021; Lanoue et al., 2022]. В целом CL теоретически предполагает большее накопление биомассы и более высокий урожай, так как обеспечивает постоянное поступление энергии для ассимиляции углерода [Velez-Ramirez et al., 2012]. Но положительный экономический эффект от использования CL может быть достигнут только при условии, что такой световой режим не приводит к фотоповреждению листьев, поскольку известно, что продолжительные световые периоды вызывают хлороз и/или некроз листьев и снижение урожайности некоторых овощных культур, что ограничивает применение этого экономически выгодного режима освещения при выращивании определенных видов овощей [Sysoeva et al., 2010; Velez-Ramirez et al., 2011].

Мы считаем, что реакцию растений на CL можно трактовать в терминах фотопериодического стресса. Так, многочисленные данные свидетельствуют, что у растений, чувствительных к длинным фотопериодам, в условиях CL наблюдается эпинастия листьев, появляются фотоповреждения листьев в виде межжилкового хлороза и некротических пятен и происходят характерные изменения в пигментном комплексе (уменьшение содержания хлорофилла, увеличение соотношения хлорофиллов *a/b*, уменьшение соотношения хлорофилл/каротиноиды, редукция светособирающего комплекса), направленные на снижение поглощения света фотосинтетическим аппаратом (ФСА) [Shibaeva et al., 2022a, 2023a, б, 2024a]. При этом ускоряется развитие растений и старение листьев [Sysoeva et al., 2010; Velez-Ramirez et al., 2011; Shibaeva et al., 2023a, 2024a]. У чувствительных видов CL ингибирует фотосинтез и дыхание, причем фотосинтез в большей степени, что существенно увеличивает соотношение дыхание/фотосинтез, то есть смещает баланс углерода в сторону большей потери, выступая тем самым в качестве фактора, лимитирующего рост и продуктивность растений [Sysoeva et al., 2010; Velez-Ramirez et al., 2011; Ikkonen et al., 2022]. Важно, что в условиях длительного действия CL восстановление активности ФСА с течением времени не происходит, что говорит об отсутствии у таких растений способности к адаптации ФСА к подобному воздействию [Ikkonen et al., 2022]. Симптомы светового повреждения листьев при CL отмечены у таких культур, как томат, баклажан, сладкий перец, огурец, картофель (неустойчивые сорта) и некоторых других [Sysoeva et al., 2010; Velez-Ramirez et al., 2011].

Возможными причинами светового повреждения являются фотоокисление, гипераккумуляция крахмала, индукция процесса старения, циркадная асинхрония и др. [Velez-Ramirez et al., 2011, 2017; Shibaeva et al., 2023a]. Описанные выше события можно считать стрессовой реакцией на фотопериодический стресс, так как доказано, что повреждения, вызванные CL, не связаны с избыточностью света, возникающей вследствие более высокого DLI, а являются непосредственно результатом непрерывного поступления света. Показано, что непрерывность поступления светового сигнала, протекания фотосинтеза и фотоокислительных процессов может вызывать повреждения листьев, даже если значения DLI невысоки [Shibaeva et al., 2022a]. Следовательно, сам по себе длинный фотопериод уже может быть причиной избытка поглощенного света, в том числе в условиях, когда DLI не выше, чем обычно требуется растениям при более коротких фотопериодах.

В отличие от чувствительных, у устойчивых к CL видов снижение содержания хлорофилла не происходит, а наблюдается увеличение содержания антиоксидантов (каротиноидов, антоцианов, флавоноидов, пролина) и усиление активности антиоксидантных ферментов [Shibaeva et al., 2023a, б]. У ряда видов растений (салат, редис, картофель (устойчивые сорта), листовая капуста *Brassica oleracea* var. *acephala*, рукола *Eruca sativa* L., микрозелень ряда культур и др.) действие CL положительно сказывается на фотосинтетической продуктивности и урожае [Sysoeva et al., 2010; Velez-Ramirez et al., 2011; Shibaeva et al., 2022б, 2023а, в; Meng, Severin, 2024]. При выращивании листовых овощей и микрозелени очень важным обстоятельством является то, что CL повышает не только урожайность, но и пищевую ценность и биобезопасность растений. Растения, испытывая в таких условиях легкий или умеренный окислительный стресс, накапливают больше низкомолекулярных антиоксидантов (пролина, каротиноидов, антоцианов, флавоноидов) и отличаются высокой активностью антиоксидантных ферментов, что повышает пищевую ценность растений, рекомендуемых в качестве функционального продукта (functional food) для здорового питания [Samuoliene et al., 2013; Bian et al., 2016; Liu et al., 2020; Proietti et al., 2021; Shibaeva et al., 2022б, 2023в]. Наряду с этим в растениях под влиянием CL снижается содержание нитратов, что соответственно повышает их биобезопасность [Proietti et al., 2021; Rubaeva et al., 2023; Shibaeva et al., 2023в, 2025].

Наблюдаемое увеличение биомассы в ответ на более длинный фотопериод при одинаковом DLI происходит в результате морфологических изменений и физиологических реакций растений. «Растягивание» DLI во времени с использованием более низкой PPFD имеет вполне определенные преимущества для производителей, так как позволяет, во-первых, снизить первоначальные капитальные затраты благодаря уменьшению количества источников света (ламп) для обеспечения необходимого DLI. Во-вторых, за счет увеличения эффективности использования световой энергии повышается выход продукции на единицу затраченных средств. В-третьих, использование более низкой интенсивности освещения в течение длительного времени уменьшает количество выделяемого источниками освещения тепла, снижая затраты на кондиционирование помещения (охлаждение, отвод влаги). Наконец, длинный фотопериод позволяет использовать преимущества более низких ночных тарифов на электроэнергию.

Особо следует отметить, что в целом ряде работ показано, что повышение пищевой ценности и биобезопасности листовых овощей, в том числе микрозелени, возможно при применении CL в течение всего 2–3 сут в конце продукционного цикла (непосредственно перед сбором урожая) [Zhou et al., 2013; Bian et al., 2016, 2018; Zhang et al., 2021; Hooks et al., 2022; Yang et al., 2022; Shibaeva et al., 2022б, 2023в, 2025; Appolloni et al., 2023; Shen et al., 2024; Zhao et al., 2024; Rubaeva et al., 2024]. В этом случае более короткие сроки применения CL, с одной стороны, ощутимо снижают энергозатраты и повышают эффективность производства (по сравнению с применением CL в течение всего продукционного цикла), а с другой, снижают потенциальные риски, связанные с возможным фотоповреждением растений [Shibaeva et al., 2025].

Не менее важно и то, что непродолжительное применение CL непосредственно перед сбором урожая для повышения пищевой ценности и биологической безопасности растений может быть даже эффективнее, чем применение CL в течение всего периода выращивания. Это происходит в тех случаях, когда в начальный период действия CL растения испытывают стресс, в ответ на который синтезируются различные защитные вещества и активизируется работа антиоксидантных ферментов, а впоследствии происходит адаптация растения к CL и, соответственно, изменяется состав веществ в растении. Так, показано, что у растений маша *Vigna radiata* L. такая адаптация

происходила через 6 сут действия CL, когда наблюдалось снижение активности антиоксидантных ферментов (каталазы, супероксиддисмутазы и гваякол-пероксидазы) и содержания пролина на фоне снижения интенсивности перекисного окисления липидов [Kumar et al., 2022]. Максимальное снижение содержания нитратов в листьях китайской черешковой капусты *Brassica campestris* L. при CL происходило уже через 24 ч, а затем наблюдалось некоторое их увеличение [Fan et al., 2019].

Отметим, что приемы стимулирования слабыми дозами стрессора успешно применяются и для повышения послеуборочного качества растительной продукции. В этом случае определенные преимущества обеспечиваются благодаря усилению в ответ на стресс синтеза вторичных метаболитов, которые или улучшают качество пищевых продуктов и полезны для здоровья человека, или снижают возможные риски ухудшения качества продукции в результате патогенной атаки, продлевая тем самым сроки ее хранения [Duarte-Sierra et al., 2022]. Биологические механизмы, лежащие в основе этих процессов, связаны с генерацией АФК и развитием неспецифических защитных реакций. Попутно заметим, что в литературе даже появилось понятие «послеуборочный гормезис» (postharvest hormesis), хотя ранее понятие и термин «гормезис» использовали главным образом в медицине, токсикологии и радиобиологии [Ерофеева и др., 2023]. Следовательно, легкий стресс может сократить послеуборочные потери, являющиеся одной из основных причин снижения эффективности производства растительной продукции, и повысить ее послеуборочное качество [Agathokleous et al., 2024].

Добавим, что ряд авторов считают, что фотопериодический стресс повышает устойчивость растений к патогенам и может быть использован для усиления защитных реакций растений и при разработке новых безопасных методов борьбы с вредителями [Galle et al., 2021; Lazzarin et al., 2021]. В качестве примера можно привести опыты с растениями *A. thaliana*, которые после непрерывного освещения оказались менее восприимчивыми к инфекциям, вызываемым оомицетом *Hyaloperonospora parasitica* Noco2 [Evrard et al., 2009] и бактерией *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 [Cortleven et al., 2022]. При смене фотопериода с короткого на длинный у растений *A. thaliana* повышалась устойчивость к некротрофному грибку *Botrytis cinerea* [Cagnola et al., 2018] и гемибiotрофному грибку *Pyricularia oryzae* [Shimizu et al., 2021].

Однако пока открытым остается вопрос, как предобработка растений фотопериодическим стрессом повышает устойчивость к патогенам, но, предположительно, это также связано с повышенными уровнями АФК в результате стрессового воздействия, и кроме того, в этом случае могут участвовать другие известные иммунные пути, связанные с сигнальной функцией салициловой и/или жасмоновой кислот [Abuelsoud et al., 2020; Cortleven et al., 2022]. Так, с помощью транскриптомного анализа выявлено, что при переводе растений *A. thaliana* из условий короткого в условия длинного дня усиливаются защитные реакции растений, связанные с жасмоновой кислотой [Cagnola et al., 2018]. У растений томата дополнительное освещение красным светом (заменяющее нормальный темный период и тем самым увеличивающее продолжительность общего светового периода) вызывало повышение устойчивости растений к заражению *P. syringae* pv. *tomato* DC3000, которое коррелировало с накоплением салициловой кислоты и с увеличением количества транскриптов, связанных с устойчивостью к данному патогену [Yang et al., 2015]. Ряд авторов считают, что сигналы фотопериодического стресса могут иметь преадаптивное значение, действуя как прайминговый агент, который повышает устойчивость растений к возможным последующим стрессам (более сильным или стрессам иной природы, в том числе биотическим) [Roeber et al., 2022].

Наконец, следует сказать, что длинные фотопериоды (22–24 ч) используют также в составе методов скоростной селекции (speed breeding), направленных на ускорение получения урожая за счет использования контролируемых условий окружающей среды. В начале 1980-х годов непрерывный световой режим был использован для ускорения роста и развития сельскохозяйственных культур, благодаря чему в НАСА (NASA, США) добились существенного ускорения в космосе жизненного цикла пшеницы и вывели сорт USU-Apogee с признаками карликовости и высокой урожайностью [Bugbee et al., 1997]. Сегодня скоростная селекция стала уже распространенным подходом для улучшения сельскохозяйственных культур. В частности, разработаны протоколы для производства семян таких видов, как пшеница, ячмень, нут, горох, рапс, клевер и арахис [Watson et al., 2018]. К примеру, пшеница, горох, ячмень, нут, канولا (разновидность рапса *Brassica napus* L.) при таком способе селекции дают 6–9 поколений в год [Zheng et al., 2013; Yao et al., 2016].

Но поскольку обеспечение растений высокой PPFD в течение длительного фотопериода обходится дорого, применение скоростной селекции пока ограничивается производством новых сортов только коммерчески ценных культур. Однако учитывая, что продление фотопериода сокращает время до сбора урожая у многих культур, видимо, целесообразно рассматривать возможность их применения для устойчивых к длительным фотопериодам культур, если в конечном итоге инвестиции окажутся экономически оправданными.

Использование аномальных светотемновых режимов

Новым фактором производства растений в закрытых системах является не только отсутствие зависимости от солнечного света, но и то, что нет необходимости учитывать и ориентироваться на 24-часовую продолжительность суток. Это позволяет производителям использовать любые режимы освещения, выходя за пределы 24 ч, то есть применять аномальные светотемновые циклы (*abnormal light/dark cycles*), которые могут быть как короче, так и длиннее 24 ч [Bowsher et al., 1991; Chang et al., 2013]. В качестве примеров укороченных циклов можно назвать 6/6, 3/3, 8/4, 4/2 ч, удлинённых – 24/12, 48/24, 96/48, 120/60 ч и т. д. В условиях аномальных светотемновых циклов растения могут освещаться во время скотофильной фазы, и напротив, во время фотофильной фазы может быть темнота. Такие аномальные режимы поступления света способны приводить к рассогласованию у растений эндогенных (циркадных) биоритмов с внешним циклом свет/темнота, что также может вызывать у растений различные изменения и нарушения и инициировать неспецифические защитные реакции. В большинстве случаев при удлинённых светотемновых циклах (24/12, 48/24, 96/48, 120/60 ч) растения демонстрировали признаки развития легкого окислительного стресса и, соответственно, изменения в пигментном комплексе, содержании антиоксидантов и активности антиоксидантных ферментов, направленные на защиту от избыточного света, хотя суммарно за время опыта растения и не получали избытка фотонов света [Shibaeva et al., 2024б, в, г]. Вероятно, фотозащитные реакции развиваются в ответ на длительное (24, 48, 96 и 120 ч) действие света в первой части светотемнового цикла.

Отмечены разные реакции растений на укороченные циклы. Так, сравнение обычных фотопериодов 16/8 и 8/16 ч с укороченными

циклами, обеспечивающими одинаковый DLI – 9/3, 6/2 ч и 4/8, 2,67/5,3 ч, показало, что один световой период в сутках предпочтительней, чем несколько, так как урожайность и качество, например, салата были выше в условиях нормальных фотопериодов [Ishii et al., 1995; Kang et al., 2013]. Увеличение количества циклов и уменьшение продолжительности периода света и темноты с одного цикла (12/12 ч) до двух (6/6 ч), трех (4/4 ч) и четырех (3/3 ч) снижало накопление биомассы, площадь листьев и максимальную скорость фотосинтеза у салата [Hang et al., 2019; Zhou et al., 2020]. На растениях стевии получены такие же результаты, как и на салате, поскольку урожайность свежей продукции снижалась при выращивании в циклах 5,3/2,7 ч, хотя урожайность сухой продукции не менялась по сравнению со стандартным циклом 18/6 ч [Rengasamy et al., 2022]. Напротив, урожайность салата увеличивалась в циклах 4/2, 3/1,5 и 2/1 ч по сравнению с фотопериодом 16/8 ч [Chen, Yang, 2018]. У растений томата и огурца отмечено снижение сухого веса растений, высоты растения и площади листьев в условиях цикла 6/6 ч по сравнению с фотопериодом 12/12 и 6/6 ч [Chi, 2003]. Тем не менее в этом же опыте укороченный цикл не оказал негативного влияния на биомассу растений острого перца. В другой работе сообщается, что циклы 9/3 и 6/2 ч не влияли на рост рассады томата, тогда как урожайность огурца снижалась по сравнению с фотопериодом 18/6 ч [Garcia-Caparros et al., 2020].

В целом имеющиеся результаты показывают, что чувствительность растений к тем или иным аномальным светотемновым циклам в определенной степени видоспецифична, и особенно это проявляется в ответных реакциях, связанных с образованием защитных метаболитов. Например, постоянное освещение микрозелени амаранта и листовой капусты приводило к увеличению у них содержания фенольных соединений и антоцианов, а также к усилению антиоксидантной активности, но в этих же условиях биохимический состав зеленого и фиолетового базилика не изменялся [Lanoue et al., 2022]. Следовательно, для повышения эффективности, урожайности и качества растений оценка их реакции на освещение и условия выращивания должна быть проведена для каждого вида.

Важно, что аномальные светотемновые циклы способны оказывать на растения воздействие, которое приводит к повышению их хозяйственных качеств. Так, определенные аномальные светотемновые циклы ускоряют рост и развитие, увеличивают накопление ценных

и снижают содержание нежелательных метаболитов, таких как нитраты. При этом они могут приводить к уменьшению энергозатрат на единицу продукции, в основном за счет возможности использования непиковых тарифов на электроэнергию и преимуществ передвижных столов, на которых размещаются растения [Kurata et al., 1998; Chen, Yang, 2018; Chen et al., 2022].

Наши недавние исследования показали, что для культур с непродолжительным продукционным циклом (микрозелень, baby leaf) имеется реальная возможность повышения энергоэффективности производства за счет изменения распределения DLI в суточном цикле. Например, применение аномального свето-темнового цикла 7/4/9/4 ч (в котором темновые 4-часовые фазы совпадали с периодами пиковых нагрузок, то есть максимальных тарифов и затрат на электроэнергию) при выращивании микрозелени бораго (*Borago officinalis* L.), пажитника (*Trigonella foenum-graecum* L.) и подсолнечника (*Helianthus annuus* L.) показало, что такой аномальный режим освещения не оказывает значимого влияния на урожайность и пищевую ценность всех трех культур. Не было отмечено и явных признаков окислительного стресса – увеличения содержания перекиси водорода, интенсивности перекисного окисления липидов или проницаемости мембран. При этом стоимость суточного потребления электроэнергии была снижена по сравнению с фотопериодом 16/8 ч на 32 % при расчете по тарифу, дифференцированному по трем зонам суток (пиковая, полупиковая, ночная).

Заключение

Общей чертой всех растений на Земле является их приспособление к суточному фотопериоду, при котором световой (дневной) и темный (ночной) периоды чередуются в закономерном и предсказуемом порядке. Иными словами, ритмичность биологических процессов, из которых складывается жизнь, задается суточной ритмикой свето-темновых условий. Это вполне объяснимо, поскольку значительная часть генов в геноме растений светочувствительны, и они строго определенным образом (ритмично) изменяют свою активность в течение суток в зависимости от наличия или отсутствия света [Harmer et al., 2000; Schaffer et al., 2001; Covington et al., 2008]. Соответственно, целые группы генов запускаются в одно и то же время суток, подготавливая растения к автотрофному метаболизму, преобладающему днем, и к гетеротрофному ночью.

Это позволяет растениям четко координировать метаболические процессы, контролировать рост и определять сроки наступления очередных этапов развития. Соответственно, любые серьезные отклонения от привычного для растений фотопериода могут нарушать эндогенную ритмику, что в свою очередь может приводить к тем или иным нарушениям их жизнедеятельности.

В искусственной среде, как это следует из специальных экспериментов и наблюдений (в климатических камерах и на фабриках растений), непрерывный свет при постоянных остальных параметрах окружающей среды способен вызывать повреждения листьев растений вследствие окислительного стресса, основной причиной которого, судя по всему, является циркадная асинхрония, то есть несоответствие между внутренними эндогенными ритмами и внешними свето-темновыми циклами [Velez-Ramirez et al., 2017; Shibaeva et al., 2023a]. Интересно, что в природе, например, в течение длинного полярного дня растения не подвергаются фотоповреждению. Возможно, это объясняется тем, что изменения фотопериода как фактора, задающего эндогенную ритмику, могут в естественных условиях полностью или хотя бы частично компенсироваться действием других внешних факторов (температура, влажность, интенсивность света, его спектральный состав), также участвующих прямо или опосредованно в контроле эндогенных ритмов [Velez-Ramirez et al., 2011; Shibaeva et al., 2024a]. Когда же этого оказывается недостаточно и растения испытывают стресс, то у них включаются механизмы неспецифической устойчивости и происходит мобилизация защитных сил, призванных обеспечить их выживание в условиях стресса.

Согласно нашим представлениям, в терминах фотопериодического стресса следует трактовать реакцию растений не только на резкую и неожиданную смену фотопериода, но и в целом на аномальные фотопериоды, такие, например, как круглосуточное освещение, а также удлиненные и укороченные свето-темновые циклы, отличающиеся от естественного 24-часового цикла смены дня и ночи, поскольку аномальные режимы поступления света способны приводить к рассогласованию у растений эндогенных (циркадных) биоритмов с внешним циклом свет/темнота.

В целом можно заключить, что фотопериодический стресс, подобно другим стрессорам, вызывает многочисленные изменения и/или нарушения в жизнедеятельности растений, накопление которых может привести к их гибели.

При этом одним из главных негативных событий, происходящих в обмене веществ в растениях под влиянием фотопериодического стресса, является усиленная генерация и накопление АФК и, как следствие, развитие окислительного стресса. Однако если интенсивность стресса не столь велика, то он вызывает лишь неглубокие и обратимые изменения, которые за счет включения и мобилизации адаптационных механизмов могут быть «устранены», а растительный организм из состояния стресса возвращается в состояние нормы. Принципиально, что последствия такого стресса не обязательно являются сугубо негативными, что, в частности, породило в рамках классической теории стресса понятие эустресса (то есть положительного, полезного стресса) в противоположность дистрессу (отрицательному, вредному стрессу), который вызывают более сильные стрессирующие воздействия.

На наш взгляд, результаты собственных исследований и анализ литературы убедительно доказывают, что, манипулируя фотопериодическими условиями, можно выявить такие, которые, являясь в принципе аномальными для растений, тем не менее способны оказывать положительный эффект в плане улучшения каких-то важных с хозяйственной точки зрения показателей. Например, инициировать повышение тех показателей, которые определяют пищевую ценность, биобезопасность и другие потребительские свойства растительной продукции. В этом случае, в отличие от обычной ситуации, не только не следует стремиться вернуть растения из состояния стресса в состояние нормы, а напротив, необходимо их на какое-то время «зафиксировать» в этом состоянии. Таким образом, намеренно создавая стресс определенной интенсивности и продолжительности, мы получаем в свои руки новый инструмент управления ростом растений, что крайне важно при их выращивании с хозяйственными целями в закрытых системах, таких как современные фабрики растений (или вертикальные фермы), играющих во многих странах мира все более значимую роль в решении проблемы продовольственной безопасности.

Подоitoживая и возвращаясь к вопросу, вынесенному в название данной статьи, мы приходим к следующему ответу. Для растений фотопериодический стресс, как правило, вреден, так как нарушает естественный ход многих физиолого-биохимических процессов, из которых складывается их жизнедеятельность. Для человека же, который намеренно и определенным образом изменяет свето-темновые условия выращивания растений в закрытых системах,

опираясь при этом на результаты соответствующих исследований, это становится условием достижения намеченного хозяйственного результата. Последний момент может находить свое выражение в получении большего урожая, урожая с улучшенными потребительскими характеристиками или в снижении затрат на получение единицы растительной продукции. Не исключено, что в каких-то случаях возможно и то, и другое.

Литература

- Ерофеева Е. А., Гелашвили Д. Б., Розенберг Г. С.* Современная концепция гормезиса: обзор проблемы и значение для экологии // *Успехи современной биологии* 2023. Т. 143, № 6. С. 553–564. doi: 10.31857/S0042132423060030
- Abuelsoud W., Cortleven A., Schmölling T.* Photoperiod stress induces an oxidative burst-like response and is associated with increased apoplastic peroxidase and decreased catalase activities // *J. Plant Physiol.* 2020. Vol. 253. Art. 153252. doi: 10.1016/j.jplph.2020.153252
- Agathokleous E., Calabrese E. J., Fotopoulos V.* Low-dose stress promotes sustainable food production // *NPJ Sustain. Agric.* 2024. Vol. 2. Art. 19. doi: 10.1038/s44264-024-00026-0
- Ahmed H. A., Yu-Xin T., Qi-Chang Y.* Optimal control of environmental conditions affecting lettuce plant growth in a controlled environment with artificial lighting: A review // *S. Afr. J. Bot.* 2020. Vol. 130. P. 75–89. doi: 10.1016/j.sajb.2019.12.018
- Albright L., Both A. J., Chiu A. J.* Controlling greenhouse light to a consistent daily integral // *Trans. ASAE.* 2000. Vol. 43. P. 421–431. doi: 10.13031/2013.2721
- Appoloni E., Pennisi G., Paucek I., Cellini A., Crepaldi A., Spinelli F., Gianquinto G., Gabarrell X., Orsini F.* Potential application of pre-harvest LED inter-lighting to improve tomato quality and storability // *Post-harvest Biol. Technol.* 2023. Vol. 195. Art. 112113. doi: 10.1016/j.postharvbio.2022.112113
- Avgoustaki D. D., Xydis G.* Energy cost reduction by shifting electricity demand in indoor vertical farms with artificial lighting // *Biosyst. Eng.* 2021. Vol. 211. P. 219–229. doi: 10.1016/j.biosystemseng.2021.09.006
- Bian Z.-H., Cheng R.-F., Yang Q.-C., Wang J., Lu C.* Continuous light from red, blue, and green light-emitting diodes reduces nitrate content and enhances phytochemical concentrations and antioxidant capacity in lettuce // *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 2016. Vol. 141(2). P. 186–195. doi: 10.21273/JASHS.141.2.186
- Bian Z., Cheng R., Wang Yu., Yang Q., Lu C.* Effect of green light on nitrate reduction and edible quality of hydroponically grown lettuce (*Lactuca sativa* L.) under short-term continuous light from red and blue light-emitting diodes // *Environ. Exp. Bot.* 2018. Vol. 153. P. 63–71. doi: 10.1016/j.enexptbot.2018.05.010
- Bowsher C. G., Long D. M., Oaks A., Rothstein S. J.* Effect of light/dark cycles on expression of nitrate assimilatory genes in maize shoots and roots // *Plant Physiol.* 1991. Vol. 95. P. 281–285.

- Bugbee B., Koerner G., Albrechtsen R., Dewey W., Clawson S. Registration of cultivars: registration of 'USU-Apogee' wheat // *Crop Sci.* 1997. Vol. 37, no. 2. P. 626. doi: 10.2135/cropsci1997.0011183x003700020053x
- Cagnola J. I., Cerdan P. D., Pacin M., Andrade A., Rodriguez V., Zurbriggen M. D., Legris M., Buchovsky S., Carrillo N., Chory J., Blázquez M. A., Alabadi D., Casal J. J. Long-day photoperiod enhances jasmonic acid-related plant defense // *Plant Physiol.* 2018. Vol. 178. P. 163–173. doi: 10.1104/pp.18.00443
- Chang A. C., Yang T. Y., Riskowskic G. L. Ascorbic acid, nitrate, and nitrite concentration relationship to the 24 hour light/dark cycle for spin achgrown in different condition // *Food Chem.* 2013. Vol. 138. P. 382–388. doi: 10.1016/j.foodchem.2012.10.036
- Chen X., Li Y., Wang L., Yang Q., Guo W. Responses of butter leaf lettuce to mixed red and blue light with extended light/dark cycle period // *Sci. Rep.* 2022. Vol. 12. Art. 6924. doi: 10.1038/s41598-022-10681-3
- Chen X. L., Yang Q. C. Effects of intermittent light exposure with red and blue light emitting diodes on growth and carbohydrate accumulation of lettuce // *Sci. Hortic.* 2018. Vol. 234. P. 220–226. doi: 10.1016/j.scienta.2018.02.055
- Chi S.-H. Effect of photoperiod shortening on the nutrient uptake and carbon metabolism of tomato and hot pepper seedlings grown hydroponically // *J. Bio-Environ. Control.* 2003. Vol. 12. P. 121–126.
- Cortleven A., Roeber V. M., Frank M., Bertels J., Lortzing V., Beemster G., Schmölling T. Photoperiod stress in *Arabidopsis thaliana* induces a transcriptional response resembling that of pathogen infection // *Front. Plant Sci.* 2022. Vol. 13. Art. 838284. doi: 10.3389/fpls.2022.838284
- Covington M. F., Maloof J. N., Straume M., Kay S. A., Harmer S. L. Global transcriptome analysis reveals circadian regulation of key pathways in plant growth and development // *Genome Bio.* 2008. Vol. 9. P. 130. doi: 10.1186/gb-2008-9-8-r130
- Dou H., Niu G. Plant responses to light // *Plant Factory: An Indoor Vertical Farming System for Efficient Quality Food Production* / Eds. T. Kozai, G. Niu, M. Takagaki. Amsterdam: Elsevier, 2020. P. 153–166. doi: 10.1016/B978-0-12-816691-8.00009-1
- Duarte-Sierra A., Tiznado-Hernández M.-E., Jha D. K. Postharvest hormesis in produce // *Curr. Opin. Environ. Sci. Heal.* 2022. Vol. 29. Art. 100376. doi: 10.1016/j.coesh.2022.100376
- Elkins C., van Iersel M.W. Longer photoperiods with the same daily light integral improve growth of rudbeckia seedlings in a greenhouse // *Hort. Sci.* 2020. Vol. 55. P. 1676–1682. doi: 10.21273/HORTSCI15200-20
- Evans J. R., Poorter H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: The relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain // *Plant Cell Environ.* 2001. Vol. 24. P. 755–767. doi: 10.1046/j.1365-3040.2001.00724.x
- Evrard A., Ndatimana T., Eulgem T. FORCA, a promoter element that responds to crosstalk between defense and light signaling // *BMC Plant Biol.* 2009. Vol. 9. Art. 2. doi: 10.1186/1471-2229-9-2
- Fan X.-X., Xue F., Song B., Chen L.-Z., Xu G., Xu H. Effects of blue and red light on growth and metabolism in pakchoi // *Open Chem.* 2019. Vol. 17, no. 1. P. 456–464. doi: 10.1515/chem-2019-0038.
- Frank M., Cortleven A., Novak O., Schmölling T. Root-derived trans-zeatin cytokinin protects *Arabidopsis* plants against photoperiod stress // *Plant Cell Environ.* 2020. Vol. 43. Art. 2637. doi: 10.1111/pce.13860
- Galle A., Czekus Z., Toth L., Galgoczy L., Poor P. Pest and disease management by red light // *Plant Cell Environ.* 2021. Vol. 44. Art. 3197. doi: 10.1111/pce.14142
- Gao W., He D., Ji F., Zhang S., Zheng J. Effects of daily light integral and LED spectrum on growth and nutritional quality of hydroponic spinach // *Agronomy.* 2020. Vol. 10. Art. 1082. doi: 10.3390/agronomy10081082
- García-Caparrós P., Sabio F., Barbero F. J., Chica R. M., Lao M. T. Physiological responses of tomato and cucumber seedlings under different light-dark cycles // *Agronomy.* 2020. Vol. 10. Art. 945. doi: 10.3390/agronomy10070945
- Graamans L., Baeza E., van den Dobbelsteen A., Tsafaras I., Stanghellini C. Plant factories versus greenhouses: Comparison of resource use efficiency // *Agric. Syst.* 2018. Vol. 160. P. 31–43. doi: 10.1016/j.agry.2017.11.003
- Hang T., Lu N., Takagaki M., Mao H. Leaf area model based on thermal effectiveness and photosynthetically active radiation in lettuce grown in mini-plant factories under different light cycles // *Sci. Hortic.* 2019. Vol. 252. P. 113–120. doi: 10.1016/j.scienta.2019.03.057
- Harmer S. L., Hogenesch J. B., Straume M., Chang H. S., Han B., Zhu T., Wang X., Kreps J. A., Kay S. A. Orchestrated transcription of key pathways in *Arabidopsis* by the circadian clock // *Science.* 2000. Vol. 290. Art. 2110. doi: 10.1126/science.290.5499.2110
- Hooks T., Sun L., Kong Yu., Masabni J., Niu G. Short-term pre-harvest supplemental lighting with different light emitting diodes improves greenhouse lettuce quality // *Horticulturae.* 2022. Vol. 8, no. 5. P. 435. doi: 10.3390/horticulturae8050435
- Ikkonen E. N., Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Titov A. F. Effect of continuous lighting on mitochondrial respiration in *Solanacea* plants // *Russ. J. Plant Physiol.* 2022. Vol. 69. Art. 114. doi: 10.1134/S1021443722060139
- Ishii M., Ito T., Maruo T., Suzuki K., Matsuo K. Plant growth and physiological characters of lettuce plants grown under artificial light of different irradiating cycles // *Environ. Control Biol.* 1995. Vol. 33. P. 143–149. (In Japan.). doi: 10.2525/ecb1963.33.143
- Kaiser E., Kusuma P., Violet-Chabrand S., Folta K., Liu Y., Poorter H., Woning N., Shrestha S., Ciarreta A., van Brenk J., Karpe M., Ji. Y., David S., Zepeda C., Zhu X.-G., Huntenburg K., Verdonk J. C., Woltering E., Gauthier P. P. G., Courbier S., Taylor G., Marcellis L. F. M. Vertical farming goes dynamic: optimizing resource use efficiency, product quality, and energy costs // *Front. Sci.* 2024. Vol. 2. Art. 1411259. doi: 10.3389/fsci.2024.1411259
- Kang J. H., Sugumaran K., Atulba S. L. S., Jeong B. R., Hwang S. J. Light intensity and photoperiod influence the growth and development of hydroponically

grown leaf lettuce in a closed-type plant factory system // Hort. Environ. Biotechnol. 2013. Vol. 54. P. 501–509. doi: 10.1007/s13580-013-0109-8

Kelly N., Choe D., Meng Q., Runkle E. S. Promotion of lettuce growth under an increasing daily light integral depends on the combination of the photosynthetic photon flux density and photoperiod // Sci. Hortic. 2020. Vol. 272. Art. 109565. doi: 10.1016/j.scienta.2020.109565

Kikuchi Y. Life cycle assessment // Plant Factory / Eds. T. Kozai, G. Niu, M. Takagaki. San Diego, CA, USA: Academic Press, 2016. P. 321–329. doi: 10.1016/B978-0-12-801775-3.00024-X

Kitaya Y., Niu G., Kozai T., Ohashi M. Photosynthetic photon flux, photoperiod, and CO₂ concentration affect growth and morphology of lettuce plug transplants // Hort. Sci. 1998. Vol. 33. P. 988–991. doi: 10.21273/HORTSCI.33.6.988

Koontz H. V., Prince R. P. Effect of 16 and 24 hours daily radiation (light) on lettuce growth // Hort. Sci. 1986. Vol. 21. P. 123–124. doi: 10.21273/HORTSCI.21.1.123

Kozai T. Terms related to PFALs. In Plant Factory Basics, Applications and Advances / Eds. T. Kozai, G. Niu, J. Masabni. San Diego, CA, USA: Academic Press, 2022. P. 11–23. doi: 10.1016/B978-0-323-85152-7.00007-0

Krasensky-Wrzaczek J., Kangasjarvi J. The role of reactive oxygen species in the integration of temperature and light signals // J. Exp. Bot. 2018. Vol. 69. P. 3347. doi: 10.1093/jxb/ery074

Kumar D., Singh H., Bhatt U., Soni V. Effect of continuous light on antioxidant activity, lipid peroxidation, proline and chlorophyll content in *Vigna radiata* L. // Funct. Plant Biol. 2022. Vol. 49, no. 2. P. 145–154. doi: 10.1071/fp21226

Kurata H., Achioku T., Furusaki S. The light/dark cycle operation with an hour-scale period enhances caffeine production by *Coffea arabica*, cells // Enzyme Microb. Technol. 1998. Vol. 23. P. 518–523.

Lanoue J., Little C., Hao X. The power of far-red light at night: photomorphogenic, physiological, and yield response in pepper during dynamic 24 hour lighting // Front. Plant Sci. 2022. Vol. 13. Art. 857616. doi: 10.3389/fpls.2022.857616

Lazzarin M., Meisenburg M., Meijer D., van Ieperen W., Marcelis L. F. M., Kappers I. F., van der Krol A. R., van Loom J. J. A., Dicke M. LEDs make it resilient: effects on plant growth and defense // Trends Plant Sci. 2021. Vol. 26. Art. 496. doi: 10.1016/j.tplants.2020.11.013

Lefsrud M. G., Kopsell D. A., Kopsell D. E., Curran-Celentano J. Irradiance levels affect growth parameters and carotenoid pigments in kale and spinach grown in a controlled environment // Physiol. Plant. 2006. Vol. 127. P. 624–631. doi: 10.1111/j.1399-3054.2006.00692.x

Liu W., Zha L., Zhang Y. Growth and nutrient element content of hydroponic lettuce are modified by LED continuous lighting of different intensities and spectral qualities // Agronomy. 2020. Vol. 10. Art. 1678. doi: 10.3390/agronomy10111678

Mao H., Hang T., Zhang X., Lu N. Both multi-segment light intensity and extended photoperiod lighting strategies, with the same daily light integral, promoted *Lactuca sativa* L. growth and photosynthesis // Agronomy. 2019. Vol. 9. Art. 857. doi: 10.3390/agronomy9120857

Matsuda R., Ozawa N., Fujiwara K. Leaf photosynthesis, plant growth, and carbohydrate accumulation of tomato under different photoperiods and diurnal temperature differences // Sci. Hortic. 2014. Vol. 170. P. 150. doi: 10.1016/j.scienta.2014.03.014

Meng Q., Severin S. N. Continuous light can promote growth of baby greens over diurnal light under a high daily light integral // Environ. Exp. Bot. 2024. Vol. 220. Art. 105695. doi: 10.1016/j.envexpbot.2024.105695

Nitschke S., Cortleven A., Iven T., Feussner I., Havaux M., Riefler M., Schmulling T. Circadian stress regimes affect the circadian clock and cause jasmonic acid-dependent cell death in cytokinin-deficient *Arabidopsis* plants // Plant Cell. 2016. Vol. 28. Art. 1616. doi: 10.1105/tpc.16.00016

Nitschke S., Cortleven A., Schmulling T. Novel stress in plants by altering the photoperiod // Trends Plant Sci. 2017. Vol. 22. Art. 913. doi: 10.1016/j.tplants.2017.09.005

Ohtake N., Ishikura M., Suzuki H. Continuous irradiation with alternating red and blue light enhances plant growth while keeping nutritional quality in lettuce // Hort. Sci. 2018. Vol. 53. Art. 1804. doi: 10.21273/HORTSCI13469-18

Ohyama K., Omura Y., Kozai T. Effects of air temperature regimes on physiological disorders and floral development of tomato seedlings grown under continuous light // Hort. Sci. 2005. Vol. 40. Art. 1304. doi: 10.21273/HORTSCI.40.5.1304

Palmer S., van Iersel M. W. Increasing growth of lettuce and mizuna under sole-source LED lighting using longer photoperiods with the same daily light integral // Agronomy. 2020. Vol. 10. Art. 1659. doi: 10.3390/agronomy10111659

Proietti S., Moscatello S., Riccio F., Downey P., Battistelli A. Continuous lighting promotes plant growth, light conversion efficiency, and nutritional quality of *Eruca vesicaria* (L.) Cav. in controlled environment with minor effects due to light quality // Front. Plant Sci. 2021. Vol. 12. Art. 730119. doi: 10.3389/fpls.2021.730119

Rengasamy N., Othman R. Y., Che H. S., Hari-krishna J. A. Artificial lighting photoperiod manipulation approach to improve productivity and energy use efficacies of plant factory cultivated *Stevia rebaudiana* // Agronomy. 2022. Vol. 12. Art. 1787. doi: 10.3390/agronomy12081787

Roeber V. M., Bajaj I., Rohde M., Schmulling T., Cortleven A. Light acts as a stressor and influences abiotic and biotic stress responses in plants // Plant Cell Environ. 2021. Vol. 44. Art. 645. doi: 10.1111/pce.13948

Roeber V. M., Schmulling T., Cortleven A. The photoperiod: handling and causing stress in plants // Front. Plant Sci. 2022. Vol. 12. Art. 781988. doi: 10.3389/fpls.2021.781988

Rubaeva A. A., Sherudilo E. G., Shibaeva T. G. LED continuous lighting reduces nitrate content in *Brassicaceae* microgreens // E3S Web of Conferences. 2023. Vol. 411. Art. 01068. doi: 10.1051/e3sconf/202341101068

Rubaeva A. A., Sherudilo E. G., Ikkonen E. N., Titov A. F., Shibaeva T. G. Effect of pre-harvest continuous lighting on yield, nutritional quality and energy efficiency in indoor production of pea shoots // AIP

Conference Proceedings. 2024. Vol. 3184, no. 1. P. 20046. doi: 10.1063/5.0212331

Ruban A. V., Johnson M. P., Duffy C. D. P. The photoprotective molecular switch in the photosystem II antenna // Biochim. Biophys. Acta (BBA) – Bioenerg. 2012. Vol. 1817. P. 167–181. doi: 10.1016/j.bbabi.2011.04.007

Samuoliene G., Brazaityte A., Jankauskiene J., Virsile A., Sirtautas R., Novickovas A., Sakalauskiene S., Sakalauskaite J., Duchovskis P. LED irradiance level affects growth and nutritional quality of *Brassica* microgreen // Cent. Eur. J. Biol. 2013. Vol. 8. P. 1241–1249. doi: 10.2478/s11535-013-0246-1

Schaffer R., Landgraf J., Accerbi M., Simon V., Larson M., Wisman E. Microarray analysis of diurnal and circadian-regulated genes in *Arabidopsis* // Plant Cell. 2001. Vol. 13. P. 113–123. doi: 10.1105/tpc.13.1.113

Shafiq I., Hussain S., Raza M. A., Iqbal N., Asghar M. A., Raza A., Fan Y.-F., Mumtaz M., Shoaib M., Ansar M., Manaf A., Yang W., Yang F. Crop photosynthetic response to light quality and light intensity // J. Integr. Agric. 2021. Vol. 20. P. 4–23. doi: 10.1016/S2095-3119(20)63227-0

Shen W., Zhang W., Li J., Huang Z., Tao Yu., Hong J., Zhang L., Zhou Ya. Pre-harvest short-term continuous LED lighting improves the nutritional quality and flavor of hydroponic purple-leaf lettuce // Sci. Hort. 2024. Vol. 334. Art. 113304. doi: 10.1016/j.scienta.2024.113304

Shibaeva T. G., Mamaev A. V., Sherudilo E. G., Titov A. F. The role of the photosynthetic daily light integral in plant response to extended photoperiods // Russ. J. Plant Physiol. 2022a. Vol. 69. Art. 7. doi: 10.1134/S1021443722010216

Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Rubaeva A. A., Titov A. F. Continuous lighting enhances yield and nutritional value of four genotypes of *Brassicaceae* microgreens // Plants. 2022b. Vol. 11. Art. 176. doi: 10.3390/plants11020176

Shibaeva T. G., Mamaev A. V., Titov A. F. Possible physiological mechanisms of leaf photodamage in plants grown under continuous lighting // Russ. J. Plant Physiol. 2023a. Vol. 70. Art. 15. doi: 10.1134/S1021443722602646

Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Rubaeva A. A., Levkin I. A., Titov A. F. Effects of abnormal light-dark cycles on pigments of *Brassicaceae* and *Solanaceae* plants // Russ. J. Plant Physiol. 2023b. Vol. 70. Art. 168. doi: 10.1134/S1021443723700310

Shibaeva T. G., Rubaeva A. A., Sherudilo E. G., Titov A. F. Continuous lighting increases yield and nutritional value and decreases nitrate content in *Brassicaceae* microgreens // Russ. J. Plant Physiol. 2023b. Vol. 70. Art. 118. doi: 10.1134/S1021443723601337

Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Rubaeva A. A., Shmakova N. Y., Titov A. F. Response of native and non-native subarctic plant species to continuous illumination by natural and artificial light // Plants. 2024a. Vol. 13. Art. 2742. doi: 10.3390/plants13192742

Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Ikkonen E. N., Rubaeva A. A., Levkin I. A., Titov A. F. Effects of extended light/dark cycles on *Solanaceae* plants // Plants. 2024b. Vol. 13. Art. 244. doi: 10.3390/plants13020244

Shibaeva T. G., Mamaev A. V., Sherudilo E. G., Ikkonen E. N., Titov A. F. Responses of tomato and

eggplant to abnormal light/dark cycles and continuous lighting // Russ. J. Plant Physiol. 2024b. Vol. 71. Art. 12. doi: 10.1134/S1021443723602951

Shibaeva T., Rubaeva A., Sherudilo E., Ikkonen E., Titov A. The effect of shortened light/dark cycles on growth, yield and nutritional value of pea shoots // Lecture Notes in Networks and Systems. 2024r. Vol. 1130. P. 122–130. doi: 10.1007/978-3-031-70673-8_14

Shibaeva T. G., Titov A. F. Photoperiod stress in plants: A new look at plant response to abnormal light-dark cycles // Russ. J. Plant Physiol. 2025. Vol. 72, no. 4. Art. 120. doi: 10.1134/S102144372560165X

Shibaeva T. G., Rubaeva A. A., Sherudilo E. G., Titov A. F. Changing the photoperiod at the end of the production cycle allows to increase the productivity and nutritional value of rapini microgreens // Russ. J. Plant Physiol. 2025. Vol. 72, no. 3. Art. 68. doi: 10.1134/S1021443724609686

Shimizu S., Yamauchi Y., Ishikawa A. Photoperiod following inoculation of *Arabidopsis* with *Pyriculariaoryzae* (syn. *Magnaportheoryzae*) influences on the plant-pathogen interaction // Int. J. Mol. Sci. 2021. Vol. 22. Art. 5004. doi: 10.3390/ijms22095004

Silva L. M., Cruz L. P., Pacheco V. S., Machado E. C., Purquerio L. F. V., Ribeiro R. V. Energetic efficiency of biomass production is affected by photoperiod in indoor lettuce cultivation // Theor. Exp. Plant Physiol. 2022. Vol. 34. P. 265–276. doi: 10.1007/s40626-022-00246-0

Sysoeva M. I., Markovskaya E. F., Shibaeva T. G. Plant under continuous light: a review // Plant Stress. 2010. Vol. 4, no. 1. P. 5–17.

Tsuruyama J., Shibuya T. Growth and flowering responses of seed-propagated strawberry seedlings to different photoperiods in controlled environment chambers // Hort. Technol. 2018. Vol. 28. P. 453–458. doi: 10.21273/HORTTECH04061-18

Velez-Ramirez A. I., van Ieperen W., Vreugdenhil D., Millenaar F. F. Plants under continuous light // Trends Plant Sci. 2011. Vol. 16. P. 310–318. doi: 10.1016/j.tplants.2011.02.003

Velez-Ramirez A. I., Heuvelink E., van Ieperen W., Vreugdenhil D., Millenaar F. Continuous light as a way to increase greenhouse tomato production: Expected challenges // ISHS Acta Hort. 2012. Vol. 956. P. 51–57. doi: 10.17660/ActaHortic.2012.956.3

Velez-Ramirez A. I., Dünner-Planella G., Vreugdenhil D., Millenaar F. F., van Ieperen W. On the induction of injury in tomato under continuous light: circadian asynchrony as the main triggering factor // Funct. Plant Biol. 2017. Vol. 6. P. 597–611. doi: 10.1071/FP16285

Warner R., Wu B.-S., MacPherson S., Lefsrud M. How the distribution of photon delivery impacts crops in indoor plant environments: A review // Sustainability. 2023. Vol. 15. Art. 4645. doi: 10.3390/su15054645

Watson A., Ghosh S., Williams M. J., Cuddy W. S., Simmonds J., Rey M. D., Asyraf Md Hatta M., Hinchliffe A., Steed A., Reynolds D., Adamski N. M., Breakspear A., Korolev A., Rayner T., Dixon L. E., Riaz A., Martin W., Ryan M., Edwards D., Hickey L. T. Speed breeding is a powerful tool to accelerate crop research and breeding // Nature Plants. 2018. Vol. 4, no. 1. P. 23–29. doi: 10.1038/s41477-017-0083-8

Weaver G., van Iersel M. W. Longer photoperiods with adaptive lighting control can improve growth of greenhouse-grown 'Little Gem' lettuce (*Lactuca sativa*) // Hort. Science. 2020. Vol. 55. P. 573–580. doi: 10.21273/HORTSCI14721-19

Xu W., Lu N., Kikuchi M., Takagaki M. Continuous lighting and high daily light integral enhance yield and quality of mass-produced nasturtium (*Tropaeolum majus* L.) in plant factories // Plants. 2021. Vol. 10. Art. 1203. doi: 10.3390/plants10061203

Yan Z., Wang L., Dai J., Liu Y., Lin D., Yang Y. Morphological and physiological responses of cucumber seedlings to different combinations of light intensity and photoperiod with the same daily light integral // Hort. Science. 2021. Vol. 56. P. 1430–1438. doi: 10.21273/HORTSCI16153-21

Yang Y.-X., Wang M.-M., Yin Y.-L., Onac E., Zhou G.-F., Peng S., Xia X.-J., Shi K., Yu J.-Q., Zhou Y.-H. RNA-seq analysis reveals the role of red light in resistance against *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 in tomato plants // BMC Genomics. 2015. Vol. 16. Art. 120. doi: 10.1186/s12864-015-1228-7

Yang X., Gil M. I., Yang Q., Tomas-Barberan F. A. Bioactive compounds in lettuce: Highlighting the benefits to human health and impacts of preharvest and postharvest practices // Compr. Rev. Food Sci. Food Saf. 2022. Vol. 21, no. 1. P. 4–45. doi: 10.1111/1541-4337.12877

Yao Y., Zhang P., Wang H. B., Lu Z. Y., Liu C. J., Liu H., Yan G. J. How to advance up to seven generations of canola (*Brassica napus* L.) per annum for the production of pure line populations? // Euphytica. 2016. Vol. 209. P. 113–119. doi: 10.1007/s10681-016-1643-0

Zhang X., He D., Niu G., Yan Z., Song J. Effects of environment lighting on the growth, photosynthesis, and quality of hydroponic lettuce in a plant factory // Int. J. Agric. Biol. Eng. 2018. Vol. 11. P. 33–40. doi: 10.25165/j.ijabe.20181102.3420

Zhang Yu., Zha L., Liu W., Zhou Ch., Shao M., Yang, Q. LED light quality of continuous light before harvest affects growth and AsA metabolism of hydroponic lettuce grown under increasing doses of nitrogen // Plants. 2021. Vol. 10, no. 1. P. 176. doi: 10.3390/plants10010176

Zhao X., Peng J., Zhang L., Yang X., Qiu Yu., Cai Ch., Hu J., Huang T., Liang Yi., Li Z., Tian M., Liu F., Wang Zh. Optimizing the quality of horticultural crop: Insights into pre-harvest practices in controlled environment agriculture // Front. Plant Sci. 2024. Vol. 15. Art. 1427471. doi: 10.3389/fpls.2024.1427471

Zhen S., van Iersel M., Bugbee B. Why far-red photons should be included in the definition of photosynthetic photons and the measurement of horticultural fixture efficacy // Front. Plant Sci. 2021. Vol. 12. Art. 693445. doi: 10.3389/fpls.2021.693445

Zheng Z., Wang H. B., Chen G. D., Yan G. J., Liu C. J. A procedure allowing up to eight generations of wheat and nine generations of barley per annum // Euphytica. 2013. Vol. 191. P. 311–316. doi: 10.1007/s10681-013-0909-z

Zhou W., Wenke L., Qichang Y. Reducing nitrate content in lettuce by pre-harvest continuous light delivered by red and blue light-emitting diodes // J. Plant Nutr. 2013. Vol. 36. P. 481–490. doi: 10.1080/01904167.2012.748069

Zhou J., Wang J. Z., Hang T., Li P. P. Photosynthetic characteristics and growth performance of lettuce (*Lactuca sativa* L.) under different light/dark cycles in mini plant factories // Photosynthetica. 2020. Vol. 58. P. 740–747. doi: 10.32615/ps.2020.013

References

Abuelsoud W., Cortleven A., Schmülling T. Photo-period stress induces an oxidative burst-like response and is associated with increased apoplastic peroxidase and decreased catalase activities. *J. Plant Physiol.* 2020;253:153252. doi: 10.1016/j.jplph.2020.153252

Agathokleous E., Calabrese E. J., Fotopoulos V. Low-dose stress promotes sustainable food production. *NPJ Sustain. Agric.* 2024;2:19. doi: 10.1038/s44264-024-00026-0

Ahmed H. A., Yu-Xin T., Qi-Chang Y. Optimal control of environmental conditions affecting lettuce plant growth in a controlled environment with artificial lighting: A review. *S. Afr. J. Bot.* 2020;130:75–89. doi: 10.1016/j.sajb.2019.12.018

Albright L., Both A. J., Chiu A. J. Controlling greenhouse light to a consistent daily integral. *Trans. ASAE.* 2000;43:421–431. doi: 10.13031/2013.2721

Appoloni E., Pennisi G., Paucek I., Cellini A., Crepaldi A., Spinelli F., Gianquinto G., Gabarrell X., Orsini F. Potential application of pre-harvest LED interlighting to improve tomato quality and storability. *Postharvest Biol. Technol.* 2023;195:112113. doi: 10.1016/j.postharvbio.2022.112113

Avgoustaki D. D., Xydis G. Energy cost reduction by shifting electricity demand in indoor vertical farms with artificial lighting. *Biosystems Engineering.* 2021;211: 219–229. doi: 10.1016/j.biosystemseng.2021.09.006

Bian Z.-H., Cheng R.-F., Yang Q.-C., Wang J., Lu C. Continuous light from red, blue, and green light-emitting diodes reduces nitrate content and enhances phytochemical concentrations and antioxidant capacity in lettuce. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 2016;141(2):186–195. doi: 10.21273/JASHS.141.2.186

Bian Z., Cheng R., Wang Yu., Yang Q., Lu C. Effect of green light on nitrate reduction and edible quality of hydroponically grown lettuce (*Lactuca sativa* L.) under short-term continuous light from red and blue light-emitting diodes. *Environ. Exp. Bot.* 2018;153:63–71. doi: 10.1016/j.envexpbot.2018.05.010

Bowsher C. G., Long D. M., Oaks A., Rothstein S. J. Effect of light/dark cycles on expression of nitrate assimilatory genes in maizeshoots and roots. *Plant Physiol.* 1991;95:281–285.

Bugbee B., Koerner G., Albrechtsen R., Dewey W., Clawson S. Registration of cultivars: registration of 'USU-Apogee' wheat. *Crop Sci.* 1997;37(2):626. doi: 10.2135/cropsci1997.0011183x003700020053x

Cagnola J. I., Cerdan P. D., Pacin M., Andrade A., Rodriguez V., Zurbriggen M. D., Legris M., Buchovsky S., Carrillo N., Chory J., Blázquez M. A., Alabadi D., Casal J. J. Long-day photoperiod enhances jasmonic acid-related plant defense. *Plant Physiol.* 2018;178:163–173. doi: 10.1104/pp.18.00443

Chang A. C., Yang T. Y., Riskowskic G. L. Ascorbic acid, nitrate, and nitrite concentration relationship

to the 24 hour light/dark cycle for spinach grown in different condition. *Food Chem.* 2013;138:382–388. doi: 10.1016/j.foodchem.2012.10.036

Chen X., Li Y., Wang L., Yang Q., Guo W. Responses of butter leaf lettuce to mixed red and blue light with extended light/dark cycle period. *Sci. Rep.* 2022;12:6924. doi: 10.1038/s41598-022-10681-3

Chen X. L., Yang Q. C. Effects of intermittent light exposure with red and blue light emitting diodes on growth and carbohydrate accumulation of lettuce. *Sci. Hortic.* 2018;234:220–226. doi: 10.1016/j.scienta.2018.02.055

Chi S.-H. Effect of photoperiod shortening on the nutrient uptake and carbon metabolism of tomato and hot pepper seedlings grown hydroponically. *J. Bio-Environ. Control.* 2003;12:121–126.

Cortleven A., Roeber V. M., Frank M., Bertels J., Lortzing V., Beemster G., Schmölling T. Photoperiod stress in *Arabidopsis thaliana* induces a transcriptional response resembling that of pathogen infection. *Front. Plant Sci.* 2022;13:838284. doi: 10.3389/fpls.2022.838284

Covington M. F., Maloof J. N., Straume M., Kay S. A., Harmer S. L. Global transcriptome analysis reveals circadian regulation of key pathways in plant growth and development. *Genome Bio.* 2008;9:R130. doi: 10.1186/gb-2008-9-8-r130

Dou H., Niu G. Plant responses to light. *Plant Factory: An Indoor Vertical Farming System for Efficient Quality Food Production.* Amsterdam: Elsevier; 2020. P. 153–166. doi: 10.1016/B978-0-12-816691-8.00009-1

Duarte-Sierra A., Tiznado-Hernández M.-E., Jha D. K. Postharvest hormesis in produce. *Curr. Opin. Environ. Sci. Heal.* 2022;29:100376. doi: 10.1016/j.coesh.2022.100376

Elkins C., van Iersel M. W. Longer photoperiods with the same daily light integral improve growth of rudbeckia seedlings in a greenhouse. *Hort. Science.* 2020;55:1676–1682. doi: 10.21273/HORTSCI15200-20

Erofeeva E. A., Gelashvili D. B., Rozenberg G. S. The modern concept of hormesis: a review of the problem and its significance for ecology. *Uspekhi sovremennoi biologii = Advances in Modern Biology.* 2023;143(6): 553–564. (In Russ.). doi: 10.31857/S0042132423060030

Evans J. R., Poorter H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: The relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant Cell Environ.* 2001;24:755–767. doi: 10.1046/j.1365-3040.2001.00724.x

Evrard A., Ndatimana T., Eulgem T. FORCA, a promoter element that responds to crosstalk between defense and light signaling. *BMC Plant Biol.* 2009;9:2. doi: 10.1186/1471-2229-9-2

Fan X.-X., Xue F., Song B., Chen L.-Z., Xu G., Xu H. Effects of blue and red light on growth and metabolism in pakchoi. *Open Chem.* 2019;17(1):456–464. doi: 10.1515/chem-2019-0038

Frank M., Cortleven A., Novak O., Schmölling T. Root-derived trans-zeatin cytokinin protects *Arabidopsis* plants against photoperiod stress. *Plant Cell Environ.* 2020;43:2637. doi: 10.1111/pce.13860

Galle A., Czekus Z., Toth L., Galgoczy L., Poor P. Pest and disease management by red light. *Plant Cell Environ.* 2021;44:3197. doi: 10.1111/pce.14142

Gao W., He D., Ji F., Zhang S., Zheng J. Effects of daily light integral and LED spectrum on growth and nutritional quality of hydroponic spinach. *Agronomy.* 2020;10:1082. doi: 10.3390/agronomy10081082

García-Caparrós P., Sabio F., Barbero F. J., Chica R. M., Lao M. T. Physiological responses of tomato and cucumber seedlings under different light-dark cycles. *Agronomy.* 2020;10:945. doi: 10.3390/agronomy10070945

Graamans L., Baeza E., van den Dobbelaer A., Tsafaras I., Stanghellini C. Plant factories versus greenhouses: Comparison of resource use efficiency. *Agric. Syst.* 2018;160:31–43. doi: 10.1016/j.agry.2017.11.003

Hang T., Lu N., Takagaki M., Mao H. Leaf area model based on thermal effectiveness and photosynthetically active radiation in lettuce grown in mini-plant factories under different light cycles. *Sci. Hortic.* 2019;252: 113–120. doi: 10.1016/j.scienta.2019.03.057

Harmer S. L., Hogenesch J. B., Straume M., Chang H. S., Han B., Zhu T., Wang X., Kreps J. A., Kay S. A. Orchestrated transcription of key pathways in *Arabidopsis* by the circadian clock. *Science.* 2000;290: 2110–2113. doi: 10.1126/science.290.5499.2110

Hooks T., Sun L., Kong Yu., Masabni J., Niu G. Short-term pre-harvest supplemental lighting with different light emitting diodes improves greenhouse lettuce quality. *Horticulturae.* 2022;5:435. doi: 10.3390/horticulturae80504375

Ikkonen E. N., Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Titov A. F. Effect of continuous lighting on mitochondrial respiration in *Solanacea* plants. *Russ. J. Plant Physiol.* 2022;69:114. doi: 10.1134/S1021443722060139

Ishii M., Ito T., Maruo T., Suzuki K., Matsuo K. Plant growth and physiological characters of lettuce plants grown under artificial light of different irradiating cycles. *Environ. Control Biol.* 1995;33:143–149. (In Japan.). doi: 10.2525/ecb1963.33.143

Kaiser E., Kusuma P., Viale-Chabrand S., Folta K., Liu Y., Poorter H., Woning N., Shrestha S., Ciarreta A., van Brenk J., Karpe M., Ji. Y., David S., Zepeda C., Zhu X.-G., Huntenburg K., Verdonk J. C., Woltering E., Gauthier P. P. G., Courbier S., Taylor G., Marcelis L. F. M. Vertical farming goes dynamic: optimizing resource use efficiency, product quality, and energy costs. *Front. Sci.* 2024;2:1411259. doi: 10.3389/fsci.2024.1411259

Kang J. H., Sugumaran K., Atulba S. L. S., Jeong B. R., Hwang S. J. Light intensity and photoperiod influence the growth and development of hydroponically grown leaf lettuce in a closed-type plant factory system. *Hortic. Environ. Biotechnol.* 2013;54:501–509. doi: 10.1007/s13580-013-0109-8

Kelly N., Choe D., Meng Q., Runkle E. S. Promotion of lettuce growth under an increasing daily light integral depends on the combination of the photosynthetic photon flux density and photoperiod. *Sci. Hortic.* 2020;272:109565. doi: 10.1016/j.scienta.2020.109565

Kikuchi Y. Life cycle assessment. *Plant Factory.* San Diego, CA, USA: Academic Press; 2016. P. 321–329. doi: 10.1016/B978-0-12-801775-3.00024-X

Kitaya Y., Niu G., Kozai T., Ohashi M. Photosynthetic photon flux, photoperiod, and CO₂ concentration affect growth and morphology of lettuce plug

transplants. *Hort. Sci.* 1998;33:988–991. doi: 10.21273/HORTSCI.33.6.988

Koontz H. V., Prince R. P. Effect of 16 and 24 hours daily radiation (light) on lettuce growth. *Hort. Sci.* 1986;21:123–124. doi: 10.21273/HORTSCI.21.1.123

Kozai T. Terms related to PFALs. *Plant Factory Basics, Applications and Advances*. San Diego, CA, USA: Academic Press; 2022. P. 11–23. doi: 10.1016/B978-0-323-85152-7.00007-0

Krasensky-Wrzaczek J., Kangasjarvi J. The role of reactive oxygen species in the integration of temperature and light signals. *J. Exp. Bot.* 2018;69:3347. doi: 10.1093/jxb/ery074

Kumar D., Singh H., Bhatt U., Soni V. Effect of continuous light on antioxidant activity, lipid peroxidation, proline and chlorophyll content in *Vigna radiata* L. *Funct. Plant Biol.* 2022;49(2):145–154. doi: 10.1071/fp21226

Kurata H., Achioku T., Furusaki S. The light/dark cycle operation with an hour-scale period enhances caffeine production by *Coffea arabica*, cells. *Enzyme Microb. Technol.* 1998;23:518–523.

Lanoue J., Little C., Hao X. The power of far-red light at night: photomorphogenic, physiological, and yield response in pepper during dynamic 24 hour lighting. *Front. Plant Sci.* 2022;13:857616. doi: 10.3389/fpls.2022.857616

Lazzarin M., Meisenburg M., Meijer D., van Ieperen W., Marcelis L. F. M., Kappers I. F., van der Krol A. R., van Loom J. J. A., Dicke M. LEDs make it resilient: effects on plant growth and defense. *Trends Plant Sci.* 2021;26:496. doi: 10.1016/j.tplants.2020.11.013

Lefsrud M. G., Kopsell D. A., Kopsell D. E., Curran-Celentano J. Irradiance levels affect growth parameters and carotenoid pigments in kale and spinach grown in a controlled environment. *Physiol. Plant.* 2006;127:624–631. doi: 10.1111/j.1399-3054.2006.00692.x

Liu W., Zha L., Zhang Y. Growth and nutrient element content of hydroponic lettuce are modified by LED continuous lighting of different intensities and spectral qualities. *Agronomy.* 2020;10:1678. doi: 10.3390/agronomy10111678

Mao H., Hang T., Zhang X., Lu N. Both multi-segment light intensity and extended photoperiod lighting strategies, with the same daily light integral, promoted *Lactuca sativa* L. growth and photosynthesis. *Agronomy.* 2019;9:857. doi: 10.3390/agronomy9120857

Matsuda R., Ozawa N., Fujiwara K. Leaf photosynthesis, plant growth, and carbohydrate accumulation of tomato under different photoperiods and diurnal temperature differences. *Sci. Hortic.* 2014;170:150–158. doi: 10.1016/j.scienta.2014.03.014

Meng Q., Severin S. N. Continuous light can promote growth of baby greens over diurnal light under a high daily light integral. *Environ. Exp. Bot.* 2024;220:105695. doi: 10.1016/j.envexpbot.2024.105695

Nitschke S., Cortleven A., Iven T., Feussner I., Havaux M., Riefler M., Schmulling T. Circadian stress regimes affect the circadian clock and cause jasmonic acid-dependent cell death in cytokinin-deficient *Arabidopsis* plants. *Plant Cell.* 2016;28:1616. doi: 10.1105/tpc.16.00016

Nitschke S., Cortleven A., Schmulling T. Novel stress in plants by altering the photoperiod. *Trends Plant Sci.* 2017;22:913. doi: 10.1016/j.tplants.2017.09.005

Ohtake N., Ishikura M., Suzuki H. Continuous irradiation with alternating red and blue light enhances plant growth while keeping nutritional quality in lettuce. *Hort. Sci.* 2018;53:1804. doi: 10.21273/HORTSCI13469-18

Ohyama K., Omura Y., Kozai T. Effects of air temperature regimes on physiological disorders and floral development of tomato seedlings grown under continuous light. *Hort. Sci.* 2005;40:1304. doi: 10.21273/HORTSCI.40.5.1304

Palmer S., van Iersel M. W. Increasing growth of lettuce and mizuna under sole-source LED lighting using longer photoperiods with the same daily light integral. *Agronomy.* 2020;10:1659. doi: 10.3390/agronomy10111659

Proietti S., Moscatello S., Riccio F., Downey P., Battistelli A. Continuous lighting promotes plant growth, light conversion efficiency, and nutritional quality of *Eruca vesicaria* (L.) Cav. in controlled environment with minor effects due to light quality. *Front. Plant Sci.* 2021;12:730119. doi: 10.3389/fpls.2021.730119

Rengasamy N., Othman R. Y., Che H. S., Hari-krishna J. A. Artificial lighting photoperiod manipulation approach to improve productivity and energy use efficiencies of plant factory cultivated *Stevia rebaudiana*. *Agronomy.* 2022;12:1787. doi: 10.3390/agronomy12081787

Roeber V. M., Bajaj I., Rohde M., Schmulling T., Cortleven A. Light acts as a stressor and influences abiotic and biotic stress responses in plants. *Plant Cell Environ.* 2021;44:645. doi: 10.1111/pce.13948

Roeber V. M., Schmulling T., Cortleven A. The photoperiod: handling and causing stress in plants. *Front. Plant Sci.* 2022;12:781988. doi: 10.3389/fpls.2021.781988

Rubaeva A. A., Sherudilo E. G., Shibaeva T. G. LED continuous lighting reduces nitrate content in *Brassicaceae* microgreens. *E3S Web of Conferences.* 2023;411:01068. doi: 10.1051/e3sconf/202341101068

Rubaeva A. A., Sherudilo E. G., Ikkonen E. N., Titov A. F., Shibaeva T. G. Effect of pre-harvest continuous lighting on yield, nutritional quality and energy efficiency in indoor production of pea shoots. *AIP Conference Proceedings.* 2024;3184(1):20046. doi: 10.1063/5.0212331

Ruban A. V., Johnson M. P., Duffy C. D. P. The photoprotective molecular switch in the photosystem II antenna. *Biochim. Biophys. Acta (BBA) – Bioenerg.* 2012;1817:167–181. doi: 10.1016/j.bbabi.2011.04.007

Samuoliene G., Brazaityte A., Jankauskiene J., Virsile A., Sirtautas R., Novickovas A., Sakalauskiene S., Sakalauskaite J., Duchovskis P. LED irradiance level affects growth and nutritional quality of *Brassica* microgreen. *Cent. Eur. J. Biol.* 2013;8:1241–1249. doi: 10.2478/s11535-013-0246-1

Schaffer R., Landgraf J., Accerbi M., Simon V., Larson M., Wisman E. Microarray analysis of diurnal and circadian-regulated genes in *Arabidopsis*. *Plant Cell.* 2001;13:113–123. doi: 10.1105/tpc.13.1.113

Shafiq I., Hussain S., Raza M. A., Iqbal N., Asghar M. A., Raza A., Fan Y.-F., Mumtaz M., Shoab M., Ansar M., Manaf A., Yang W., Yang F. Crop photosynthetic response to light quality and light intensity.

- J. Integr. Agric.* 2021;20:4–23. doi: 10.1016/S2095-3119(20)63227-0
- Shen W., Zhang W., Li J., Huang Z., Tao Yu., Hong J., Zhang L., Zhou Ya. Pre-harvest short-term continuous LED lighting improves the nutritional quality and flavor of hydroponic purple-leaf lettuce. *Sci. Hortic.* 2024;334:113304. doi: 10.1016/j.scienta.2024.113304
- Shibaeva T. G., Mamaev A. V., Sherudilo E. G., Titov A. F. The role of the photosynthetic daily light integral in plant response to extended photoperiods. *Russ. J. Plant Physiol.* 2022a;69:7. doi: 10.1134/S1021443722010216
- Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Rubaeva A. A., Titov A. F. Continuous lighting enhances yield and nutritional value of four genotypes of *Brassicaceae* microgreens. *Plants.* 2022;11:176. doi: 10.3390/plants11020176
- Shibaeva T. G., Mamaev A. V., Titov A. F. Possible physiological mechanisms of leaf photodamage in plants grown under continuous lighting. *Russ. J. Plant Physiol.* 2023;70:15. doi: 10.1134/S1021443722602646
- Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Rubaeva A. A., Levkin I. A., Titov A. F. Effects of abnormal light-dark cycles on pigments of *Brassicaceae* and *Solanaceae* plants. *Russ. J. Plant Physiol.* 2023;70:168. doi: 10.1134/S1021443723700310
- Shibaeva T. G., Rubaeva A. A., Sherudilo E. G., Titov A. F. Continuous lighting increases yield and nutritional value and decreases nitrate content in *Brassicaceae* microgreens. *Russ. J. Plant Physiol.* 2023;70:118. doi: 10.1134/S1021443723601337
- Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Rubaeva A. A., Shmakova N. Y., Titov A. F. Response of native and non-native subarctic plant species to continuous illumination by natural and artificial light. *Plants.* 2024;13:2742. doi: 10.3390/plants13192742
- Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Ikkonen E. N., Rubaeva A. A., Levkin I. A., Titov A. F. Effects of extended light/dark cycles on *Solanaceae* plants. *Plants.* 2024;13:244. doi: 10.3390/plants13020244
- Shibaeva T. G., Mamaev A. V., Sherudilo E. G., Ikkonen E. N., Titov A. F. Responses of tomato and eggplant to abnormal light/dark cycles and continuous lighting. *Russ. J. Plant Physiol.* 2024;71:12. doi: 10.1134/S1021443723602951
- Shibaeva T., Rubaeva A., Sherudilo E., Ikkonen E., Titov A. The effect of shortened light/dark cycles on growth, yield and nutritional value of pea shoots. *Lecture Notes in Networks and Systems.* 2024;1130. doi: 10.1007/978-3-031-70673-8_14
- Shibaeva T. G., Titov A. F. Photoperiod stress in plants: A new look at plant response to abnormal light-dark cycles. *Russ. J. Plant Physiol.* 2025;72:120. doi: 10.1134/S102144372560165X.
- Shibaeva T. G., Rubaeva A. A., Sherudilo E. G., Titov A. F. Changing the photoperiod at the end of the production cycle allows to increase the productivity and nutritional value of Rapini microgreens. *Russ. J. Plant Physiol.* 2025;72(3):68. doi: 10.1134/S1021443724609686.
- Shimizu S., Yamauchi Y., Ishikawa A. Photoperiod following inoculation of *Arabidopsis* with *Pyculariaoryzae* (syn. *Magnaportheoryzae*) influences on the plant-pathogen interaction. *Int. J. Mol. Sci.* 2021;22:5004. doi: 10.3390/ijms22095004
- Silva L. M., Cruz L. P., Pacheco V. S., Machado E. C., Purquerio L. F. V., Ribeiro R. V. Energetic efficiency of biomass production is affected by photoperiod in indoor lettuce cultivation. *Theor. Exp. Plant Physiol.* 2022;34:265–276. doi: 10.1007/s40626-022-00246-0
- Sysoeva M. I., Markovskaya E. F., Shibaeva T. G. Plant under continuous light: a review. *Plant Stress.* 2010;4(1):5–17.
- Tsuruyama J., Shibuya T. Growth and flowering responses of seed-propagated strawberry seedlings to different photoperiods in controlled environment chambers. *Hort Technology.* 2018;28:453–458. doi: 10.21273/HORTECH04061-18
- Velez-Ramirez A. I., van Ieperen W., Vreugdenhil D., Millenaar F. F. Plants under continuous light. *Trends Plant Sci.* 2011;16:310–318. doi: 10.1016/j.tplants.2011.02.003
- Velez-Ramirez A. I., Heuvelink E., van Ieperen W., Vreugdenhil D., Millenaar F. Continuous light as a way to increase greenhouse tomato production: Expected challenges. *ISHS Acta Hortic.* 2012;956:51–57. doi: 10.17660/ActaHortic.2012.956.3
- Velez-Ramirez A. I., Dünner-Planella G., Vreugdenhil D., Millenaar F. F., van Ieperen W. On the induction of injury in tomato under continuous light: circadian asynchrony as the main triggering factor. *Funct. Plant Biol.* 2017;6:597–611. doi: 10.1071/FP16285
- Warner R., Wu B.-S., MacPherson S., Lefsrud M. How the distribution of photon delivery impacts crops in indoor plant environments: A review. *Sustainability.* 2023;15:4645. doi: 10.3390/su15054645
- Watson A., Ghosh S., Williams M. J., Cuddy W. S., Simmonds J., Rey M. D., Asyraf Md Hatta M., Hinchliffe A., Steed A., Reynolds D., Adamski N. M., Breakspear A., Korolev A., Rayner T., Dixon L. E., Riaz A., Martin W., Ryan M., Edwards D., Hickey L. T. Speed breeding is a powerful tool to accelerate crop research and breeding. *Nature Plants.* 2018;4(1):23–29. doi: 10.1038/s41477-017-0083-8
- Weaver G., van Iersel M. W. Longer photoperiods with adaptive lighting control can improve growth of greenhouse-grown ‘Little Gem’ lettuce (*Lactuca sativa*). *Hort. Science.* 2020;55:573–580. doi: 10.21273/HORTSCI14721-19
- Xu W., Lu N., Kikuchi M., Takagaki M. Continuous lighting and high daily light integral enhance yield and quality of mass-produced nasturtium (*Tropaeolum majus* L.) in plant factories. *Plants.* 2021;10:1203. doi: 10.3390/plants10061203
- Yan Z., Wang L., Dai J., Liu Y., Lin D., Yang Y. Morphological and physiological responses of cucumber seedlings to different combinations of light intensity and photoperiod with the same daily light integral. *Hort. Science.* 2021;56:1430–1438. doi: 10.21273/HORTSCI16153-21
- Yang Y.-X., Wang M.-M., Yin Y.-L., Onac E., Zhou G.-F., Peng S., Xia X.-J., Shi K., Yu J.-Q., Zhou Y.-H. RNA-seq analysis reveals the role of red light in resistance against *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 in tomato plants. *BMC Genomics.* 2015;16:120. doi: 10.1186/s12864-015-1228-7
- Yang X., Gil M. I., Yang Q., Tomas-Barberan F. A. Bioactive compounds in lettuce: Highlighting the benefits

to human health and impacts of preharvest and post-harvest practices. *Compr. Rev. Food Sci. Food Saf.* 2022;21(1):4–45. doi: 10.1111/1541-4337.12877

Yao Y., Zhang P., Wang H. B., Lu Z. Y., Liu C. J., Liu H., Yan G. J. How to advance up to seven generations of canola (*Brassica napus* L.) per annum for the production of pure line populations? *Euphytica*. 2016;209: 113–119. doi: 10.1007/s10681-016-1643-0

Zhang X., He D., Niu G., Yan Z., Song J. Effects of environment lighting on the growth, photosynthesis, and quality of hydroponic lettuce in a plant factory. *Int. J. Agric. Biol. Eng.* 2018;11:33–40. doi: 10.25165/ijabe.20181102.3420

Zhang Yu., Zha L., Liu W., Zhou Ch., Shao M., Yang Q. LED light quality of continuous light before harvest affects growth and AsA metabolism of hydroponic lettuce grown under increasing doses of nitrogen. *Plants* 2021;10(1):176. doi: 10.3390/plants10010176

Zhao X., Peng J., Zhang L., Yang X., Qiu Yu., Cai Ch., Hu J., Huang T., Liang Yi., Li Z., Tian M., Liu F., Wang Zh. Optimizing the quality of horticultural crop: Insights into pre-harvest practices in controlled environ-

ment agriculture. *Front. Plant Sci.* 2024;15:1427471. doi: 10.3389/fpls.2024.1427471

Zhen S., van Iersel M., Bugbee B. Why far-red photons should be included in the definition of photosynthetic photons and the measurement of horticultural fixture efficacy. *Front. Plant Sci.* 2021;12:693445. doi: 10.3389/fpls.2021.693445

Zheng Z., Wang H. B., Chen G. D., Yan G. J., Liu C. J. A procedure allowing up to eight generations of wheat and nine generations of barley per annum. *Euphytica*. 2013;191:311–316. doi: 10.1007/s10681-013-0909-z

Zhou W., Wenke L., Qichang Y. Reducing nitrate content in lettuce by pre-harvest continuous light delivered by red and blue light-emitting diodes. *J. Plant Nutr.* 2013;36:481–490. doi: 10.1080/01904167.2012.748069

Zhou J., Wang J. Z., Hang T., Li P. P. Photosynthetic characteristics and growth performance of lettuce (*Lactuca sativa* L.) under different light/dark cycles in mini plant factories. *Photosynthetica*. 2020;58: 740–747. doi: 10.32615/ps.2020.013

Поступила в редакцию / received: 29.04.2025; принята к публикации / accepted: 30.04.2025.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Шибяева Татьяна Геннадиевна

д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник

e-mail: shibaeva@krc.karelia.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

Titov, Alexander

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

УДК 575.826 : 577.21 : 582.683.2

ТРАНСКРИПЦИОННАЯ АКТИВНОСТЬ ГЕНА МЕТИЛТРАНСФЕРАЗЫ *CLF*, УЧАСТВУЮЩЕГО В КОНТРОЛЕ ВРЕМЕНИ ЦВЕТЕНИЯ, В ПРОЦЕССЕ ЯРОВИЗАЦИИ *ARABIDOPSIS THALIANA* СЕВЕРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

М. В. Зарецкая*, О. М. Федоренко

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

Показано, что при выращивании в лабораторных условиях растений *Arabidopsis thaliana* из разных популяций Карелии время начала их цветения зависит от яровизации, то есть воздействия низких температур различной продолжительности. Выявлен полиморфизм популяций по этому адаптивному признаку. Популяции *A. thaliana* Кончезеро и Шуйская характеризовались высокой частотой позднецветущих форм (без предварительной холодной обработки растения зацветали через 4–6 месяцев). Популяция Царевичи оказалась гетерогенной по срокам зацветания (позднецветущие и раннецветущие формы) растений. Популяции различались также и по реакции на яровизацию растений, входящих в их состав. Проанализирована динамика уровня транскриптов гена метилтрансферазы гистонов *CLF* (*CURLY LEAF*) в ходе яровизации растений *A. thaliana* из трех изученных популяций Карелии. Показано, что в процессе холодового воздействия транскрипционная активность *CLF* имеет тенденцию к постепенному усилению к 20-му и 30-му дню яровизации растений, а затем достоверно снижается к 40-му дню ($p < 0,01$). Результаты ANOVA демонстрируют, что характер изменения транскриптов *CLF* в ходе яровизации не зависит от принадлежности растений к трем из изученных популяций Карелии ($F = 1,1$; $p = 0,34$; $\eta = 0,02$). Сопоставление динамики экспрессии гена *CLF* с динамикой транскриптов гена *FLC*, контролирующего время цветения, позволило предположить, что метилтрансфераза гистонов *CLF* участвует в регуляции экспрессии гена *FLC* при яровизации растений *A. thaliana*.

Ключевые слова: *Arabidopsis thaliana*; северные природные популяции; яровизация; ген *FLC*; ген *CLF*; PRC2-комплекс

Для цитирования: Зарецкая М. В., Федоренко О. М. Транскрипционная активность гена метилтрансферазы *CLF*, участвующего в контроле времени цветения, в процессе яровизации *Arabidopsis thaliana* северных популяций // Труды Карельского научного центра РАН. 2025. № 3. С. 23–31. doi: 10.17076/eb2054

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (FMEN-2022-0009).

M. V. Zaretskaya*, O. M. Fedorenko. TRANSCRIPTIONAL ACTIVITY OF THE CLF METHYLTRANSFERASE GENE INVOLVED IN THE CONTROL OF FLOWERING TIME DURING THE VERNALIZATION PROCESS OF ARABIDOPSIS THALIANA IN NORTHERN POPULATIONS

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

It has been shown that when *Arabidopsis thaliana* plants from different populations of Karelia are grown in laboratory conditions, the time of their flowering depends on vernalization, i.e. the effect of low temperatures of varying duration. This adaptive trait proved to have populational polymorphism. The Konchezzero and Shuiskaya *A. thaliana* populations featured a high frequency of late-flowering forms (without a cold pre-treatment, plants began to bloom in 4-6 months). The Tsarevichi population turned out to be heterogeneous in terms of flowering (both late-flowering and early-flowering forms). The populations also differed in the response to vernalization. We analyzed the dynamics of the transcription level of the histone methyltransferase gene *CLF* (*CURLY LEAF*) during vernalization in *A. thaliana* plants from three populations in Karelia and found that during cold exposure, the transcriptional activity of *CLF* tended to gradually increase towards the 20th and 30th days of plant vernalization and then significantly declined towards the 40th day ($p < 0.01$). The ANOVA results demonstrate that the pattern of changes in *CLF* transcription during vernalization did not depend on the population to which the plants belonged ($F = 1.1$; $p = 0.34$; $\eta = 0.02$). Comparison of the dynamics of *CLF* gene expression with the transcription dynamics of the *FLC* gene, which controls flowering time, suggests that histone methyltransferase *CLF* is involved in regulating *FLC* gene expression during vernalization of *A. thaliana* plants.

Keywords: *Arabidopsis thaliana*; northern natural populations; vernalization; *FLC* gene; *CLF* gene; PRC2 complex

For citation: Zaretskaya M. V., Fedorenko O. M. Transcriptional activity of the *CLF* methyltransferase gene involved in the control of flowering time during the vernalization process of *Arabidopsis thaliana* in northern populations. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2025. No. 3. P. 23–31. doi: 10.17076/eb2054

Funding. The studies were financed from the federal budget through state assignment to KarRC RAS (FMEN-2022-0009).

Введение

Адаптация к условиям окружающей среды имеет большое значение для живых организмов. Время начала цветения для растений является одним из важнейших адаптивных признаков: оно должно происходить строго в определенное время, чтобы обеспечить максимальный репродуктивный успех. В частности, для растений из популяций на северной границе ареала этот признак, вероятно, имеет большое значение в силу высокого риска действия заморозков в период цветения и формирования семян. В настоящее время наблюдается огромный прогресс в изучении генетических и эпигенетических механизмов, участвующих в процессах адаптации. Именно эпигенетические механизмы позволяют организму адаптироваться к флуктуациям климатических условий быстрее, чем изменение генотипа в результате отбора и эволюции. Поэтому изучение

эпигенетических механизмов регуляции активности генов, отвечающих за процессы адаптации, является актуальным.

Примером эпигенетического механизма адаптации *A. thaliana* к нестабильным условиям на северной периферии ареала вида является репрессия гена *FLOWERING LOCUS C* (*FLC*), который кодирует ингибирующий цветение фактор транскрипции *FLC* [Schmitz, Amasino, 2007; He, 2009]. В связи с этим для индукции цветения многих растений северных и умеренных широт необходима репрессия *FLC*, которая происходит под воздействием низких температур – яровизации.

Большую роль в эпигенетических механизмах адаптации живых организмов играют гены, кодирующие белки, участвующие в регуляции конформации хроматина путем модификации гистонов. Эти белки объединены в две большие антагонистические по своему действию группы – Polycomb Group (PcG) и trithorax Group (trxG).

Белки PcG участвуют в поддержании «молчащего» статуса гена (репрессированного), а белки trxG вовлечены в поддержание активного статуса генной экспрессии. Белки одного из PcG-комплексов – PRC2 (Polycomb Repressive Complex) – присутствуют у всех многоклеточных эукариот. Высокая степень эволюционной стабильности PRC2-комплекса свидетельствует о важности выполняемых им функций у живых организмов [Neo, Sung, 2011; Baile et al., 2022].

Под воздействием холода запускаются механизмы эпигенетического контроля, переводящие ген *FLC* у *A. thaliana* в репрессивное состояние. Холодовой стресс индуцирует экспрессию гена *VIN3* (*VERNALIZATION INSENSITIVE 3*), кодирующего транскрипционный фактор, относящийся к группе PHD (Plant Homeo Domain finger) и отвечающий за сайт-специфическое связывание с хроматином. *VIN3* необходим для запуска молекулярных механизмов модификации хроматина *FLC*. Пролонгированное воздействие холода приводит к усилению экспрессии *VIN3*, при этом транскрипционный фактор *VIN3* связывается с мультибелковым комплексом PRC2 [Yu et al., 2023]. Этот комплекс способен блокировать транскрипцию генов-мишеней путем метилирования гистонов и формирования плотной структуры хроматина. PRC2 опосредует метилирование гистона H3 по Lys²⁷ (H3K27me₃) через его коровый компонент – гистон метилтрансферазу – CLF [Godwin, Farrona, 2022]. CLF, кодируемый геном *CLF* (*CURLY LEAF*), имеет домен SET и, как все подобные белки, обладает H3K27-метилтрансферазной активностью [Jiang et al., 2008]. У растений из семейства крестоцветных, в частности некоторых сортов рапса (*Brassica napus* L.), согласно данным QTL-анализа, время цветения контролируется по меньшей мере 20 локусами. Среди генов-кандидатов, участвующих в регуляции этого адаптивного признака, названы гомологи известных генов времени цветения у *Arabidopsis*: *VERNALISATION INSENSITIVE 3*, *APETALA1*, *CAULIFLOWER*, *FLOWERING LOCUS C*, *FLOWERING LOCUS T*, *CURLY LEAF*, *SHORT VEGETATIVE PHASE*, *GA3 OXIDASE* и *LEAFY* [Raman et al., 2013]. Мутантные растения *Brassica rapa* с потерей функции *clf-1* демонстрируют ускоренное цветение вместе с другими фенотипическими изменениями по сравнению с растениями дикого типа [Poza-Viejo et al., 2024]. При этом в областях хроматина, соответствующих генам, регулирующим цветение (*FT*, *SOC1* и *SEP3*), наблюдается снижение уровня H3K27me₃ и повышение уровня соответствующих транскриптов по сравнению с растениями дикого типа [Poza-Viejo et al., 2024].

Это позволило авторам заявить, что указанные гены являются прямыми целями для CLF и ключевыми игроками в регулировании времени цветения *Brassica rapa*. Таким образом, метилтрансфераза гистонов может участвовать в регуляции состояния хроматина и экспрессии генов, регулирующих время цветения, в том числе и *FLC*. В результате уровень метилированных гистонов хроматина *FLC* постепенно увеличивается, что способствует формированию плотной структуры хроматина [Neo, Sung, 2011; Chen, Penfield, 2018] и ассоциируется с транскрипционно «молчащим» состоянием гена. В настоящее время считается, что процесс регуляции экспрессии *FLC* представляет собой модель контроля экспрессии других генов развития у растений путем хроматиновых модификаций [He, 2009; Berry, Dean, 2015]. Тем не менее роль метилтрансферазы гистонов CLF в регуляции экспрессии гена *FLC* и других генов, участвующих в контроле адаптивного признака «время цветения», до конца не изучена. Как уже было отмечено, для ускорения или запуска процесса цветения растений *A. thaliana* из популяций Карелии необходим этап воздействия низкими положительными температурами (яровизация). При этом, вероятно, важнейшую роль в опосредованном действии низких температур зацветании растений из этих популяций играет активация пути *FRI-FLC* [Курбидзаева и др., 2013]. В то же время у растений из других популяций или линий могут быть задействованы альтернативные пути индукции цветения без этапа яровизации и, по-видимому, в обход активации локуса *FRI* (*FRIGIDA*). Как показано, CLF также участвует в реализации сигналов холодового стресса [Nugroho et al., 2023]. Однако вопрос о том, как изменяется уровень транскриптов гена *CLF* в ходе яровизации растений *A. thaliana* из популяций Карелии и связан ли он с транскрипционной активностью гена *FLC*, остается открытым.

Таким образом, целью исследования явилось изучение уровня транскриптов гена *CLF* в ходе яровизации растений из разных популяций Карелии и его связи с уровнем транскриптов *FLC* и началом времени цветения.

Материалы и методы

В работе использовали растения *A. thaliana*, выращенные из собранных в природе семян северных природных популяций, находящихся в Карелии. Анализ экспрессии генов *FLC* и *CLF* проводили на молодых листьях растений из трех карельских популяций: Царевичи (62°01' с. ш. 34°25' в. д.), Шуйская (61°56' с. ш. 34°25' в. д.),

Кончезеро (62°08' с. ш. 34°01' в. д.). Названия популяций даны в соответствии с близлежащими населенными пунктами. Популяции Шуйская и Кончезеро представлены поздноцветущими формами растений, а Царевичи – смешанная по времени начала цветения популяция (присутствуют как ранние, так и поздние формы растений).

Выращивание растений в лабораторных условиях проводили по общепринятым методикам культивирования арабидопсиса [Иванов и др., 1966]. Семена высевали в чашки Петри на простую среду по Гихнеру – Велеминскому, которая готовилась на основе 8%-го агар-агара с добавлением растворов макро- и микроэлементов, и проращивали под люминесцентными лампами при температуре 22–24 °С и 16-часовом фотопериоде (10000 лк). Яровизацию проводили на проростках (стадия розетки). Для яровизации чашки Петри с 14-дневными проростками переносили на холод (2–4 °С) на 10, 20, 30, 40 или 63 (9 недель) дня. Для определения времени начала цветения молодые растения пересаживали из чашек Петри в почву (смесь земли и песка 1:1) и выращивали в тех же условиях. Время начала цветения определяли у 60 растений из каждой популяции (от момента посева за вычетом количества дней яровизации).

Проведен анализ уровня транскриптов генов *FLC* и *CLF*. Выделение суммарной РНК из листьев растений осуществлялось с использованием набора Extract RNA («Евроген», Россия) по протоколу производителя. Качество и количество РНК определяли на спектрофотометре SmartSpec (Bio-Rad, США). Первую цепь кДНК синтезировали с помощью набора для обратной транскрипции MMLVRT kit («Евроген»). Содержание мРНК оценивали методом ПЦР в режиме реального времени с интеркалирующим красителем SYBRGreen на приборе iCycler iQ5 (Bio-Rad, США) с набором для ПЦР-РВ («Евроген»). Для определения уровня экспрессии генов каждую ПЦР проводили два раза, на пяти независимых образцах кДНК. Последовательности праймеров для анализа экспрессии: *FLC* f: 5'-GCCAAGAAGACC-GAAGT-CATGTTGA-3', r: 5'-CAACCGCCGATTTAAGGTG-GCTA-3' (номер доступа в NCBI – AT5G10140); *CLF* f: 5'-CATCGCCAAAGGTGAAAGGTAGTG-3' r: 5'-CATCGCTGGGTGAACAATTCC-3' (номер доступа в NCBI – AT2G23380). Дизайн праймеров и расчет температуры плавления выполняли с помощью программы Beacon Designer 5. Анализ относительного содержания транскриптов проводился с помощью метода $2^{-\Delta\Delta C_t}$ [Livak, Schmittgen, 2001], основанного на нормализации данных по экспрессии относительно

двух референсных генов. Рассчитывалась разница значений C_t (ΔC_t) между целевым и референсными генами, затем сравнивались значения ΔC_t контрольного и опытного образцов. В качестве референсных использованы гены *18sRNA* (номер доступа в NCBI – 1G30960) и *ACTIN8* (номер доступа в NCBI – AF494822.1) [Gutierrez et al., 2008], которые характеризуются конститутивной экспрессией. Последовательности праймеров референсных генов: *18sRNA* f: 5'-TGCCCGTTGCTCT-GATGA-3', r: 5'-GGATGTGGTAGCCGTTTCT-3'; *ACTIN8* f: 5'-GCAGACCGTATGAGCAAAGAG-3', r: 5'-TGAGGGAAGCAAGGATAGAACC-3'. О специфичности фрагментов судили по кривым плавления.

Экспериментальные данные обрабатывали с использованием статистических программ Microsoft Excel и Statgraphics 2.1 (ANOVA). На рисунках данные представлены в виде средних значений и ошибки среднего. Достоверность различий содержания мРНК *FLC* и *CLF* в листьях растений разных популяций и между отдельными группами растений по длительности яровизации оценивали с помощью непараметрического критерия Манна – Уитни (U-тест).

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

Результаты и обсуждение

Влияние длительности яровизации на время начала цветения A. thaliana северных популяций

Изучение времени начала цветения *A. thaliana* показало, что карельские популяции представлены в основном поздноцветущими формами растений. К ним относятся популяции Кончезеро и Шуйская, которые без предварительной холодной обработки зацветают через 4–6 месяцев. Популяция Царевичи оказалась гетерогенной по срокам зацветания, в ней присутствуют как поздноцветущие, так и раннецветущие формы растений. Популяции различаются также и по реакции на яровизацию растений, входящих в их состав. Результаты представлены на графиках (рис. 1), из которых видно, что длительная яровизация (40 дн.) приводит к раннему цветению всех растений из популяции Царевичи. В популяциях, представленных поздними формами растений, наблюдается незначительное ускорение времени начала цветения; при этом большая доля растений не зацветает в течение почти трех месяцев.

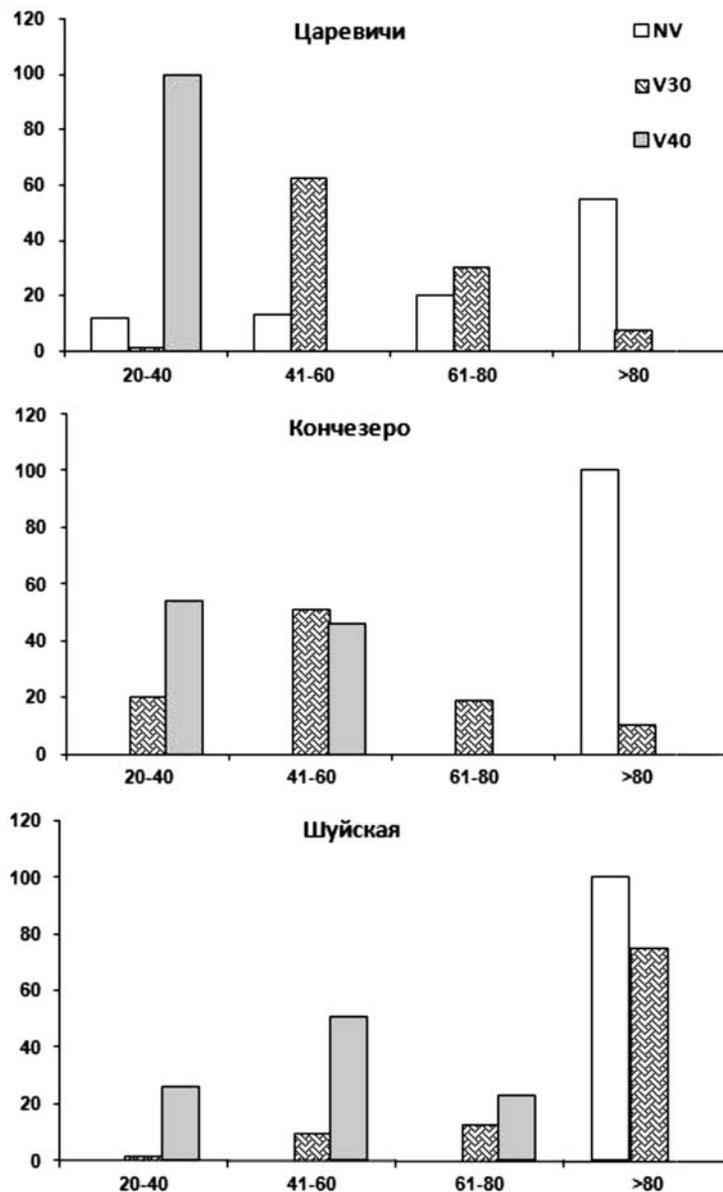


Рис. 1. Влияние длительности яровизации на время начала цветения растений *A. thaliana* северных природных популяций: NV – цветущие растения без яровизации; V30 и V40 – цветущие растения при яровизации 30 или 40 суток. По оси X – доля цветущих растений (%); по оси Y – количество дней до начала цветения

Fig. 1. The influence of the vernalization duration on the time of the onset of flowering of *A. thaliana* plants of northern natural population: NV – flowering plants without vernalization; V30 and V40 – flowering plants with vernalization for 30 or 40 days. X-axis – proportion of flowering plants (%); Y-axis – number of days before flowering

Изучение транскрипционной активности гена CLF – компонента комплекса PRC2 в процессе яровизации растений A. thaliana северных популяций

Показано, что уровень экспрессии гена *CLF* у растений *A. thaliana* до воздействия на них низких положительных температур различался

в зависимости от принадлежности к популяции (рис. 2). Анализ экспрессии *CLF* проводили на неяровизированных растениях и растениях, подвергшихся яровизации в течение 10, 20, 30 и 40 дней. Уровень транскриптов *CLF* у неяровизированных растений из популяции Шуйская был ниже, чем у растений двух других популяций ($p < 0,01$) (рис. 2).

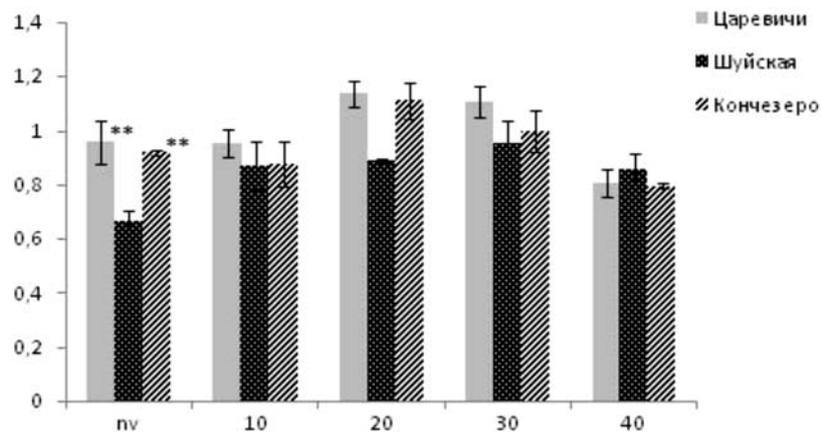


Рис. 2. Относительный уровень экспрессии гена *CLF* у растений *A. thaliana* карельских популяций:

по оси X – продолжительность яровизации растений: nv – без яровизации; 10, 20, 30, 40 – длительность яровизации в сутках; по оси Y – относительный уровень транскриптов *CLF* в отн. ед. Значимость различий относительного уровня транскриптов *CLF* у растений, подвергшихся 20-дн. яровизации, по сравнению с 40-дн. из популяций Царевичи и Кончезеро $p < 0,01$; все остальные сравнения незначимы. Звездочками отмечена значимость различий в экспрессии гена для популяций без яровизации (Шуйская – Царевичи и Шуйская – Кончезеро): $p < 0,01$

Fig. 2. Relative expression level of the *CLF* gene in *A. thaliana* plants of the Karelian populations:

X-axis – duration of plant vernalization: nv – no vernalization; 10, 20, 30, 40 – duration of vernalization in days; Y-axis – relative level of *CLF* transcripts in rel. units. The significance of differences in the relative level of *CLF* transcripts in plants subjected to 20-day vernalization compared to 40-day vernalization from the Tsarevichi and Konchezero populations is $p < 0.01$; all other comparisons are not significant; Asterisks indicate the significance of differences in gene expression for populations without vernalization (Shuiskaya-Tsarevichi and Shuiskaya-Konchezero): $p < 0.01$

Согласно результатам ANOVA, характер изменения уровня транскриптов гена *CLF* в ходе яровизации не зависел от принадлежности растений к определенной популяции ($F = 1,1$; $p = 0,34$; $\eta = 0,02$). Вероятно, это может быть связано с тем, что сложный признак «время начала цветения» контролируется большим количеством генов помимо *CLF*, а также за счет изменения уровня некодирующих РНК [Raman et al., 2013]. Далее в процессе холодового воздействия транскрипционная активность *CLF* имеет тенденцию к постепенному усилению к 20-му дню яровизации растений и затем достоверно снижается к 40-му дню в популяциях Царевичи и Кончезеро ($p < 0,01$).

Ускорению темпов цветения растений в ходе яровизации в северных популяциях *A. thaliana*, возможно, способствуют другие генетические и/или эпигенетические факторы. В частности, в экспериментах на еже сборной (*Dactylis glomerata*) показано, что раннее цветение растений было вызвано гиперметилированием ДНК генов. По данным авторов [Yang et al., 2022], условия короткого дня и

низких температур (осень и зима) приводят к повышенному метилированию ДНК, которое усиливает транскрипционную активность генов яровизационного пути (*VIN3*, *VRN1*, *SWN* и др.). Среди генов, участвующих в контроле времени цветения, как было указано выше, важнейшую роль играет ген *FLC*.

Ранее нами проанализирована динамика транскрипционной активности гена *FLC* – центрального ингибитора инициации цветения *Arabidopsis thaliana* в изученных популяциях [Федоренко и др., 2019]. Сопоставление уровня транскриптов генов *CLF* и *FLC* при яровизации показало, что на начальной стадии холодной обработки количество транскриптов *CLF* находится в соответствии с транскрипцией гена *FLC*, которая также увеличивается к 20-му дню яровизации у растений из смешанной по времени цветения популяции Царевичи и к 30-му дню в популяциях позднецветущих растений (Кончезеро и Шуйская) (рис. 3) [Зарецкая и др., 2023]. Корреляционный анализ показал, что количество транскриптов гена *CLF* коррелирует с уровнем экспрессии гена *FLC* в ходе яровизации у растений популяции

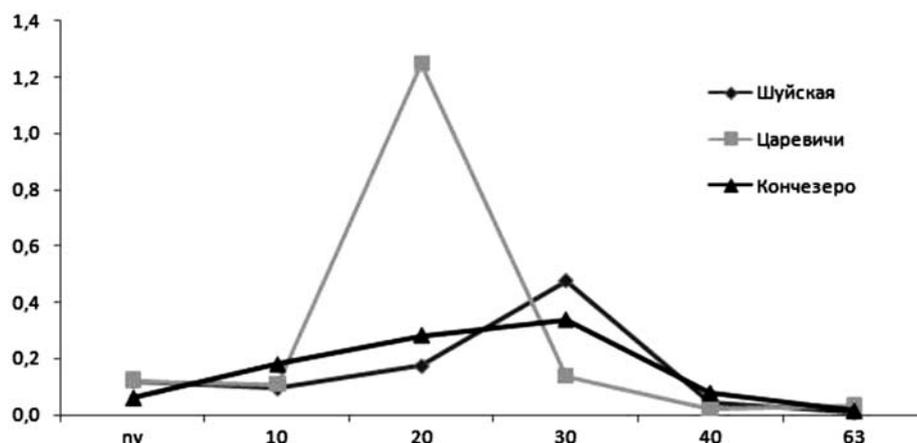


Рис. 3. Изменение уровня транскриптов гена *FLC* в процессе яровизации растений *A. thaliana* северных популяций:

по оси X – условия выращивания растений: nv – без яровизации; 10, 20...63 – длительность яровизации в сутках; по оси Y – относительный уровень транскриптов *FLC* (отн. ед. * 10000) [Зарецкая и др., 2023]

Fig. 3. Changes in the level of *FLC* gene transcripts during vernalization of *A. thaliana* plants of northern populations:

X-axis – plant growing conditions: nv – without vernalization; 10, 20...63 – duration of vernalization in days; Y-axis – relative level of *FLC* transcripts (rel. units * 10000) [Zaretskaya et al., 2023]

Царевичи ($r = 0,63$; $p = 0,02$). По-видимому, это связано с задержкой процесса накопления репрессирующих меток H3K27me3 в хроматине *FLC* и влияния их на репрессию этого гена. Кроме того, имеются данные, свидетельствующие о том, что увеличение количества меток H3K27me3 не всегда связано с повышением экспрессии *CLF* [Wang et al., 2024]. Положительная корреляция также может быть связана с альтернативными путями регуляции *FLC*. Так, при скрининге мутантов, которым больше не требуется яровизация для быстрого цветения, был идентифицирован доминантный аллель *clf-59* [Doyle, Amasino, 2009]. Мутантные растения со сниженной активностью метилтрансферазы *CLF* цветут рано и имеют пониженную экспрессию *FLC* и повышенные уровни триметилирования лизина 27 гистона H3 (H3K27me3) в *FLC*, что, вероятно, связано с активацией независимых от *CLF* механизмов регуляции экспрессии этого гена.

Исходя из представленных в указанной статье данных, *CLF*, вероятно, подавляет экспрессию *FLC* без некоторых компонентов, необходимых для репрессии, опосредованной яровизацией [Doyle, Amasino, 2009]. Doyle и Amasino также показали, что существует заметная разница в уровнях H3K27me3 в локусе *FLC* между растениями, которые содержат ген *FRI*, и теми, у которых он отсутствует [Doyle, Amasino, 2009]. Также имеются данные, свидетельствующие о том, что не всегда метилирование гисто-

нов гена-мишени сопровождается подавлением его транскрипционной активности. В частности, показано [Faire et al., 2024], что у мутантных растений *A. thaliana* с дефектным геном метилтрансферазы *CLF* многие гены, регулируемые холодом, демонстрируют пониженные уровни репрессирующих меток H3K27me3, но их транскрипционная активность не изменяется до или во время воздействия холода. Это позволяет предположить, что H3K27me3 может играть более сложную роль в реакции на холод, чем простое подавление генов, индуцируемых холодом.

Заключение

В результате проведенного исследования удалось установить, что яровизация растений *A. thaliana* сопровождается изменением транскрипционной активности гена *CLF*. В процессе холодной обработки растений *A. thaliana* ген гистон метилтрансферазы *CLF* активно транскрибируется и, вероятно, участвует в подавлении экспрессии центрального ингибитора инициации цветения – *FLC*. При переходе *FLC* в репрессивное состояние транскрипционная активность *CLF* снижается к 40-му дню яровизации. По-видимому, ускорение времени зацветания за счет воздействия низкими положительными температурами у *A. thaliana* из популяций Карелии с позднецветущими формами растений связано с изменением транскрипционной активности генов *CLF* и *FLC*.

Литература

Иванов В. И., Касьяненко А. Г., Санина А. В., Тимофеева-Ресовская Е. А. Краткая характеристика *A. thaliana* и некоторые сведения о его культивировании, технике скрещиваний и учете изменчивости // Генетика. 1966. № 8. С. 55–70.

Зарецкая М. В., Лебедева О. Н., Федоренко О. М. Особенности транскрипционной активности длинных некодирующих РНК (COOLAIR, COLDAIR и COLDWRAP) при яровизации растений *Arabidopsis thaliana* северных природных популяций // Генетика. 2023. Т. 59, № 8. С. 938–945. doi: 10.31857/S0016675823080118

Курбидова А. С., Зарецкая М. В., Солтабаева А. Д., Новокрещёнова М. Г., Куприянова Е. В., Федоренко О. М., Ежова Т. А. Генетические механизмы адаптации растений *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh. к экстремальным условиям северной границы ареала // Генетика. 2013. Т. 49, № 8. С. 943–953. doi: 10.7868/S0016675813080092

Федоренко О. М., Топчиева Л. В., Зарецкая М. В., Лебедева О. Н. Динамика экспрессии *FLC* и *VIN3* в процессе яровизации растений *Arabidopsis thaliana* северных природных популяций // Генетика. 2019. Т. 55, № 7. С. 811–818. doi: 10.1134/S0016675819060031

Baile F., Gómez-Zambrano Á., Calonje M. Roles of Polycomb complexes in regulating gene expression and chromatin structure in plants // Plant Commun. 2022. Vol. 3, no. 1. P. 100267. doi: 10.1016/j.xplc.2021.100267

Berry S., Dean C. Environmental perception and epigenetic memory: mechanistic insight through *FLC* // Plant J. 2015. Vol. 83. P. 133–148. doi: 10.1111/tpj.12869

Chen M., Penfield St. Feedback regulation of COOLAIR expression controls seed dormancy and flowering time // Science. 2018. Vol. 360. P. 1014–1017. doi: 10.1126/science.aar7361

Doyle M. R., Amasino R. M. A single amino acid change in the enhancer of zeste ortholog *CURLY LEAF* results in vernalization-independent, rapid flowering in *Arabidopsis* // Plant Physiol. 2009. Vol. 151, no. 3. P. 1688–1697. doi: 10.1104/pp.109.145581

Faivre L., Kinscher N.-F., Kuhlmann A. B., Xu X., Kaufmann K., Schubert D. Cold stress induces rapid gene-specific changes in the levels of H3K4me3 and H3K27me3 in *Arabidopsis thaliana* // Front. Plant Sci. 2024. Vol. 15. Art. 1390144. doi: 10.3389/fpls.2024.1390144

Godwin J., Farrona S. The importance of networking: Plant Polycomb Repressive Complex 2 and its interactors // Epigenomes. 2022. Vol. 6, no. 1. P. 8. doi: 10.3390/epigenomes6010008

Gutierrez L., Mauriat M., Guenin S., Pelloux J., Lefebvre J. F., Louvet R., Rusterucci C., Moritz T., Guérineau F., Bellini C., Van Wuytswinkel O. The lack of a systematic validation of reference genes: a serious pitfall undervalued in reverse transcription-polymerase chain reaction (RT-PCR) analysis in plants // Plant Biotechnol. J. 2008. Vol. 6. P. 609–618. doi: 10.1111/j.1467-7652.2008.00346.x

He Y. Control of the transition to flowering by chromatin modification // Molecular Plant. 2009. Vol. 2, no. 4. P. 1751–1754. doi: 10.1126/science.1091109

Heo J. B., Sung S. Vernalization-mediated epigenetic silencing by a long intronic noncoding RNA // Science. 2011. Vol. 331. P. 76–79. doi: 10.1126/science.1197349

Jiang D., Wang Y., Wang Y., He Y. Repression of *FLOWERING LOCUS C* and *FLOWERING LOCUS T* by the *Arabidopsis* Polycomb Repressive Complex 2 components // PLoS ONE. 2008. Vol. 3(10). e3404. doi: 10.1371/journal.pone.0003404

Livak K. J., Schmittgen T. D. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the 2^{-ΔΔCt} method // Methods. 2001. Vol. 25. P. 402–408. doi: 10.1006/meth.2001.1262

Nugroho A. B. D., Kim S., Lee S.W., Kim D.-H. Transcriptomic and epigenomic analyses revealed that polycomb repressive complex 2 regulates not only developmental but also stress responsive metabolism in *Brassica rapa* // Front. Plant Sci. 2023. Vol. 14. P. 1079218. doi: 10.3389/fpls.2023.1079218

Poza-Viejo L., Payá-Milans M., Wilkinson M. D., Piñeiro M., Jarillo J.A., Crevillén P. *Brassica rapa* *CURLY LEAF* is a major H3K27 methyltransferase regulating flowering time // Planta. 2024. Vol. 260, no. 1. P. 27. doi: 10.1007/s00425-024-04454-7

Raman H., Raman R., Eckermann P., Coombes N., Manoli S., Zou X., Edwards D., Meng J., Prangnell R., Stiller J., Batley J., Luckett D., Wratten N., Dennis E. Genetic and physical mapping of flowering time loci in canola (*Brassica napus* L.) // Theoretical and Applied Genetics. 2013. Vol. 126, no. 1. P. 119–132. doi: 10.1007/s00122-012-1966-8

Schmitz R. J., Amasino R. M. Vernalization: a model for investigating epigenetics and eukaryotic gene regulation in plants // Biochim. Biophys. Acta. 2007. No. 1769. P. 269–275. doi: 10.1016/j.bbaexp.2007.02.003

Wang H., Yin C., Zhang G., Yang M., Zhu B., Jiang J., Zeng Z. Cold-induced deposition of bivalent H3K4me3-H3K27me3 modification and nucleosome depletion in *Arabidopsis* // Plant J. 2024. Vol. 118, no. 2. P. 549–564. doi: 10.1111/tpj.16624

Yang Z., Yan H., Wang J., Nie G., Feng G., Xu X., Li D., Huang L., Zhang X. DNA hypermethylation promotes the flowering of orchardgrass during vernalization // Plant Physiol. 2022. Vol. 190, no. 2. P. 1490–1505. doi: 10.1093/plphys/kiac335

Yu Y., Wang S., Wang Z., Gao R., Lee J. *Arabidopsis thaliana*: a powerful model organism to explore histone modifications and their upstream regulations // Epigenetics. 2023. Vol. 18, no. 1. Art. 2211362. doi: 10.1080/15592294.2023.2211362

References

Baile F., Gómez-Zambrano Á., Calonje M. Roles of Polycomb complexes in regulating gene expression and chromatin structure in plants. *Plant Commun.* 2022;3(1):100267. doi: 10.1016/j.xplc.2021.100267

Berry S., Dean C. Environmental perception and epigenetic memory: mechanistic insight through *FLC*. *Plant J.* 2015;83:133–148. doi: 10.1111/tpj.12869

Chen M., Penfield St. Feedback regulation of COOLAIR expression controls seed dormancy and flowering time. *Science.* 2018;360:1014–1017. doi: 10.1126/science.aar7361

Doyle M. R., Amasino R. M. A single amino acid change in the enhancer of zeste ortholog *CURLY LEAF* results in vernalization-independent, rapid flowering in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 2009;151(3):1688–1697. doi: 10.1104/pp.109.145581

Ivanov V. I., Kas'yanenko A. G., Sanina A. V. Timofeeva-Resovskaya E. A. A brief description of *A. thaliana* and some information about its cultivation, crossbreeding technique and accounting for variability. *Genetika = Rus. J. Genetics*. 1966;8:55–70. (In Russ.)

Kurbidaeva A. S., Zaretskaya M. V., Soltabaeva A. D., Novokreshchenova M. G., Kupriyanova E. V., Fedorenko O. M., Ezhova T. A. Genetic base of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.: fitness of plants for extreme conditions in northern margins of species range. *Rus. J. Genetics*. 2013;49(8):819–826. doi: 10.1134/S1022795413080097

Faivre L., Kinscher N.-F., Kuhlmann A. B., Xu X., Kaufmann K., Schubert D. Cold stress induces rapid gene-specific changes in the levels of H3K4me3 and H3K27me3 in *Arabidopsis thaliana*. *Front. Plant Sci.* 2024;15:1390144. doi: 10.3389/fpls.2024.1390144

Fedorenko O. M., Topchieva L. V., Zaretskaya M. V., Lebedeva O. N. Changes in *FLC* and *VIN3* expression during vernalization of *Arabidopsis thaliana* plants from northern natural populations. *Rus. J. Genetics*. 2019;55(7):865–818. doi: 10.1134/S1022795419060036

Godwin J., Farrona S. The importance of networking: Plant Polycomb Repressive Complex 2 and its interactors. *Epigenomes*. 2022;6(1):8. doi: 10.3390/epigenomes6010008

Gutierrez L., Mauriat M., Guenin S., Pelloux J., Lefebvre J. F., Louvet R., Rusterucci C., Moritz T., Guerinneau F., Bellini C., Van Wuytswinkel O. The lack of a systematic validation of reference genes: a serious pitfall undervalued in reverse transcription-polymerase chain reaction (RT-PCR) analysis in plants. *Plant Biotechnol. J.* 2008;6:609–618. doi: 10.1111/j.1467-7652.2008.00346.x

He Y. Control of the transition to flowering by chromatin modification. *Molecular Plant*. 2009;2(4):1751–1754. doi: 10.1126/science.1091109

Heo J. B., Sung S. Vernalization-mediated epigenetic silencing by a long intronic noncoding RNA. *Science*. 2011;331:76–79. doi: 10.1126/science.1197349

Jiang D., Wang Y., Wang Y., He Y. Repression of *FLOWERING LOCUS C* and *FLOWERING LOCUS T* by the *Arabidopsis* Polycomb Repressive Complex

2 components. *PLoS ONE*. 2008;3(10):e3404. doi: 10.1371/journal.pone.0003404

Livak K. J., Schmittgen T. D. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta Ct}$ method. *Methods*. 2001;25:402–408. doi: 10.1006/meth.2001.1262

Nugroho A. B. D., Kim S., Lee S. W., Kim D.-H. Transcriptomic and epigenomic analyses revealed that polycomb repressive complex 2 regulates not only developmental but also stress responsive metabolism in *Brassica rapa*. *Front. Plant Sci.* 2023;14:1079218. doi: 10.3389/fpls.2023.1079218

Poza-Viejo L., Payá-Milans M., Wilkinson M. D., Piñeiro M., Jarillo J. A., Crevillén P. *Brassica rapa* *CURLY LEAF* is a major H3K27 methyltransferase regulating flowering time. *Planta*. 2024;260(1):27. doi: 10.1007/s00425-024-04454-7

Raman H., Raman R., Eckermann P., Coombes N., Manoli S., Zou X., Edwards D., Meng J., Prangnell R., Stiller J., Batley J., Luckett D., Wratten N., Dennis E. Genetic and physical mapping of flowering time loci in canola (*Brassica napus* L.). *Theor. Appl. Genet.* 2013;126(1):119–132. doi: 10.1007/s00122-012-1966-8

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

Wang H., Yin C., Zhang G., Yang M., Zhu B., Jiang J., Zeng Z. Cold-induced deposition of bivalent H3K4me3-H3K27me3 modification and nucleosome depletion in *Arabidopsis*. *Plant J.* 2024;118(2):549–564. doi: 10.1111/tpj.16624

Yang Z., Yan H., Wang J., Nie G., Feng G., Xu X., Li D., Huang L., Zhang X. DNA hypermethylation promotes the flowering of orchardgrass during vernalization. *Plant Physiol.* 2022;190(2):1490–1505. doi: 10.1093/plphys/kiac335

Yu Y., Wang S., Wang Z., Gao R., Lee J. *Arabidopsis thaliana*: a powerful model organism to explore histone modifications and their upstream regulations. *Epigenetics*. 2023;18(1):2211362. doi: 10.1080/15592294.2023.2211362

Zaretskaya M. V., Lebedeva O. N., Fedorenko O. M. Peculiarities of the transcriptional activity of long non-coding RNAs (*COOLAIR*, *COLDIAIR*, and *COLDWRAP*) during the vernalization of the plant *Arabidopsis thaliana* of Northern natural populations. *Rus. J. Genetics*. 2023;59(8):817–823. doi: 10.1134/S1022795423080112

Поступила в редакцию / received: 17.01.2025; принята к публикации / accepted: 21.02.2025.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Зарецкая Марина Витальевна

канд. биол. наук, научный сотрудник

e-mail: genmg@mail.ru

Федоренко Ольга Михайловна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: fedorenko_om@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Zaretskaya, Marina

Cand. Sci. (Biol.), Researcher

Fedorenko, Olga

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

УДК 581.1

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ РАСТЕНИЙ ГОРЧИЦЫ САРЕПТСКОЙ ПРИ РАЗДЕЛЬНОМ И ОДНОВРЕМЕННОМ ДЕЙСТВИИ ИЗБЫТКА ЦИНКА И НИЗКОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ

Е. С. Холопцева*, Н. М. Казнина, Ю. В. Батова, А. Ф. Титов

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

В лабораторных условиях изучали показатели роста, состояния фотосинтетического аппарата и водного обмена у растений горчицы сарептской (*Brassica juncea* L.) сорта Ника при раздельном и одновременном действии избытка цинка (1000 мкМ) и низкой температуры (4 °С). Обнаружено, что на рост растений и активность фотосинтетического аппарата в большей степени влияет избыток цинка, тогда как на показатели водного обмена – низкая температура. Так, в условиях действия избытка цинка при 12-кратном увеличении его содержания в надземных органах у растений тормозился рост побега, уменьшались содержание фотосинтетических пигментов и оводненность тканей листа, замедлялась скорость фотосинтеза. В условиях гипотермии, но при оптимальном содержании цинка растения оказались способными поддерживать необходимую скорость фотосинтеза, сохраняя количество фотосинтетических пигментов и оводненность тканей листа на уровне контроля или даже выше. Но при этом заметно снижалась интенсивность транспирации и возрастала фотосинтетическая эффективность использования воды (WUE). При одновременном действии стресс-факторов синергетического эффекта в отношении показателей роста и фотосинтеза не отмечено: степень ингибирования роста побега и накопления его биомассы (по сравнению с оптимальными условиями роста), а также скорости фотосинтеза была практически такой же, как и при действии только избытка цинка. При этом содержание металла в растениях этого варианта опыта оказалось ниже, чем в варианте с избытком цинка и оптимальной температурой. Усиление отрицательного эффекта при одновременном воздействии двух стресс-факторов по сравнению с действием каждого из них по отдельности проявилось только в отношении интенсивности транспирации. Сделан вывод о высокой устойчивости горчицы сарептской не только к избытку цинка, но и к низкой температуре и их одновременному действию, которая обеспечивается, по крайней мере отчасти, адаптационными изменениями ФСА и в водном обмене. Результаты исследований показывают возможность и перспективность использования горчицы сарептской сорта Ника в фиторемедиации загрязненных цинком территорий, в том числе северных.

Ключевые слова: *Brassica juncea* L.; цинк; низкая положительная температура; рост; фотосинтез; водный обмен

Для цитирования: Холопцева Е. С., Казнина Н. М., Батова Ю. В., Титов А. Ф. Физиолого-биохимические показатели растений горчицы сарептской при раздельном и одновременном действии избытка цинка и низкой температуры // Труды Карельского научного центра РАН. 2025. № 3. С. 32–42. doi: 10.17076/eb2079

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (FMEN-2022-0004).

E. S. Kholoptseva*, N. M. Kaznina, Yu. V. Batova, A. F. Titov. PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL PARAMETERS OF SAREPTA MUSTARD PLANTS UNDER SEPARATE AND SIMULTANEOUS ACTION OF ZINC SURPLUS AND LOW TEMPERATURE

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

The effect of separate and simultaneous action of zinc surplus (1000 μM) and low temperature (4 $^{\circ}\text{C}$) on growth parameters, photosynthetic apparatus and water exchange in *Brassica juncea* L. cv. Nika was studied in laboratory settings. Zinc surplus proved to have a greater effect on plant growth and photosynthetic apparatus activity, while low temperature had a greater effect on water exchange indices. To wit, where zinc was in surplus, its content in aboveground organs increased 12-fold, thereby shoot growth was inhibited, photosynthetic pigment content and water content of leaf tissues decreased, photosynthesis rate slowed down. When exposed to hypothermia but with optimal zinc availability, the plants were able to maintain the required photosynthesis rate, with photosynthetic pigments and leaf tissue water content remaining at the control level or even higher. However, the transpiration rate decreased significantly (compared to optimal growth conditions) and the photosynthetic water use efficiency (WUE) increased. No synergistic effect on growth and photosynthesis parameters was observed under simultaneous exposure to these stress factors: the inhibition of shoot height and shoot weight (compared to optimal growth conditions) as well as the photosynthesis rate was nearly the same as under the action of zinc surplus alone. At the same time, the metal content in plants in this treatment was lower than in the variant with zinc surplus and optimal temperature. The only index affected more severely by the simultaneous action of the two stress factors compared to exposure to each of them separately was the transpiration rate. We conclude that *Sarepta mustard* is highly resistant to both zinc surplus and low temperature as well as to their simultaneous action, which is due, at least in part, to adaptive changes in the photosynthetic apparatus and water exchange. The results of the study demonstrate the practicality of using *Sarepta mustard* cv. Nika in phytoremediation of zinc-contaminated areas, including in northern regions.

Keywords: *Brassica juncea* L.; zinc; low positive temperature; growth; photosynthesis; water exchange

For citation: Kholoptseva E. S., Kaznina N. M., Batova Yu. V., Titov A. F. Physiological and biochemical parameters of *Sarepta mustard* plants under separate and simultaneous action of zinc surplus and low temperature. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN* = *Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2025. No. 3. P. 32–42. doi: 10.17076/eb2079

Funding. The study was funded from Russian federal budget through state assignment to KarRC RAS (FMEN-2022-0004).

Введение

Наблюдаемое в последние десятилетия значительное повышение содержания цинка в почве сельскохозяйственных земель во многих регионах становится все более острой проблемой.

Чаще всего основной причиной этого является многолетнее бесконтрольное внесение высоких доз цинксодержащих минеральных удобрений и средств защиты растений от болезней и вредителей [Singh et al., 2017]. Несмотря на то что цинк является необходимым микроэлементом

для растений, в высоких концентрациях он отрицательно сказывается на их жизнедеятельности. В частности, у них тормозится рост и развитие, замедляются фотосинтез и дыхание, нарушается водный обмен, что приводит к снижению продуктивности и, как следствие, к значительным потерям урожая [Mahmoudi et al., 2021; Li et al., 2022; Moustakas et al., 2022]. Кроме того, накапливаясь в больших количествах в органах растений, цинк представляет серьезную опасность для здоровья животных и человека [Chasapis et al., 2020; Moreira et al., 2021].

Одним из перспективных и экономически наиболее эффективных способов снижения содержания цинка в почве считается технология фиторемедиации. Но для ее успешного применения необходим тщательный подбор видов (экоципов, сортов) растений, не только устойчивых к данному металлу, но и способных транспортировать его в надземные органы для последующей утилизации [Balafrej et al., 2020; Pasricha et al., 2021; Холопцева, Казнина, 2023; Repkina et al., 2023]. К таким видам относятся целый ряд представителей семейства *Brassicaceae*, которые успешно произрастают на почвах с высоким содержанием цинка [Marchiol et al., 2004]. Среди них наиболее известным видом является горчица сарептская (*Brassica juncea*), которая способна накапливать в больших количествах различные тяжелые металлы, включая цинк. Это в дополнение к быстрому росту и большой биомассе делает ее перспективной культурой для фиторемедиации территорий, загрязненных металлами [Duquene et al., 2009; Das et al., 2011; Bortoloti, Baron, 2022]. Однако следует иметь в виду, что успешное использование указанной технологии в северных регионах затруднено из-за частых понижений температуры до низких положительных, а иногда и до отрицательных значений в период активной вегетации растений [Ljubej et al., 2021b; Xu et al., 2022]. Поэтому при выборе конкретных видов растений для фиторемедиации почв в этих условиях необходимы данные об их холодоустойчивости. Сведений же о способности растений *Brassica juncea* переносить холод в исследованной нами литературе нет. Хотя известно, что другие представители этого семейства, такие как, например, *Brassica napus* [Yan et al., 2019] и *Brassica oleracea* [Šamec et al., 2022], способны успешно адаптироваться к кратковременным понижениям температуры в течение вегетационного сезона.

Исходя из вышеизложенного, целью данной работы явилось изучение ряда физиологических показателей и процессов у горчицы

сарептской, испытывающей раздельное или одновременное воздействие на нее избытка цинка и низкой температуры.

Материалы и методы

Исследования проводили на растениях горчицы сарептской (*Brassica juncea* L.) сорта Ника. Семена для исследования получены из Отдела генетических ресурсов масличных и прядильных культур ФИЦ «Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н. И. Вавилова». Их замачивали в течение 3 сут в дистиллированной воде, после чего помещали в сосуды объемом 350 мл с питательным раствором Хогланда – Арнона в количестве 50 шт. на 1 сосуд и выращивали под светоустановкой при температуре 22 °С, относительной влажности воздуха 60–70 %, ФАР 200 мкмоль/(м² · с), 14-часовом фотопериоде. Через 7 сут одну часть растений оставляли на питательном растворе Хогланда – Арнона, содержащем 5 мкМ цинка в форме сульфата (ZnSO₄ × 7H₂O), а остальные растения переносили на раствор с содержанием металла 1000 мкМ. Спустя еще 7 сут половину растений обоих вариантов подвергали 7-суточному воздействию температуры 4 °С (варианты Zn5 + 4 °С и Zn1000 + 4 °С), а другую оставляли при оптимальной (22 °С) температуре (контроль Zn5, 22 °С и вариант Zn1000, 22 °С).

О воздействии избытка цинка и/или низкой температуры на растения судили по ряду ростовых показателей (высота побега, его сухая биомасса), активности фотосинтетического аппарата (ФСА) (содержание фотосинтетических пигментов, квантовая эффективность фотосистемы II (ФСII), скорость фотосинтеза) и водного обмена (интенсивность транспирации, фотосинтетическая эффективность использования воды, оводненность тканей побега). Помимо этого, определяли содержание цинка в побегах и корнях.

Сухую биомассу побегов определяли после высушивания при 105 °С до постоянного веса. Для определения содержания пигментов навеску листьев растирали и экстрагировали пигменты 98%-м ацетоном. Содержание хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов определяли на спектрофотометре (СФ-2000, Россия), рассчитывая по известным формулам [Lichtenthaler, Wellburn, 1983]. Долю хлорофиллов в свето-собирающем комплексе (ССК) устанавливали в % исходя из того, что весь хлорофилл *b* находится в ССК, а соотношение хлорофиллов *a/b* составляет 1,2 [Lichtenthaler, 1987]. Потенциальный квантовый выход фотохимической

активности ФСИ (F_v/F_m) определяли после 20-минутной темновой адаптации листьев [Maxwell, Johnson, 2000] с использованием MINI-PAM (Walz, Германия). Интенсивность фотосинтеза и транспирации измеряли с помощью портативной системы для исследования CO_2 -газообмена и водяных паров (НСМ-1000, Германия). Фотосинтетическую эффективность использования воды (WUE) рассчитывали как отношение величины видимого фотосинтеза к интенсивности транспирации растений [Tambussi et al., 2007]. Содержание цинка в побегах и корнях определяли ICP-MS методом с использованием масс-спектрометра с индуцированной плазмой (Thermo Fisher Scientific, Германия) по стандартной методике [Светов и др., 2015]. Высушенные при 105° пробы побегов и корней растений измельчали и переносили в автоклав, где подвергали обработке смесью концентрированных азотной (HNO_3) и соляной (HCl) кислот. Далее пробы нагревали в установке микроволнового разложения Speedwave Xpert и доводили до нужного объема добавлением деионизированной воды. Погрешность измерений рассчитывали по формулам согласно [Методика..., 2002].

При измерении показателей роста биологическая повторность в пределах одного варианта опыта составляла 10 растений, при измерении параметров активности ФСА и водного обмена – 5–10 растений в зависимости от показателя. Аналитическая повторность 3–5-кратная. При определении содержания цинка брали смешанную пробу из 10 растений каждого варианта опыта, аналитическая повторность 2-кратная. Весь опыт повторяли дважды. В таблицах и на графиках представлены средние значения по результатам двух опытов и их стандартные ошибки. Статистическую

обработку данных осуществляли с использованием пакета программ Microsoft Office Excel 2007. Статистически значимыми считали различия при $p < 0,05$.

Исследования выполнены на научном оборудовании ЦКП НО ИБ КарНЦ РАН «Комплексные фундаментальные и прикладные исследования особенностей функционирования живых систем в условиях Севера».

Результаты

Проведенные исследования показали, что при раздельном действии на растения избытка цинка в корнеобитаемой среде или низкой температуры, а также при их одновременном действии замедляется рост побега (табл. 1). При этом уменьшение более чем вдвое (по сравнению с оптимальными условиями роста) высоты побега и его сухой биомассы наблюдали в варианте с избытком цинка (Zn1000, $22^\circ C$) и при совместном действии этих стресс-факторов (Zn1000 + $4^\circ C$). При действии низкой температуры в оптимальных условиях минерального питания (Zn5 + $4^\circ C$) степень ингибирования указанных показателей была менее выраженной, чем в варианте Zn1000, $22^\circ C$.

Помимо роста цинк в высокой концентрации вызывал замедление (на 25 % по сравнению с оптимальными условиями роста) скорости фотосинтеза, что наблюдалось в варианте с избытком металла (Zn1000 + $22^\circ C$) и его одновременном действии с низкой температурой (Zn1000 + $4^\circ C$). Важно отметить, что при действии температуры $4^\circ C$ (Zn5 + $4^\circ C$) растения оказались способными поддерживать скорость процесса на уровне растений, находящихся в оптимальных условиях роста (рис. 1).

Таблица 1. Ростовые показатели растений *Brassica juncea* с. Ника в условиях избытка цинка (1000 мкМ), низкой температуры ($4^\circ C$) и при их одновременном действии

Table 1. Growth indicators of *Brassica juncea* cv. Nika plants under conditions of zinc excess (1000 μM), low temperature ($4^\circ C$) and their simultaneous action

Показатель Indicator	Варианты опыта Variants			
	контроль control	Zn1000, $22^\circ C$	Zn5 + $4^\circ C$	Zn1000 + $4^\circ C$
Высота побега, см Shoot height, cm	15,57 ± 0,29a	6,58 ± 0,16c	10,03 ± 0,18b	6,72 ± 0,09c
Сухая биомасса побега, мг Shoot dry weight, mg	55,00 ± 4,00a	16,80 ± 1,40c	22,00 ± 1,00b	16,60 ± 0,9c

Примечание. Здесь и в табл. 2, а также на рисунках разными латинскими буквами обозначены статистически значимые различия между средними значениями конкретного показателя в разных вариантах опыта при $p < 0,05$.

Note. Here and in table 2, and in figures, different letters indicate statistically significant differences between the average values of a specific indicator in different experimental variants at $p < 0.05$.

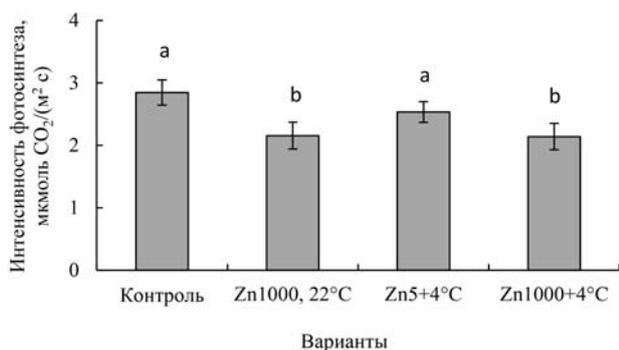


Рис. 1. Интенсивность фотосинтеза растений *Brassica juncea* с. Ника в условиях избытка цинка (1000 мкМ), низкой температуры (4 °С) и при их одновременном действии

Fig. 1. Intensity of photosynthesis of *Brassica juncea* cv. Nika plants under conditions of zinc excess (1000 μM), low temperature (4 °C) and their simultaneous action

Интенсивность фотосинтетических процессов в стрессовых условиях, как известно, во многом зависит от содержания фотосинтетических пигментов [Гавриленко, Жигалова, 2005]. В наших исследованиях обнаружено, что при действии избытка цинка (Zn1000 + 22 °C) содержание хлорофиллов и каротиноидов в листьях растений заметно снижалось по сравнению с контролем (табл. 2). Однако

соотношение хлорофиллов *a* и *b*, а также их содержание в ССК оставалось на уровне контрольных значений. При действии температуры 4 °C в оптимальных условиях минерального питания (Zn5 + 4 °C) содержание пигментов сохранялось практически неизменным, но наблюдалось некоторое увеличение соотношения хлорофиллов *a/b* и уменьшение количества хлорофиллов в ССК. При одновременном действии двух стресс-факторов (Zn1000 + 4 °C) все изученные показатели были на уровне растений, не испытывающих стрессовое воздействие.

В отличие от пигментов значение *Fv/Fm* при действии всех видов стрессового воздействия несколько увеличивалось по сравнению с оптимальными условиями роста, а в варианте с одновременным воздействием двух стрессоров оказалось наиболее высоким (табл. 2).

В ходе исследований также обнаружено, что интенсивность транспирации в большей степени зависела от температуры. В частности, если в присутствии только избытка цинка (Zn1000, 22 °C) скорость процесса снижалась на 17 % по сравнению с оптимальными условиями роста, то в условиях гипотермии (Zn5 + 4 °C) – на 42 % (рис. 2). Совместное же воздействие стресс-факторов (Zn1000 + 4 °C) приводило к замедлению скорости транспирации более чем в 2 раза.

Таблица 2. Содержание пигментов и потенциальный квантовый выход фотохимической активности ФСII в листьях растений *Brassica juncea* с. Ника в условиях избытка цинка (1000 мкМ), низкой температуры (4 °C) и при их одновременном действии

Table 2. Pigment content and potential quantum yield of photochemical activity of PSII in the leaves of *Brassica juncea* cv. Nika under conditions of zinc excess (1000 μM), low temperature (4 °C) and their simultaneous action

Показатель Indicator	Варианты опыта Variants			
	контроль control	Zn1000, 22 °C	Zn5 + 4 °C	Zn1000 + 4 °C
Содержание хлорофилла <i>a</i> , мг/г сырой массы Chlorophyll <i>a</i> content, mg/g wet weight	0,45 ± 0,01a	0,32 ± 0,008b	0,47 ± 0,006a	0,42 ± 0,02a
Содержание хлорофилла <i>b</i> , мг/г сырой массы Chlorophyll <i>b</i> content, mg/g wet weight	0,21 ± 0,009a	0,16 ± 0,007b	0,20 ± 0,005a	0,20 ± 0,009a
Содержание хлорофиллов (<i>a+b</i>), мг/г сырой массы Chlorophyll (<i>a+b</i>) content, mg/g wet weight	0,66 ± 0,023ab	0,48 ± 0,014c	0,68 ± 0,010a	0,61 ± 0,027b
Содержание каротиноидов, мг/г сырой массы Carotenoid content, mg/g wet weight	0,13 ± 0,004a	0,11 ± 0,003b	0,13 ± 0,003a	0,13 ± 0,005a
Соотношение хлорофиллов <i>a/b</i> Chlorophyll ratio <i>a/b</i>	2,17 ± 0,04b	2,07 ± 0,05b	2,38 ± 0,047a	2,18 ± 0,06b
Содержание хлорофиллов в ССК, % Chlorophyll content in the SSC	69,65 ± 1,12a	71,91 ± 1,14a	65,35 ± 0,89b	69,57 ± 1,31a
<i>Fv/Fm</i> потенциальный квантовый выход фотохимической активности ФСII <i>Fv/Fm</i> Potential quantum yield of photochemical activity of PSII	0,759 ± 0,002c	0,769 ± 0,003b	0,797 ± 0,003a	0,809 ± 0,003a

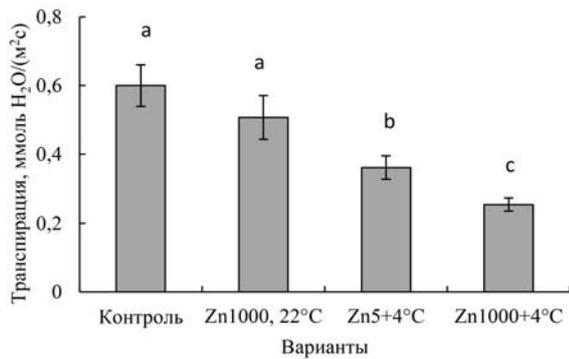


Рис. 2. Интенсивность транспирации растений *Brassica juncea* с. Ника в условиях избытка цинка (1000 мкМ), низкой температуры (4 °С) и при их одновременном действии

Fig. 2. Transpiration rate of *Brassica juncea* cv. Nika plants under conditions of zinc excess (1000 μM), low temperature (4 °C) and their simultaneous action

Уменьшение интенсивности транспирации в условиях действия низкой температуры приводило к значительному повышению значений WUE у растений этих вариантов опыта (Zn5 + 4 °С и Zn1000 + 4 °С) (рис. 3). Избыток цинка в оптимальных температурных условиях (Zn1000, 22 °С) не оказывал сколько-нибудь заметного влияния на этот показатель.

Замедление скорости транспирации и повышение эффективности использования воды позволило растениям в условиях гипотермии и при оптимальном уровне цинка сохранить оводненность тканей листьев на уровне контроля (рис. 4). В отличие от этого в условиях избытка цинка (Zn1000, 22 °С), а также при одновременном воздействии двух стресс-факторов (Zn1000 + 4 °С) она оказалась меньше контрольных значений.

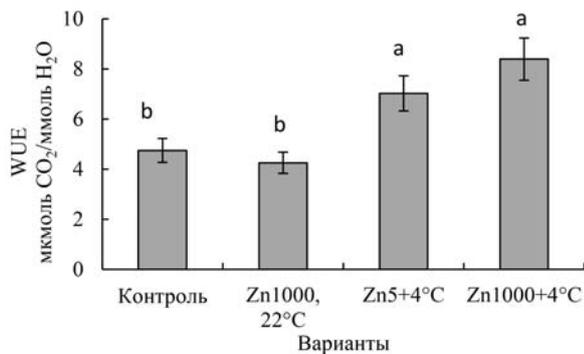


Рис. 3. Эффективность использования воды (WUE) растениями *Brassica juncea* с. Ника в условиях избытка цинка (1000 мкМ), низкой температуры (4 °С) и при их одновременном действии

Fig. 3. Water use efficiency (WUE) of *Brassica juncea* cv. Nika plants under conditions of zinc excess (1000 μM), low temperature (4 °C) and their simultaneous action

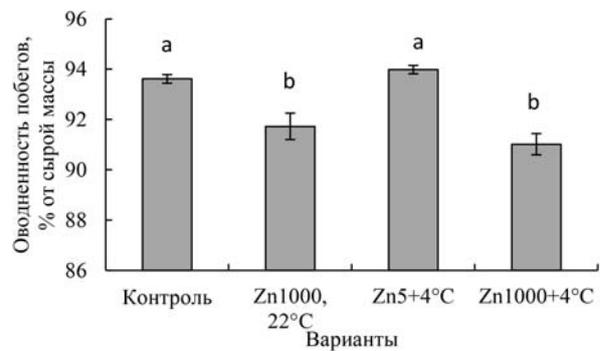


Рис. 4. Оводненность побегов растений *Brassica juncea* с. Ника в условиях избытка цинка (1000 мкМ), низкой температуры (4 °С) и при их одновременном действии

Fig. 4. Water content of shoots of *Brassica juncea* cv. Nika plants under conditions of zinc excess (1000 μM), low temperature (4 °C) and their simultaneous action

Таблица 3. Содержание цинка в растениях *Brassica juncea* с. Ника в условиях избытка цинка (1000 мкМ), низкой температуры (4 °С) и при их одновременном действии

Table 3. Zinc content of *Brassica juncea* cv. Nika plants under conditions of zinc excess (1000 μM), low temperature (4 °C) and their simultaneous action

Показатель Indicator	Варианты опыта Variants			
	контроль control	Zn1000, 22 °C	Zn5 + 4 °C	Zn1000 + 4 °C
Содержание Zn в побеге, мг/кг сухого веса Zn content in shoot, mg/kg dry weight	357 ± 34	4384 ± 356*	326 ± 32	3005 ± 246*
Содержание Zn в корне, мг/кг сухого веса Zn content in root, mg/kg dry weight	2812 ± 230	22721 ± 1823*	1145 ± 97*	18553 ± 1490*

Примечание. * Различия с контролем достоверны при p < 0,05.

Note. * Differences with the control are significant at p < 0.05.

Проведенный химический анализ выявил самое высокое содержание цинка в побеге и корне в варианте Zn1000, 22 °С, которое превышало значение этого показателя у растений в оптимальных условиях роста (Zn5, 22 °С) в 12 раз (табл. 3). Воздействие только низкой температуры (Zn5 + 4 °С) не сказывалось на содержании металла в побеге, но значительно снижало его количество в корне. При одновременном воздействии 4 °С с избытком цинка (Zn1000 + 4 °С) содержание металла возрастало и в надземной массе и в корне (по сравнению с оптимальным уровнем металла), хотя и в меньшей степени, чем при оптимальной температуре (Zn1000, 22 °С).

Обсуждение

Способность растений горчицы сарептской переносить без отрицательных последствий действие высоких концентраций цинка хорошо известна [Marchioli et al., 2004; Balafrej et al., 2020]. Однако большинство имеющихся на сегодняшний день сведений о высокой металлоустойчивости этого вида основываются

на опытах, проведенных при оптимальных температурах. Нами изучено влияние избытка цинка в корнеобитаемой среде на ряд физиолого-биохимических показателей и процессов у растений данного вида при одновременном действии избытка цинка и низкой температуры.

В ходе исследований обнаружено, что оба стресс-фактора как при раздельном, так и при одновременном действии отрицательно сказываются на росте побега у горчицы сарептской (табл. 1, 4). При этом цинк оказывал более сильное отрицательное воздействие на этот процесс, чем низкая температура, что, вероятно, являлось следствием непосредственного воздействия ионов металла на клеточное деление и растяжение, а также нарушения водного режима. В большей степени избыток металла влиял и на ФСА растений, в частности, приводя к уменьшению содержания пигментов и замедлению скорости фотосинтеза. Помимо этого наблюдалось снижение оводненности тканей листа (рис. 4).

Относительно влияния высоких концентраций цинка на ФСА растений семейства Brassicaceae сведения противоречивы. Так, у *B. napus*

Таблица 4. Показатели роста, ФСА и водного обмена растений *Brassica juncea* с. Ника в условиях избытка цинка (1000 мкМ), низкой температуры (4 °С) и при их одновременном действии

Table 4. Growth indices, photosynthetic activity and water exchange of *Brassica juncea* cv. Nika plants under conditions of zinc excess (1000 μM), low temperature (4 °C) and their simultaneous action

Эффект Effect	Варианты опыта Variants		
	Zn1000, 22 °C	Zn5 + 4 °C	Zn1000 + 4 °C
Уменьшение Decrease	высота побега, сухая биомасса побега, интенсивность фотосинтеза, содержание хлорофиллов, содержание каротиноидов, оводненность shoot height, shoot dry weight, intensity of photosynthesis, chlorophyll content, carotenoid content, water content	высота побега, сухая биомасса побега, содержание хлорофиллов в ССК, интенсивность транспирации shoot height, shoot dry weight, chlorophyll content in the SSC, transpiration rate	высота побега, сухая биомасса побега, интенсивность фотосинтеза, интенсивность транспирации, оводненность shoot height, shoot dry weight, intensity of photosynthesis, transpiration rate, water content
Отсутствие изменений No change	соотношение хлорофиллов a/b, содержание хлорофиллов в ССК, интенсивность транспирации, WUE chlorophyll ratio a/b, chlorophyll content in the SSC, transpiration rate, WUE	интенсивность фотосинтеза, содержание хлорофиллов, содержание каротиноидов, оводненность, содержание Zn intensity of photosynthesis, chlorophyll content, carotenoid content, water content, Zn content	содержание хлорофиллов, содержание каротиноидов, соотношение хлорофиллов a/b, содержание хлорофиллов в ССК chlorophyll content, carotenoid content, chlorophyll ratio a/b, chlorophyll content in the SSC
Увеличение Increase	Fv/Fm, содержание Zn Fv/Fm, Zn content	соотношение хлорофиллов a/b, Fv/Fm, WUE chlorophyll ratio a/b, Fv/Fm, WUE	Fv/Fm, WUE, содержание Zn Fv/Fm, WUE, Zn content

Примечание. Fv/Fm – потенциальный квантовый выход фотохимической активности ФСII, WUE – эффективность использования воды.

Note. Fv/Fm – potential quantum yield of photochemical activity of PSII, WUE – water use efficiency.

при использовании концентрации металла 50 мкМ снижается фотосинтетическая активность [Feigl et al., 2016], а при применении концентрации 100 мкМ уменьшается содержание хлорофиллов и каротиноидов [Ghnaya et al., 2009]. В отличие от этого у *B. chinensis* при использовании концентрации цинка 200 мг/кг субстрата содержание хлорофиллов, напротив, возрастало [Yang et al., 2012], а у *Sinapis alba* – сохранялось на уровне контроля даже при применении концентрации 1000 мг/кг субстрата [Soleimannejad et al., 2020]. По мнению авторов, поддержание необходимого уровня зеленых и желтых пигментов и фотосинтетической активности характерно для устойчивых к цинку растений. Высокая металлоустойчивость растений, как известно, обеспечивается целым рядом механизмов, действующих на разных уровнях организации: организменном, тканевом и молекулярно-генетическом. В частности, сохранению высокой активности ФСА и водного режима в присутствии тяжелых металлов способствуют адаптационные изменения мезоструктуры листа и устьичного аппарата, которые различаются в зависимости от вида растений и вида металла, а также от поддержания необходимого количества пигментов и активности ФСII. Кроме того, металлоустойчивость растений обеспечивается активацией экспрессии генов белков, участвующих в синтезе хелаторов, а также генов транспортных белков и субъединиц вакуолярной H⁺-АТФазы, которые участвуют в связывании ионов металла в цитоплазме клеток и их транспорте в вакуоль. Также в адаптации растений к тяжелым металлам значительная роль отводится антиоксидантной системе, компоненты которой защищают клетки растений от окислительного стресса [Казнина, 2016].

Данных о воздействии низкой температуры на растения этого семейства крайне мало. Тем не менее известно, что у растений *Brassica oleracea* (var. *acephala*) при 8 °С уменьшалось содержание хлорофиллов и каротиноидов, что коррелировало со снижением продуктивности [Ljubej et al., 2021a; Šamec et al., 2022]. В наших опытах при воздействии низкой температуры на растения *B. juncea* (вариант Zn5 + 4 °С) скорость фотосинтеза лишь несколько снижалась по сравнению с контролем, чему, очевидно, способствовало поддержание необходимого количества хлорофиллов и каротиноидов, увеличение соотношения хлорофиллов (*a/b*) и потенциального квантового выхода фотохимической активности ФСII (*Fv/Fm*), а также повышение фотосинтетической эффективности использования воды (*WUE*).

При этом и оводненность тканей побега была на уровне растений, находящихся в оптимальных условиях роста.

В отличие от фотосинтеза скорость транспирации в большей степени зависела от температурных условий. Так, в обоих вариантах опыта с воздействием низкой температуры (Zn5 + 4 °С, Zn1000 + 4 °С) наблюдалось замедление интенсивности транспирации, тогда как избыток цинка при оптимальной температуре практически не влиял на этот показатель (рис. 2).

Отметим также, что в условиях избытка цинка содержание металла в листьях *B. juncea* оказалось меньше при температуре 4 °С по сравнению с 22 °С. Отчасти это связано с меньшим поступлением этого элемента, что характерно для холодных условий. Однако в целом оно все равно было гораздо выше, чем в вариантах с его низкой концентрацией. Известно, что у большинства видов сельскохозяйственных растений визуально фиксируемые признаки тех или иных нарушений, обусловленных избытком цинка, наступают уже при его содержании 300–500 мкг/г сухой массы [Кирюшин, 2019]. В отличие от этого у горчицы сарептской даже при концентрациях, превышающих эти величины на порядок, полной остановки роста и накопления биомассы не происходило и не наблюдалось признаков повреждений растений.

Заключение

Проведенные исследования показали, что горчица сарептская способна произрастать в условиях избытка цинка в корнеобитаемой среде, а также характеризуется высокой устойчивостью к низкой температуре, что, в частности, подтверждается ее способностью поддерживать в этих условиях высокую скорость фотосинтеза. Это обеспечивается в том числе сохранением высокого уровня хлорофиллов и каротиноидов, увеличением соотношения хлорофиллов, а также повышением фотосинтетической эффективности использования воды.

Помимо этого установлено, что горчица сарептская хорошо адаптируется и к одновременному воздействию изученных стресс-факторов, один из которых химической природы, а другой – физической. При этом синергетический эффект в их действии отсутствовал. Отметим также и то, что при температуре 4 °С в условиях избытка цинка в корнеобитаемой среде содержание металла в надземных органах растений оказалось гораздо меньше, чем при температуре 22 °С.

Таким образом, на основании полученных данных можно сделать вывод о возможности

использования горчицы сарептской сорта Ника в фиторемедиации загрязненных цинком почв в северных регионах, где кратковременные снижения температуры в течение вегетационного сезона наблюдаются достаточно часто. Однако для более точного утверждения этого требуется проведение дополнительных исследований.

Литература

Гавриленко В. Ф., Жигалова Т. В. Фотосинтез. Физиология растений: учебник для студентов вузов / Под ред. И. П. Ермакова. М.: Академия, 2005. С. 108–211.

Казнина Н. М. Физиолого-биохимические и молекулярно-генетические механизмы устойчивости растений семейства *Roaseae* к тяжелым металлам: Дис. ... докт. биол. наук. Петрозаводск, 2016. 258 с.

Кирюшин В. И. Управление плодородием почв и продуктивностью агроценозов в адаптивно-ландшафтных системах земледелия // Почвоведение. 2019. № 9. С. 1130–1139. doi: 10.1134/S0032180X19070062

Методика определения элементного состава почв, грунтов и донных отложений атомно-эмиссионным и масс-спектральным методами анализа / ИПТМ РАН. Черноголовка, 2002. 34 с.

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

Холопцева Е. С., Казнина Н. М. Влияние повышенных концентраций цинка в корнеобитаемой среде на фотосинтез и водный обмен горчицы белой // Вестник Воронежского государственного аграрного университета. 2023. Т. 16, № 4(79). С. 56–66. doi: 10.53914/issn2071-2243_2023_4_56

Balafrej H., Bogusz D., Triqui Z-El. A., Guedira A., Bendaou N., Smouni A., Fahr M. Zinc hyperaccumulation in plants: A review // Plants. 2020. Vol. 9, no. 5. P. 562. doi: 10.3390/plants9050562

Bortoloti G. A., Baron D. Phytoremediation of toxic heavy metals Brassica plants: a biochemical and physiological approach // Environ. Adv. 2022. Vol. 8. P. 100204. doi: 10.1016/j.envadv.2022.100204

Chasapis C. T., Ntoupa P. S. A., Spiliopoulou C. A., Stefanidou M. E. Recent aspects of the effects of zinc on human health // Arch. Toxicol. 2020. Vol. 94. P. 1443–1460. doi: 10.1007/s00204-020-02702-9

Das S., Sen M., Saha C., Chakraborty D., Das A., Banerjee M., Seal A. Isolation and expression analysis of partial sequences of heavy metal transporters from *Brassica juncea* by coupling high through put cloning with a molecular finger printing technique // Planta. 2011. Vol. 234. P. 139–156. doi: 10.1007/s00425-011-1376-1

Duquène L., Vandenhove H., Tack F., Meers E., Baeten J., Wannijn J. Enhanced phytoextraction of uranium and selected heavy metals by Indian mustard

and ryegrass using biodegradable soil amendments // Sci. Total Environ. 2009. Vol. 407(5). P. 1496–1505. doi: 10.1016/j.scitotenv.2008.10.049

Feigl G., Kolbertn Z., Lehotai N., Molnár A., Ördög A., Bordé A., Laskay G., Erdei L. Different zinc sensitivity of Brassica organs is accompanied by distinct responses in protein nitration level and pattern // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2016. Vol. 125. P. 141–152. doi: 10.1016/j.ecoenv.2015.12.006

Ghnaya A. B., Charles G., Hourmant A., Hamida J. B., Branchard M. Physiological behaviour of four rapeseed cultivar (*Brassica napus* L.) submitted to metal stress // Comptes Rendus. Biologies. 2009. Vol. 332, no. 4. P. 363–370. doi: 10.1016/j.crv.2008.12.001

Repkina N., Nilova I., Kaznina N. Effect of zinc excess in substrate on physiological responses of *Sinapis alba* L. // Plants. 2023. Vol. 12. P. 211. doi: 10.3390/plants12010211

Lichtenthaler H. K., Wellburn A. L. Determination of total carotenoides and chlorophylls *a* and *b* of leaf extracts in different solvents // Biochem. Soc. Trans. 1983. Vol. 11. P. 591.

Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids – pigments of photosynthetic biomembranes // Methods Enzymol. 1987. Vol. 148. P. 350. doi: 10.1016/0076-6879(87)48036-1

Li S., Zeng L., Su Z. Wheat growth, photosynthesis and physiological characteristics under different soil Zn levels // J. Integr. Agr. 2022. Vol. 21, no. 7. P. 1927–1940. doi: 10.1016/S2095-3119(21)63643-2

Ljubej V., Karalija E., Salopek-Sondi B., Šamec D. Effects of short-term exposure to low temperatures on proline, pigments, and phytochemicals level in kale (*Brassica oleracea* var. *acephala*) // Horticulturae. 2021a. Vol. 7. P. 341. doi: 10.3390/horticulturae7100341

Ljubej V., Redovniković I. R., Salopek-Sondi B., Smolko A., Roje S. Šamec D. Chilling and freezing temperature stress differently influence glucosinolates content in *Brassica oleracea* var. *acephala* // Plants. 2021b. Vol. 10. P. 1305. doi: 10.3390/plants10071305

Mahmoudi H., Salah I. B., Zaouali W., Zorrig W., Smaoui A., Ali T., Gruber M., Ouerghi Z., Hosni K. Impact of zinc excess on germination, growth parameters and oxidative stress of sweet basil (*Ocimum basilicum* L.) // Bull. Environ. Contam. Toxicol. 2021. Vol. 106, no. 5. P. 899–907. doi: 10.1007/s00128-021-03188-6

Marchiol L., Assolari S., Sacco P., Zerbi G. Phytoextraction of heavy metals by canoa (*Brassica napus*) and radish (*Raphanus satives*) growth on multicontaminated soil // Environ. Pollut. 2004. Vol. 132. P. 21–27. doi: 10.1016/j.envpol.2004.04.001

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

Moreira H., Pereira S. I. A., Mench M., Garbisu C., Kidd P., Castro P. M. L. Phytomanagement of metal(loid)-contaminated soils: options, efficiency and value // Front. Environ. Sci. 2021. Vol. 9. P. 661423. doi: 10.3389/fenvs.2021.661423

Moustakas M., Dobrikova A., Sperdouli I., Hanč A., Adamakis I. D. S., Moustaka J., Apostolova E. A. Hormetic spatiotemporal photosystem II response mechanism of salvia to excess zinc exposure

// Int. J. Mol. Sci. 2022. Vol. 23. P. 11232. doi: 10.3390/ijms231911232

Pasricha S., Mathur V., Garg A., Lenka S., Verma K., Agarwal S. Molecular mechanisms underlying heavy metal uptake, translocation and tolerance in hyperaccumulators – an analysis. Heavy metal tolerance in hyperaccumulators // Environ. Chall. 2021. Vol. 4. P. 100197. doi: 10.1016/j.envc.2021.100197

Šamec D., Ljubej V., Redovniković I. R., Fistanić S., Salopek-Sondi B. Low temperatures affect the physiological status and phytochemical content of flat leaf kale (*Brassica oleracea* var. *acephala*) sprouts // Foods. 2022. Vol. 11. P. 264. doi: 10.3390/foods11030264

Singh S., Singh V. Effect of rate and source of zinc on yield, quality and uptake of nutrients in Indian mustard (*Brassica juncea*) and soil fertility // Indian J. Agric. Sci. 2017. Vol. 87(12). P. 1701–1705. doi: 10.56093/ijas.v87i12.76517

Solelmannejad Z., Sadeghlpour H. R., Abdol-zadeh A., Golallpour M. Physiological responses of white mustard grown in Zn-contaminated soils // Acta Physiol. Plant. 2020. Vol. 42. P. 131–145.

Tambussi E. A., Bort J., Araus J. L. Water use efficiency in C3 cereals under Mediterranean conditions: A review of physiological aspects // Ann. Appl. Biol. 2007. Vol. 150. P. 307–321.

Xu Q. Q., Sami A., Zhang H., Jin X. Z., Zheng W. Y., Zhu Z. Y., Wu L. I., Lei Y. H., Chen Z. P., Yu Y., Zhang F. G., Zhou K. G., Zhu Z. H. Combined influence of low temperature and drought on different varieties of rapeseed (*Brassica napus* L.) // S. Afr. J. Bot. 2022. Vol. 147. P. 400–414. doi: 10.1016/j.sajb.2022.02.003

Yan L., Tariq S., Cheng Y., Lü Y., Zhang X.-K., Zou X. L. Physiological and molecular responses to cold stress in rapeseed (*Brassica napus* L.) // J. Integr. Agric. 2019. Vol. 18, no. 12. P. 2742–2752. doi: 10.1016/S2095-3119(18)62147-1

Yang H., Zhang J., Li J. Physiological response to zinc pollution of rape (*Brassica chinensis* L.) in paddy soil ecosystem // Adv. Mater. 2012. Vol. 356. P. 39–43. doi: 10.4028/www.scientific.net/AMR.356-360.39

References

Balafrej H., Bogusz D., Triqui Z-El. A., Guedira A., Bendaou N., Smouni A., Fahr M. Zinc hyperaccumulation in plants: A review. *Plants*. 2020;9(5):562. doi: 10.3390/plants9050562

Bortoloti G. A., Baron D. Phytoremediation of toxic heavy metals Brassica plants: a biochemical and physiological approach. *Environ. Adv.* 2022;8:100204. doi: 10.1016/j.envadv.2022.100204

Chasapis C. T., Ntoupa P. S. A., Spiliopoulou C. A., Stefanidou M. E. Recent aspects of the effects of zinc on human health. *Arch. Toxicol.* 2020;94:1443–1460. doi: 10.1007/s00204-020-02702-9

Das S., Sen M., Saha C., Chakraborty D., Das A., Banerjee M., Seal A. Isolation and expression analysis of partial sequences of heavy metal transporters from *Brassica juncea* by coupling high throughput cloning with a molecular fingerprinting technique. *Planta*. 2011;234:139–156. doi: 10.1007/s00425-011-1376-1

Duquène L., Vandenhove H., Tack F., Meers E., Baeten J., Wannijn J. Enhanced phytoextraction of uranium and selected heavy metals by Indian mustard and ryegrass using biodegradable soil amendments. *Sci. Total Environ.* 2009;407(5):1496–1505. doi: 10.1016/j.scitotenv.2008.10.049

Feigl G., Kolbertn Z., Lehotai N., Molnár A., Ördög A., Bordé A., Laskay G., Erdei L. Different zinc sensitivity of Brassica organs is accompanied by distinct responses in protein nitration level and pattern. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 2016;125:141–152. doi: 10.1016/j.ecoenv.2015.12.006

Gavrilenko V. F., Zhigalova T. V. Photosynthesis. Plant physiology: Textbook for students of higher education institutions. Moscow: Akademiya; 2005. P. 108–211. (In Russ.)

Ghnaya A. B., Charles G., Hourmant A., Hamida J. B., Branchard M. Physiological behaviour of four rapeseed cultivar (*Brassica napus* L.) submitted to metal stress. *Comptes Rendus. Biologies.* 2009;332(4):363–370. doi: 10.1016/j.crv.2008.12.001

Kaznina N. M. Physiological, biochemical and molecular genetic mechanisms of resistance of plants of the Poaceae family to heavy metals: DSc (Dr. of Biol.) thesis. Petrozavodsk; 2016. 258 p. (In Russ.)

Kholoptseva E. S., Kaznina N. M. Effect of elevated zinc concentrations in the root-inhabited environment on photosynthesis and water metabolism in white mustard. *Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta = Vestnik of Voronezh State Agrarian University.* 2023;16(4):56–66. (In Russ.)

Kiryushin V. I. Control of soil fertility and productivity of agrocenoses in adaptive landscape farming systems. *Pochvovedenie = Eurasian Soil Science.* 2019;9:1130–1139. (In Russ.). doi: 10.1134/S0032180X19070062

Lichtenthaler H. K., Wellburn A. L. Determination of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of leaf extracts in different solvents. *Biochem. Soc. Trans.* 1983;11:591.

Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids – pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods Enzymol.* 1987;148:350. doi: 10.1016/0076-6879(87)48036-1

Li S., Zeng L., Su Z. Wheat growth, photosynthesis and physiological characteristics under different soil Zn levels. *J. Integr. Agr.* 2022;21(7):1927–1940. doi: 10.1016/S2095-3119(21)63643-2

Ljubej V., Karalija E., Salopek-Sondi B., Šamec D. Effects of short-term exposure to low temperatures on proline, pigments, and phytochemicals level in kale (*Brassica oleracea* var. *acephala*). *Horticulturae.* 2021;7:341. doi: 10.3390/horticulturae7100341

Ljubej V., Redovniković I. R., Salopek-Sondi B., Smolko A., Roje S., Šamec D. Chilling and freezing temperature stress differently influence glucosinolates content in *Brassica oleracea* var. *acephala*. *Plants.* 2021;10:1305. doi: 10.3390/plants10071305

Mahmoudi H., Salah I. B., Zaouali W., Zorrig W., Smaoui A., Ali T., Gruber M., Ouerghi Z., Hosni K. Impact of zinc excess on germination, growth parameters and oxidative stress of sweet basil (*Ocimum basilicum* L.). *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 2021;106(5):899–907. doi: 10.1007/s00128-021-03188-6

Marchiol L., Assolari S., Sacco P., Zerbi G. Phytoextraction of heavy metals by canola (*Brassica napus*) and radish (*Raphanus satives*) growth on multicontaminated soil. *Environ. Pollut.* 2004;132:21–27. doi: 10.1016/j.envpol.2004.04.001

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

Methodology for determining the elemental composition of soils, grounds and bottom sediments using atomic emission and mass spectral methods of analysis. IPTM RAS: Chernogolovka: IPTM RAN; 2002. 34 p. (In Russ.)

Moreira H., Pereira S. I. A., Mench M., Garbisu C., Kidd P., Castro P. M. L. Phytomanagement of metal(loid)-contaminated soils: options, efficiency and value. *Front. Environ. Sci.* 2021;9:661423. doi: 10.3389/fenvs.2021.661423

Moustakas M., Dobrikova A., Sperdouli I., Hanč A., Adamakis I. D. S., Moustaka J., Apostolova E. A. Hormetic spatiotemporal photosystem II response mechanism of salvia to excess zinc exposure. *Int. J. Mol. Sci.* 2022;23:11232. doi: 10.3390/ijms231911232

Pasricha S., Mathur V., Garg A., Lenka S., Verma K., Agarwal S. Molecular mechanisms underlying heavy metal uptake, translocation and tolerance in hyperaccumulator – an analysis. Heavy metal tolerance in hyperaccumulators. *Environ. Chall.* 2021;4:100197. doi: 10.1016/j.envc.2021.100197

Repkina N., Nilova I., Kaznina N. Effect of zinc excess in substrate on physiological responses of *Sinapis alba* L. *Plants.* 2023;12:211. doi: 10.3390/plants12010211

Šamec D., Ljubej V., Redovniković I. R., Fistanić S., Salopek-Sondi B. Low temperatures affect the physiological status and phytochemical content of flat leaf kale (*Brassica oleracea* var. *acephala*) sprouts. *Foods.* 2022;11:264. doi: 10.3390/foods11030264

Singh S., Singh V. Effect of rate and source of zinc on yield, quality and uptake of nutrients in Indian mustard (*Brassica juncea*) and soil fertility. *Indian J. Agric. Sci.* 2017;87(12):1701–1705. doi: 10.56093/ijas.v87i12.76517

Solelmannejad Z., Sadeghpour H. R., Abdol-zadeh A., Golallpour M. Physiological responses of white mustard grown in Zn-contaminated soils. *Acta Physiol. Plant.* 2020;42:131–145.

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., Kolodey 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 centra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS.* 2015;7:54–73. (In Russ.). doi: 10.17076/geo140

Tambussi E. A., Bort J., Araus J. L. Water use efficiency in C3 cereals under Mediterranean conditions: A review of physiological aspects. *Ann. Appl. Biol.* 2007; 150:307–321.

Xu Q. Q., Sami A., Zhang H., Jin X. Z., Zheng W. Y., Zhu Z. Y. Wu L. I., Lei Y. H., Chen Z. P., Yu Y., Zhang F. G., Zhou K. G., Zhu Z. H. Combined influence of low temperature and drought on different varieties of rapeseed (*Brassica napus* L.). *S. Afr. J. Bot.* 2022; 147:400–414. doi: 10.1016/j.sajb.2022.02.003

Yan L., Tariq S., Cheng Y., Lü Y., Zhang X.-K., Zou X. L. Physiological and molecular responses to cold stress in rapeseed (*Brassica napus* L.). *J. Integr. Agric.* 2019;18(12):2742–2752. doi: 10.1016/S2095-3119(18)62147-1

Yang H., Zhang J., Li J. Physiological response to zinc pollution of rape (*Brassica chinensis* L.) in paddy soil ecosystem. *Adv. Mater.* 2012;356:39–43. doi: 10.4028/www.scientific.net/AMR.356-360.39

Поступила в редакцию / received: 01.04.2025; принята к публикации / accepted: 22.04.2025.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Холопцева Екатерина Станиславовна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: holoptseva@krc.karelia.ru

Казнина Наталья Мстиславовна

д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник

e-mail: kaznina@krc.karelia.ru

Батова Юлия Валерьевна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: batova@krc.karelia.ru

Титов Александр Федорович

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

e-mail: titov@krc.karelia.ru

CONTRIBUTORS:

Kholoptseva, Ekaterina

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Kaznina, Natalia

Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher

Batova, Yulia

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Titov, Alexander

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

УДК 616.24-006 : 575.117.2

АНАЛИЗ ЭКСПРЕССИИ ГЕНОВ – РЕГУЛЯТОРОВ ИММУННОГО ОТВЕТА И ВОСПАЛЕНИЯ В ЛЕЙКОЦИТАХ ПЕРИФЕРИЧЕСКОЙ КРОВИ БОЛЬНЫХ САРКОИДОЗОМ ЛЕГКИХ ПРИ ХРОНИЧЕСКОМ ТЕЧЕНИИ ЗАБОЛЕВАНИЯ

И. Е. Малышева^{1*}, Л. В. Топчиева¹, О. В. Балан¹, Э. Л. Тихонович²

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

² Республиканская больница им. В. А. Баранова (ул. Пирогова, 3, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185019)

Проведен сравнительный анализ экспрессии генов, кодирующих белки, участвующие в регуляции иммунного ответа и воспалительных реакций, в группе больных саркоидозом легких (СЛ) с хроническим течением заболевания (II стадия), не получающих лечение, и здоровых людей (контроль). Установлены изменения в экспрессии генов *TLR2*, *TLR4*, *FOXP3*, *RORC*, *NLRP3* в лейкоцитах периферической крови (ЛПК) доноров первой группы по сравнению с контролем. Были повышенными в ЛПК больных по сравнению со здоровыми индивидами уровень транскриптов генов Toll-подобных рецепторов (*TLR2* и *TLR4*) ($p < 0,001$) и содержание мРНК генов *FOXP3*, *RORC*, *NLRP3* ($p < 0,01$). В группе пациентов с саркоидозом легких выявлена тесная связь уровня экспрессии генов *RORC* с содержанием транскриптов генов *FOXP3* ($r = 0,74$; $p = 0,008$), *TLR4* ($r = 0,74$; $p = 0,008$), *TLR2* ($r = 0,76$; $p = 0,006$) и обнаружена положительная корреляция между уровнем экспрессии генов *TLR4* и *FOXP3* ($r = 0,578$; $p = 0,037$), генов *TLR2* и *TLR4* ($r = 0,64$; $p = 0,02$). Повышение содержания транскриптов генов *FOXP3*, *RORC* в ЛПК больных СЛ со стабильным течением без терапии по сравнению со здоровыми индивидами и выявленная их положительная корреляция с уровнем экспрессии генов *TLR2*, *TLR4* свидетельствуют об активации клеток адаптивного и врожденного иммунитета и развитии хронического воспаления при данном заболевании.

Ключевые слова: саркоидоз легких; гранулема; воспаление; Toll-подобные рецепторы; транскрипционные факторы; инфламмосома; экспрессия генов

Для цитирования: Малышева И. Е., Топчиева Л. В., Балан О. В., Тихонович Э. Л. Анализ экспрессии генов – регуляторов иммунного ответа и воспаления в лейкоцитах периферической крови больных саркоидозом легких при хроническом течении заболевания // Труды Карельского научного центра РАН. 2025. № 3. С. 43–51. doi: 10.17076/eb1979

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (FMEN-2022-0009).

**I. E. Malysheva^{1*}, L. V. Topchieva¹, O. V. Balan¹, E. L. Tikhonovich².
ANALYSIS OF THE EXPRESSION OF THE GENES REGULATING IMMUNE
RESPONSE AND INFLAMMATION IN PERIPHERAL BLOOD LEUKOCYTES
OF PATIENTS WITH PULMONARY SARCOIDOSIS DURING CHRONIC
COURSE OF THE DISEASE**

¹ Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences

(11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *i.e.malysheva@yandex.ru

² Republican Hospital named after V. A. Baranov (3 Pirogova St., 185019 Petrozavodsk, Karelia, Russia)

A comparative analysis of the expression of the genes encoding proteins involved in the regulation of immune response and inflammatory reactions in the group of untreated patients with chronic (stage II) pulmonary sarcoidosis (PS) and in healthy people (control) was carried out. The expression of *TLR2*, *TLR4*, *FOXP3*, *RORC*, *NLRP3* genes in peripheral blood leukocytes (PBLs) of PS patients with chronic disease progression receiving no therapy differed from that in healthy individuals. The transcripts of Toll-like receptor genes (*TLR2* and *TLR4*) in PBLs of patients with PS were upregulated compared to healthy controls ($p < 0.001$). The mRNA content of *FOXP3*, *RORC*, *NLRP3* genes in PBLs of PS patients was higher than in healthy individuals ($p < 0.01$). The group of patients with PS exhibited a close correlation between the level of *RORC* gene expression and the content of *FOXP3* ($r = 0.74$; $p = 0.008$), *TLR4* ($r = 0.74$; $p = 0.008$), *TLR2* ($r = 0.76$; $p = 0.006$) transcripts. In this group, a positive correlation was found also between the expression level of *TLR4* and *FOXP3* genes ($r = 0.578$; $p = 0.037$), *TLR2* and *TLR4* genes ($r = 0.64$; $p = 0.02$). The elevated content of *FOXP3* and *RORC* gene transcripts in PBLs of untreated PS patients with a stable course of the disease compared to healthy individuals and their positive correlation with the level of *TLR2* and *TLR4* gene expression point to an activation of adaptive and innate immunity cells and the development of chronic inflammation in this disease.

Keywords: pulmonary sarcoidosis; granuloma; inflammation; Toll-like receptors; transcription factors; inflammasome; gene expression

For citation: Malysheva I. E., Topchieva L. V., Balan O. V., Tikhonovich E. L. Analysis of the expression of the genes regulating immune response and inflammation in peripheral blood leukocytes of patients with pulmonary sarcoidosis during chronic course of the disease. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2025. No. 3. P. 43–51. doi: 10.17076/eb1973

Funding. Studies were funded from the federal budget through state assignment to KarRC RAS (FMEN-2022-0009).

Введение

Воспаление играет важную роль в развитии и прогрессировании многих патологий, в том числе саркоидоза легких (болезнь Бенье-Бека-Шаумана) (СЛ). Это системное иммуновоспалительное заболевание с многообразием клинических проявлений и вариантов течения. Характерным признаком заболевания являются эпителиоидно-клеточные гранулемы, которые могут возникать в любых органах, но наиболее часто (примерно в 90 % случаев) встречаются в легких и средостении [Vaughan et al., 2003]. В настоящее время этиология саркоидоза до конца не установлена. Предполагают, что развитие воспалительного процесса и образование саркоидных гранул возникает у людей с генетически обусловленной чувствительностью к воздействию неустановленного

этиологического фактора(ов). В качестве возможного причинного фактора рассматривают инфекционные агенты. Так, в тканях, взятых от больных саркоидозом, в жидкости бронхоальвеолярного лаважа (БАЛ), а также в саркоидных гранулемах обнаружены нуклеиновые кислоты и белки микроорганизмов [Oswald-Richter et al., 2010; Mortaz et al., 2017; Yamaguchi et al., 2021]. Исследования нескольких научных групп указывают на причастность микобактерий или пропионибактерий к этиологии саркоидоза на основе иммунологических реакций и анализа тканей [Mortaz et al., 2017]. У больных саркоидозом выявлен специфический иммунный ответ на микобактериальные антигены mKatG и ESAT-6 *Mycobacterium tuberculosis* [Yamaguchi et al., 2021]. В средостенных или поверхностных лимфатических узлах пациентов с саркоидозом легких обнаружен более высокий

уровень *Propionibacterium acnes* [Oswald-Richter et al., 2009].

Полагают, что к развитию гранулематозного воспаления и образованию гранул при саркоидозе легких приводит дисрегуляция активности врожденного и адаптивного иммунного ответа [Weeratunga et al., 2024]. Известно, что начальные этапы этого заболевания связаны с активацией макрофагов после взаимодействия инфекционного агента или ассоциированных с повреждением молекул с рецепторами распознавания, к которым относятся трансмембранные белки, такие как Toll-подобные рецепторы (TLRs). Указанные рецепторы играют важную роль в распознавании лигандов молекул микроорганизмов, а также эндогенных молекул, которые образуются при патологических процессах в различных тканях [Nie et al., 2018]. Среди семейства Toll-подобных рецепторов значимую роль в патогенезе саркоидоза легких и в развитии воспаления играют TLR2, TLR4 [Schürmann et al., 2008; Julian et al., 2013]. По данным литературы, дифференцировка макрофагов, участвующих в процессе формирования гранулемы, на провоспалительный M1 или противовоспалительный M2 типы зависит от микроокружения (различных типов Т-клеток, хемокинов, цитокинов). Не исключено, что поляризация макрофагов, которая имеет место при саркоидозе, может зависеть от функциональных особенностей не только паттерн-распознающих вне- и внутриклеточных рецепторов, но и эффекторных систем клеток, участвующих в продукции провоспалительных цитокинов, в частности, олигомеризационной способности инфламмосомы NLRP3. Активация инфламмосом, а именно инфламмосомы NLRP3, приводит к индуцируемому каспазой-1 образованию активных форм провоспалительных цитокинов, таких как IL-1 β , IL-18 [Mortaz et al., 2014], участвующих в дальнейшей активации систем врожденного и адаптивного иммунитета. Среди клеточных элементов адаптивного иммунитета значимую роль в развитии и разрешении воспаления играют эффекторные и супрессорные Т-лимфоциты [Bennett et al., 2019]. Более того, считается, что нарушение их баланса может лежать в основе патогенеза СЛ [Miedema et al., 2024]. Отмечено повышение доли эффекторных Т-хелперов, в частности Th17-клеток, в жидкости БАЛ и периферической крови больных СЛ. Однако как изменяется пул супрессорных Т-лимфоцитов, в частности Т-регуляторных клеток (Treg), при данном заболевании, сказать сложно ввиду противоречивости имеющихся в литературе сведений. В ряде работ отмечено повышение количества

этих клеток в периферической крови больных СЛ [Kachamakova-Trojanowska et al., 2018]. В других же исследованиях, напротив, обнаружено, что Treg-клетки в жидкости БАЛ больных саркоидозом легких функционально дефектны [Kumari et al., 2021]. В исследовании Zhang с соавторами показано, что у больных СЛ количество Treg-клеток в периферической крови выше, чем у условно здоровых людей, и этот показатель коррелирует с активностью заболевания и фиброзным рентгенологическим фенотипом [Zhang et al., 2023]. В то же время количество Treg в жидкости БАЛ у этих пациентов, напротив, значительно ниже, чем у здоровых индивидов. Характерными маркерами Th17-клеток и Т-регуляторных лимфоцитов являются транскрипционные факторы RAR related orphan receptor C (RORC), кодируемый геном *RORC*, и forkhead box P3 (FOXP3), кодируемый геном *FOXP3*. Предположительно, уровень экспрессии генов *RORC* и *FOXP3* в клетках периферической крови может отражать количество циркулирующих клеток, которые способны инфильтрировать ткани легких. Таким образом, важно было оценить, как изменяется уровень экспрессии этих генов у больных СЛ. Оценка экспрессии генов, участвующих в регуляции воспаления, может быть удобным подходом для мониторинга уровня воспалительных процессов при СЛ.

При анализе данных литературы мы видим, что зачастую в группы исследования включены больные СЛ на разных стадиях заболевания, с разной активностью воспалительных процессов и лекарственной терапией. В связи с этим представляется важным подбор однородных по клинической картине исследуемых групп, и в настоящем исследовании мы сформировали две группы: условно здоровых людей (контрольная группа) и больных СЛ с хроническим течением заболевания (II стадия) без терапии.

Цель исследования заключалась в оценке уровня экспрессии генов – регуляторов иммунного ответа и воспаления в лейкоцитах периферической крови (ЛПК) больных саркоидозом легких при хроническом течении заболевания (II стадия) без терапии.

Материалы и методы

Обследовано 45 человек – 20 больных с хроническим течением саркоидоза легких (II стадия заболевания) без терапии (ср. возраст 41,00 \pm 12,56 года) и 25 здоровых людей (контроль) (ср. возраст 45,86 \pm 2,13 года). Уровень экспрессии исследуемых генов изучали в ЛПК.

Диагноз саркоидоз легких установлен в соответствии с критериями на основе клинко-рентгенологических и лабораторных изменений. У всех пациентов саркоидоз (100 %) был верифицирован гистологически на основании исследования биоптата. Больные СЛ со стабильным течением при отсутствии активности данного заболевания находились без терапии и не получали других видов лечения на момент проведения исследования. До проведения исследований письменное информированное согласие было получено от всех пациентов. Критерии исключения из исследования: наличие сахарного диабета, выраженные нарушения функции внутренних органов, а также перенесенные в последний месяц инфекционные заболевания, курение табака, беременность и лактация, алкогольная зависимость, индекс массы тела ≥ 30 кг/м. Работа выполнена с соблюдением этических норм согласно критериям Всемирной ассоциации медицинских редакторов (The World Association of Medical Editors – WAME) и одобрена локальным этическим комитетом ГБУЗ «Республиканская

больница им. В. А. Баранова» г. Петрозаводска, протокол № 165 от 02.11.2023 г. Образцы венозной крови использованы в качестве материала для исследования. Кровь взята утром, натощак.

Для выделения тотальной РНК (тотРНК) использовали реагент для выделения РНК PureZol (Bio-Rad, США). Для удаления остатков ДНК раствор тотРНК обрабатывали ДНКазой («Сибэнзим», Россия) (1 е. а.) при 37 °С в течение 30 мин. Синтез кДНК проводили с помощью набора MMLV RT kit («Евроген», Россия). Методом полимеразной цепной реакции в режиме реального времени (ПЦР-РВ) определяли количество транскриптов исследуемых генов в ЛПК на приборе LightCycler (Roche, Германия). Для проведения исследования использовали наборы qPCRmix-HS SYBR («Евроген», Россия) и праймеры («Синтол», Россия). В качестве референсных генов были выбраны *18sRNA* и *GAPDH*. ПЦР-РВ для каждого образца проводили не менее трех раз. Дизайн праймеров осуществляли в программе Beacon Designer 5.0. Сиквенс праймеров представлен в таблице.

Нуклеотидная последовательность праймеров для ПЦР-РВ

Nucleotide sequence of primers for RT-PCR

Ген Gene	Праймер Primer	Последовательность праймера 5'-3' Primer sequence 5'-3'	Источник Source
<i>18sRNA</i>	прямой forward	agaaacggctaccacatcca	Pinto et al., 2010
	обратный reverse	caccagacttgccctcca	
<i>GAPDH</i>	прямой forward	gaaggtgaaggctcggagtc	Собственный дизайн Authors' design
	обратный reverse	gaagatggtgatgggatttc	
<i>TLR2</i>	прямой forward	tgatggtgtgggtcttgg	Собственный дизайн Authors' design
	обратный reverse	aggctactgttctaagttagg	
<i>TLR4</i>	прямой forward	aggatgattgtgtggtgctc	Собственный дизайн Authors' design
	обратный reverse	ggtaagtgttctgctgag	
<i>FOXP3</i>	прямой forward	gccacaacctgagctctgc	Huang et al., 2013
	обратный reverse	gttcgtccatcctcctttcc	
<i>RORC</i>	прямой forward	ccaaggcagggtcctaatg	Huang et al., 2013
	обратный reverse	gaagtcacatcggtcagg	
<i>NLRP3</i>	прямой forward	ggacaatgacagcatcggtt	Собственный дизайн Authors' design
	обратный reverse	tggtcagtaataagaagatagcgg	

Для статистической обработки данных использовали пакет программ Statgraphics Centurion XVI (v. 16.1.11). Достоверность различий уровня транскриптов гена между группами оценивали с помощью непараметрического U-критерия Вилкоксона – Манна – Уитни. Различия считали достоверными при $p < 0,05$.

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

Результаты

Уровень транскриптов генов Toll-подобных рецепторов (*TLR2*, *TLR4*), гена *NLRP3* (NLR family pyrin domain containing 3) в лейкоцитах периферической крови на фоне хронического течения СЛ был выше, чем у здоровых людей ($p < 0,001$) (рис. 1).

Выявлено повышение содержания мРНК генов *FOXP3*, *RORC* в ЛПК больных людей по сравнению со здоровыми индивидами ($p < 0,01$) (рис. 2). В группе пациентов с СЛ выявлена

тесная связь уровня экспрессии генов *RORC* с содержанием транскриптов гена *FOXP3* ($r = 0,74$; $p = 0,008$), *TLR4* ($r = 0,74$; $p = 0,008$), *TLR2* ($r = 0,76$; $p = 0,006$). В этой же группе обследованных лиц обнаружена положительная корреляция между уровнем экспрессии генов *TLR4* и *FOXP3* ($r = 0,578$; $p = 0,037$), генов *TLR2* и *TLR4* ($r = 0,64$; $p = 0,02$).

Обсуждение

В развитии воспаления при СЛ важную роль играет обнаружение Т-клетками антигена и активация макрофагов с помощью PAMPs (Pathogen-associated molecular patterns) или DAMPs (Damage-associated molecular patterns). В организме PAMPs и DAMPs распознаются с помощью рецепторов клеток иммунной системы PRRs (Pathogen Recognising Receptors), к которым относятся трансмембранные белки, такие как Toll-подобные рецепторы (TLRs) [Barna et al., 2021]. Результаты, полученные в ходе нашего исследования, свидетельствуют о том, что хроническое воспаление, приводящее к формированию второй стадии СЛ,

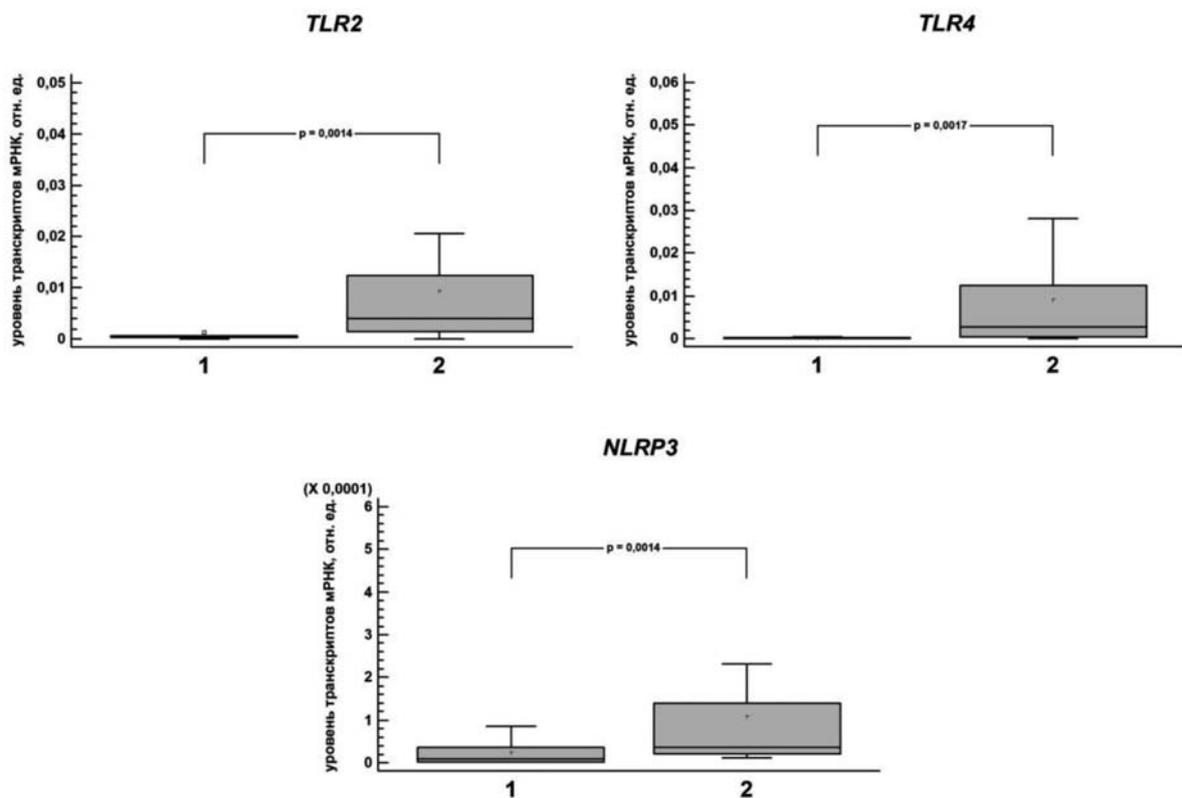


Рис. 1. Уровень транскриптов гена *TLR2*, *TLR4*, *NLRP3* в ЛПК условно здоровых людей (контрольная группа) и у больных саркоидозом легких при хроническом течении заболевания (стадия II) без терапии
Fig. 1. *TLR2*, *TLR4*, *NLRP3* gene transcript levels in the PBL of the conditionally healthy people (the control group) and the patients with chronic pulmonary sarcoidosis (stage II), without treatment

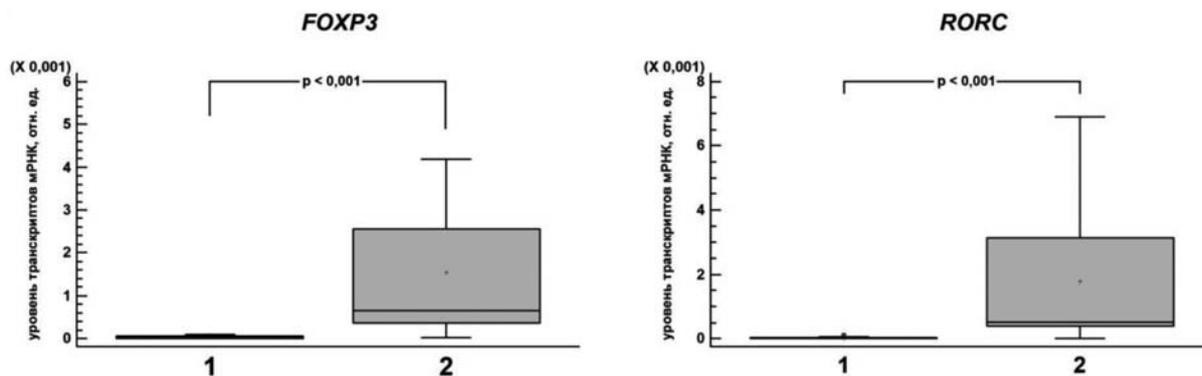


Рис. 2. Уровень транскриптов гена *FOXP3*, *RORC* в ЛПК условно здоровых людей (контрольная группа) и у больных саркоидозом легких при хроническом течении заболевания (стадия II) без терапии

Fig. 2. *FOXP3*, *RORC* gene transcript levels in the PBL of the conditionally healthy people (the control group) and the patients with chronic pulmonary sarcoidosis (stage II), without treatment

связано с увеличением уровня экспрессии генов *TLR2*, *TLR4* и *NLRP3*. В группе больных саркоидозом легких обнаружена положительная корреляция между уровнем экспрессии генов *TLR2* и *TLR4* [Sutterwala et al., 2014]. Полученные нами данные корреспондируют с результатами исследований других авторов. Так, Викен с соавторами наблюдали повышение базового уровня экспрессии генов *TLR2* и *TLR4* в мононуклеарах крови больных саркоидозом [Wikén et al., 2009]. Повышение транскрипционной активности этих генов в ЛПК при СЛ может быть обусловлено увеличением количества клеток врожденного иммунитета, по большей части нейтрофилов. Известно, что нейтрофильно-лимфоцитарное соотношение крови при саркоидозе легких повышается; нейтрофилы присутствуют и в БАЛ, и в гранулемах. Установлена возможность рециркуляции нейтрофилов с вовлечением лимфоузлов (интересно, что для клинической картины саркоидоза легких тоже характерно обширное вовлечение лимфоузлов). Нейтрофилы периферической крови экспрессируют на заметном уровне *TLR4*, *TLR2*, *NLRP3*. Поэтому вполне вероятно, что наблюдаемое повышение уровня экспрессии данных транскриптов в суммарной фракции ЛПК может быть обусловлено и заметным вкладом нейтрофилов (в силу их количественного преобладания). По данным литературы, инициирующие сигналы от Toll-подобных рецепторов, после их взаимодействия с различными PAMPs или DAMPs, через адаптерные молекулы MyD88 (myeloid differentiation factor 88) передаются на соответствующие киназы (p38, IRAK1 и др.). Это, в свою очередь, приводит к дифференциальной активации транскрипционных факторов (NFkB, AP1 и др.), ответственных за экспрессию

различных провоспалительных цитокинов эпителиальными клетками и альвеолярными макрофагами [Mortaz et al., 2017]. Под влиянием медиаторов, продуцируемых активированными Т-лимфоцитами и макрофагами, возникают эпителиоидно-клеточные гранулемы. Формирующееся микроокружение и клеточный состав способствуют поляризации макрофагов фенотипа M1 и M2. При этом наблюдается также значительная активация Т-лимфоцитов, вырабатывающих интерлейкин-2. Вследствие этого происходит активация Т-эффекторных лимфоцитов и продукция ими ряда лимфокинов [Nienhuis, Grutters, 2022]. В образовании гранулемы у больных СЛ со стадией II, по всей видимости, играет роль изменение баланса Т-хелперов первого типа и второго типа (Th1/Th2) при усилении поляризации Т-хелперов в сторону провоспалительного Th1-фенотипа, а также Th17/Treg клеток [Ding et al., 2017]. В нашем исследовании установлено повышение содержания мРНК генов *FOXP3*, *RORC* в ЛПК больных людей по сравнению со здоровыми индивидами. Более того, в группе больных саркоидозом легких выявлена тесная связь уровня экспрессии генов *RORC* с содержанием транскриптов гена *FOXP3*. Эти данные свидетельствуют об активации системы адаптивного иммунитета у больных СЛ. Повышенная экспрессия IL-17A в гранулемах и присутствие Th-клеток IL-17A (+), IL-17A (+) IFN-γ (+) и IL-17A (+) IL-4 (+) в крови и бронхоальвеолярном лаваже у больных СЛ указывает на вовлечение Th17-клеток в индукцию или поддержание гранулемы [Ten Berge et al., 2012; Crouser, 2018]. Усиление воспалительного ответа в данном случае может осуществляться через высвобождение IL-17A и IFNγ

[Ramstein et al., 2016]. Кроме того, в группе пациентов с саркоидозом легких установлена тесная связь уровня экспрессии генов *RORC* с содержанием транскриптов гена *TLR4* и гена *TLR2*. В группе больных СЛ также выявлена положительная корреляция между уровнем экспрессии генов *TLR4* и *FOXP3*. Это свидетельствует о тесной связи системы врожденного и адаптивного иммунитета в развитии СЛ.

Заключение

Экспрессия исследуемых генов иммунного ответа и воспаления в лейкоцитах крови больных саркоидозом легких при хроническом течении заболевания свидетельствует об их вовлечении в патогенез саркоидоза. Вероятно, белковые продукты, кодируемые генами *TLR2*, *TLR4*, *FOXP3*, *RORC*, *NLRP3*, вовлечены в модулирование иммунных реакций, которые могут вносить определенный вклад в развитие процесса воспаления при саркоидозе легких даже в условиях стабилизации состояния (хроническое течение без терапии).

Литература

- Barna B. P., Judson M. A., Thomassen M. J. Inflammatory pathways in sarcoidosis // *Adv. Exp. Med. Biol.* 2021. Vol. 304. P. 39–52. doi: 10.1007/978-3-030-68748-9_3
- Baughman R. P., Lower E. E., du Bois R. M. Sarcoidosis // *Lancet.* 2003. Vol. 361. P. 1111–1118. doi: 10.1016/S0140-6736(03)12888-7
- Bennett D., Bargagli E., Refini R.-M., Rottoli P. New concepts in the pathogenesis of sarcoidosis // *Expert Rev. Respir. Med.* 2019. Vol. 13, no. 10. P. 981–991. doi: 10.1080/17476348.2019.165540
- Crouser E. D. Role of imbalance between Th17 and regulatory T-cells in sarcoidosis // *Curr. Opin. Pulm. Med.* 2018. Vol. 24, no. 5. P. 521–526. doi: 10.1097/MCP.0000000000000498
- Ding J., Dai J., Cai H., Gao Q., Wen Y. Extensively disturbance of regulatory T cells - Th17 cells balance in stage II pulmonary sarcoidosis // *Int. J. Med. Sci.* 2017. Vol. 14, no. 11. P. 1136–1142. doi: 10.7150/ijms.18838
- Huang H., Lu Z., Jiang C., Liu J., Wang Y., Xu Z. Imbalance between Th17 and regulatory T-Cells in sarcoidosis // *Int. J. Mol. Sci.* 2013. Vol. 14, no. 11. P. 21463–21473. doi: 10.3390/ijms141121463
- Julian M. W., Shao G., Schlesinger L. S., Huang Q., Cosmar D. G., Bhatt N. Y., Culver D. A., Baughman R. P., Wood K. L., Crouser E. D. Nicotine treatment improves Toll-like receptor 2 and Toll-like receptor 9 responsiveness in active pulmonary sarcoidosis // *Chest.* 2013. Vol. 143, no. 2. P. 461–470. doi: 10.1378/chest.12-0383
- Kachamakova-Trojanowska N., Jazwa-Kusior A., Szade K., Kasper L., Soja J., Andrychiewicz A., Jakiela B., Plutecka H., Sanak M., Jozkowicz A., Sladek K., Dulak J. Molecular profiling of regulatory T cells in pulmonary sarcoidosis // *J. Autoimmun.* 2018. Vol. 94. P. 56–69. doi: 10.1016/j.jaut.2018.07.012
- Kumari R., Chakraborty S., Jain R., Mitra S., Mohan A., Guleria R., Pandey S., Chaudhury U., Mitra D. K. Inhibiting OX40 restores regulatory T-cell function and suppresses inflammation in pulmonary sarcoidosis // *Chest.* 2021. Vol. 160, no. 3. P. 969–982. doi: 10.1016/j.chest.2021.04.032
- Miedema J., Cinetto F., Smed-Sørensen A., Spagnolo P. The immunopathogenesis of sarcoidosis // *J. Autoimmun.* 2024. Art. 103247. doi: 10.1016/j.jaut.2024.103247
- Mortaz E., Adcock I. M., Abedini A., Kiani A., Kazempour-Dizaji M., Movassaghi M., Garssen J. The role of pattern recognition receptors in lung sarcoidosis // *Eur. J. Pharmacol.* 2017. Vol. 808. P. 44–48. doi: 10.1016/j.ejphar.2017.01.020
- Mortaz E., Masjedi M. R., Tabarsi P., Pourabdollah M., Adcock I. M. Immunopathology of sarcoidosis // *Iran J. Allergy Asthma Immunol.* 2014. Vol. 13, no. 5. P. 300–306.
- Nie X., Kitaoka S., Tanaka K., Segi-Nishida E., Imoto Y., Ogawa A., Nakano F., Tomohiro A., Nakayama K., Taniguchi M., Mimori-Kiyosue Y., Kakizuka A., Narumiya S., Furuyashiki T. The innate immune receptors TLR2/4 mediate repeated social defeat stress-induced social avoidance through prefrontal microglial activation // *Neuron.* 2018. Vol. 99, no. 3. P. 464–479. doi: 10.1016/j.neuron.2018.06.035
- Nienhuis W., Grutters J. Potential therapeutic targets to prevent organ damage in chronic pulmonary sarcoidosis // *Expert Opin. Ther. Targets.* 2022. Vol. 26, no. 1. P. 41–55. doi: 10.1080/14728222.2022.2022123
- Oswald-Richter K. A., Beachboard D. C., Zhan X., Gaskill C. F., Abraham S., Jenkins C., Culver D. A., Drake W. Multiple mycobacterial antigens are targets of the adaptive immune response in pulmonary sarcoidosis // *Respir. Res.* 2010. Vol. 11, no. 1. P. 161. doi: 10.1186/1465-9921-11-161
- Oswald-Richter K. A., Culver D. A., Hawkins C., Hajizadeh R., Abraham S., Shepherd B. E., Jenkins C. A., Judson M. A., Drake W. P. Cellular responses to mycobacterial antigens are present in bronchoalveolar lavage fluid used in the diagnosis of sarcoidosis // *Infect. Immun.* 2009. Vol. 77, no. 9. P. 3740–3748. doi: 10.1128/IAI.00142-09
- Pinto J., Dias V., Zoller H., Porto G., Carmo H., Carvalho F., de Sousa M. Hepcidin messenger RNA expression in human lymphocytes // *Immunology.* 2010. Vol. 130, no. 2. P. 217–230. doi: 10.1111/j.1365-2567.2009.03226.x
- Ramstein J., Broos C. E., Simpson L. J., Ansel K. M., Sun S. A., Ho M. E., Woodruff P. G., Bhakta N. R., Christian L., Nguyen C. P., Antalek B. J., Benn B. S., Hendriks R. W., van den Blink B., Kool M., Koth L. L. IFN- γ -producing T-helper 17.1 cells are increased in sarcoidosis and are more prevalent than T-helper type 1 cells // *Am. J. Respir. Crit. Care Med.* 2016. Vol. 193, no. 11. P. 1281–1291. doi: 10.1164/rccm.201507-1499OC
- Schürmann M., Kwiatkowski R., Albrecht M., Fischer A., Hampe J., Müller-Quernheim J., Schwinger E., Schreiber S. Study of Toll-like receptor gene loci in

sarcoidosis // Clin. Exp. Immunol. 2008. Vol. 152, no. 3. P. 423–431. doi: 10.1111/j.1365-2249.2008.03621.x

Sutterwala F. S., Haasken S., Cassel S. L. Mechanism of NLRP3 inflammasome activation. *Ann. NY Acad. Sci.* 2014. Vol. 1319, no. 1. P. 82–95. doi: 10.1111/nyas.12458

Ten Berge B., Paats M. S., Bergen I. M., van den Blink B., Hoogsteden H. C., Lambrecht B. N., Hendriks R. W., Kleinjan A. Increased IL-17A expression in granulomas and in circulating memory T cells in sarcoidosis // *Rheumatology (Oxford)*. 2012. Vol. 51, no. 1. P. 37–46. doi: 10.1093/rheumatology/ker316

Weeratunga P., Moller D. R., Ho L. P. Immune mechanisms of granuloma formation in sarcoidosis and tuberculosis // *J. Clin. Invest.* 2024. Vol. 134, no. 1. e175264. doi: 10.1172/JCI175264

Wikén M., Grunewald J., Eklund A., Wahlström J. Higher monocyte expression of TLR2 and TLR4, and enhanced pro-inflammatory synergy of TLR2 with NOD2 stimulation in sarcoidosis // *J. Clin. Immunol.* 2009. Vol. 29, no. 1. P. 78–89. doi: 10.1007/s10875-008-9225-0

Yamaguchi T., Costabel U., McDowell A., Guzman J., Uchida K., Ohashi K., Eishi Y. Immunohistochemical detection of potential microbial antigens in granulomas in the diagnosis of sarcoidosis // *J. Clin. Med.* 2021. Vol. 10, no. 5. P. 983. doi: 10.3390/jcm10050983

Zhang H., Jiang D., Zhu L., Zhou G., Xie B., Cui Y., Costabel U., Dai H. Imbalanced distribution of regulatory T cells and Th17.1 cells in the peripheral blood and BALF of sarcoidosis patients: relationship to disease activity and the fibrotic radiographic phenotype // *Front. Immunol.* 2023. Vol. 14. P. 1185443. doi: 10.3389/fimmu.2023.1185443

References

Barna B. P., Judson M. A., Thomassen M. J. Inflammatory pathways in sarcoidosis. *Adv. Exp. Med. Biol.* 2021;304:39–52. doi: 10.1007/978-3-030-68748-9_3

Baughman R. P., Lower E. E., du Bois R. M. Sarcoidosis. *Lancet.* 2003;361:1111–1118. doi: 10.1016/S0140-6736(03)12888-7

Bennett D., Bargagli E., Refini R-M., Rottoli P. New concepts in the pathogenesis of sarcoidosis. *Expert Rev. Respir. Med.* 2019;13:981–991. doi: 10.1080/17476348.2019.165540

Crouser E. D. Role of imbalance between Th17 and regulatory T-cells in sarcoidosis. *Curr. Opin. Pulm. Med.* 2018;24(5):521–526. doi: 10.1097/MCP.0000000000000498

Ding J., Dai J., Cai H., Gao Q., Wen Y. Extensively disturbance of regulatory T cells - Th17 cells balance in stage II pulmonary sarcoidosis. *Int. J. Med. Sci.* 2017;14(11):1136–1142. doi: 10.7150/ijms.18838

Huang H., Lu Z., Jiang C., Liu J., Wang Y., Xu Z. Imbalance between Th17 and regulatory T-Cells in sarcoidosis. *Int. J. Mol. Sci.* 2013;14(11):21463–73. doi: 10.3390/ijms141121463

Julian M. W., Shao G., Schlesinger L. S., Huang Q., Cosmar D. G., Bhatt N. Y., Culver D. A., Baughman R. P., Wood K. L., Crouser E. D. Nicotine treatment improves Toll-like receptor 2 and Toll-like receptor

9 responsiveness in active pulmonary sarcoidosis. *Chest.* 2013;143(2):461–470. doi: 10.1378/chest.12-0383

Kachamakova-Trojanowska N., Jazwa-Kusior A., Szade K., Kasper L., Soja J., Andrychiewicz A., Jakiela B., Plutecka H., Sanak M., Jozkowicz A., Sladek K., Dulak J. Molecular profiling of regulatory T cells in pulmonary sarcoidosis. *J. Autoimmun.* 2018;94:56–69. doi: 10.1016/j.jaut.2018.07.012

Kumari R., Chakraborty S., Jain R., Mitra S., Mohan A., Guleria R., Pandey S., Chaudhury U., Mitra D. K. Inhibiting OX40 restores regulatory T-cell function and suppresses inflammation in pulmonary sarcoidosis. *Chest.* 2021;160(3):969–982. doi: 10.1016/j.chest.2021.04.032

Miedema J., Cinetto F., Smed-Sørensen A., Spagnolo P. The immunopathogenesis of sarcoidosis. *J. Autoimmun.* 2024:103247. doi: 10.1016/j.jaut.2024.103247

Mortaz E., Adcock I. M., Abedini A., Kiani A., Kazempour-Dizaji M., Movassaghi M., Garssen J. The role of pattern recognition receptors in lung sarcoidosis. *Eur. J. Pharmacol.* 2017;808:44–48. doi: 10.1016/j.ejphar.2017.01.020

Mortaz E., Masjedi M. R., Tabarsi P., Pourabdollah M., Adcock I. M. Immunopathology of sarcoidosis. *Iran J. Allergy Asthma Immunol.* 2014;13(5):300–306.

Nie X., Kitaoka S., Tanaka K., Segi-Nishida E., Imoto Y., Ogawa A., Nakano F., Tomohiro A., Nakayama K., Taniguchi M., Mimori-Kiyosue Y., Kakizuka A., Narumiya S., Furuyashiki T. The innate immune receptors TLR2/4 mediate repeated social defeat stress-induced social avoidance through prefrontal microglial activation. *Neuron.* 2018;99(3):464–479. doi: 10.1016/j.neuron.2018.06.035

Nienhuis W., Grutters J. Potential therapeutic targets to prevent organ damage in chronic pulmonary sarcoidosis. *Expert Opin. Ther. Targets.* 2022;26(1):41–55. doi: 10.1080/14728222.2022.2022123

Oswald-Richter K. A., Beachboard D. C., Zhan X., Gaskill C. F., Abraham S., Jenkins C., Culver D. A., Drake W. Multiple mycobacterial antigens are targets of the adaptive immune response in pulmonary sarcoidosis. *Respir. Res.* 2010;11(1):161. doi: 10.1186/1465-9921-11-161

Oswald-Richter K. A., Culver D. A., Hawkins C., Hajizadeh R., Abraham S., Shepherd B. E., Jenkins C. A., Judson M. A., Drake W. P. Cellular responses to mycobacterial antigens are present in bronchoalveolar lavage fluid used in the diagnosis of sarcoidosis. *Infect. Immun.* 2009;77(9):3740–3748. doi: 10.1128/IAI.00142-09

Pinto J., Dias V., Zoller H., Porto G., Carmo H., Carvalho F., de Sousa M. Hepcidin messenger RNA expression in human lymphocytes. *Immunology.* 2010;130(2):217–230. doi: 10.1111/j.1365-2567.2009.03226.x

Ramstein J., Broos C. E., Simpson L. J., Ansel K. M., Sun S. A., Ho M. E., Woodruff P. G., Bhakta N. R., Christian L., Nguyen C. P., Antalek B. J., Benn B. S., Hendriks R. W., van den Blink B., Kool M., Koth L. L. IFN- γ -producing T-helper 17.1 cells are increased in sarcoidosis and are more prevalent than T-helper type 1 cells. *Am. J. Respir. Crit. Care Med.* 2016;193(11):1281–1291. doi: 10.1164/rccm.201507-1499OC

Schürmann M., Kwiatkowski R., Albrecht M., Fischer A., Hampe J., Müller-Quernheim J., Schwinger E.,

Schreiber S. Study of Toll-like receptor gene loci in sarcoidosis. *Clin. Exp. Immunol.* 2008;152(3):423–31. doi: 10.1111/j.1365-2249.2008.03621.x

Sutterwala F. S., Haasken S., Cassel S. L. Mechanism of NLRP3 inflammasome activation. *Ann. NY Acad. Sci.* 2014;1319(1):82–95. doi: 10.1111/nyas.12458

Ten Berge B., Paats M. S., Bergen I. M., van den Blink B., Hoogsteden H. C., Lambrecht B. N., Hendriks R. W., Kleinjan A. Increased IL-17A expression in granulomas and in circulating memory T cells in sarcoidosis. *Rheumatology (Oxford)*. 2012;51(1):37–46. doi: 10.1093/rheumatology/ker316

Weeratunga P., Moller D. R., Ho L. P. Immune mechanisms of granuloma formation in sarcoidosis and tuberculosis. *J. Clin. Invest.* 2024;134(1):e175264. doi: 10.1172/JCI1175264

Wikén M., Grunewald J., Eklund A., Wahlström J. Higher monocyte expression of TLR2 and TLR4, and enhanced pro-inflammatory synergy of TLR2 with NOD2 stimulation in sarcoidosis. *J. Clin. Immunol.* 2009;29(1):78–89. doi: 10.1007/s10875-008-9225-0

Yamaguchi T., Costabel U., McDowell A., Guzman J., Uchida K., Ohashi K., Eishi Y. Immunohistochemical detection of potential microbial antigens in granulomas in the diagnosis of sarcoidosis. *J. Clin. Med.* 2021; 10(5):983. doi: 10.3390/jcm10050983

Zhang H., Jiang D., Zhu L., Zhou G., Xie B., Cui Y., Costabel U., Dai H. Imbalanced distribution of regulatory T cells and Th17.1 cells in the peripheral blood and BALF of sarcoidosis patients: relationship to disease activity and the fibrotic radiographic phenotype. *Front. Immunol.* 2023;14:1185443. doi: 10.3389/fimmu.2023.1185443

Поступила в редакцию / received: 30.10.2024; принята к публикации / accepted: 19.11.2024.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Малышева Ирина Евгеньевна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник
e-mail: i.e.malysheva@yandex.ru

Топчиева Людмила Владимировна

канд. биол. наук, ведущий научный сотрудник
e-mail: topchieva67@mail.ru

Балан Ольга Викторовна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник
e-mail: ovbalan@mail.ru

Тихонович Элла Леонидовна

канд. мед. наук, заведующая отделением респираторной терапии
e-mail: tikhonovich.ella@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Malysheva, Irina

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Topchieva, Lyudmila

Cand. Sci. (Biol.), Leading Researcher

Balan, Olga

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Tikhonovich, Ella

Cand. Sci. (Med.), Head of Department

УДК 577.152.3 : 597.552.512 : 639.37

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА И ИЗМЕНЧИВОСТЬ АКТИВНОСТИ ЛИЗОСОМАЛЬНЫХ ФЕРМЕНТОВ В ОРГАНАХ РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ ПРИ САДКОВОМ ВЫРАЩИВАНИИ

Р. У. Высоцкая*, С. А. Мурзина

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910), *vysotskayaru@gmail.com

Изучена сезонная динамика активности ферментов лизосом в органах форели *Parasalmo mikiss irideus* в процессе товарного выращивания в садках. Рыбу для анализов получали в форелевом хозяйстве, расположенном в Кондопожской губе Онежского озера. В печени, почках, жабрах, скелетных мышцах, селезенке и гонадах рыб определяли активность пяти лизосомальных ферментов: кислой фосфатазы, ДНКазы, РНКазы, β -глюкозидазы и β -галактозидазы. Выявлены отличия по сравнению с аналогичными показателями у форели из естественной среды. У радужной форели, как и у других рыб, в природе в осенне-зимний период с понижением температуры снижается пищевая активность, происходит переход на эндогенное питание. Поддержание физиологических процессов и обеспечение энергией у них происходит за счет внутренних резервов, которые мобилизуются с участием лизосомальных ферментов. Зимой в печени отмечается максимальная активность кислой фосфатазы, которая постепенно снижается к лету. У выращиваемой в садках форели столь четкой зависимости не наблюдается. Возможно, переход на эндогенное питание у них в такой мере, как у диких рыб, не происходит, так как в течение осенне-зимнего сезона осуществляется их регулярное кормление. У самцов садковой форели отмечено снижение активности кислой фосфатазы и ДНКазы в печени в марте и два пика активности в феврале и мае. Это можно связать с тем, что в мае были взяты на анализ самцы V стадии зрелости гонад, в которых сконцентрировано большое число лизосомальных гидролаз, участвующих в оплодотворении. Показана зависимость активности лизосомальных гидролаз от функциональной специфики органов. Высокая активность изученных ферментов выявлена в почках, селезенке и печени – органах, продуцирующих клетки и белки иммунной системы, защищающей организм от негативных абиотических и биотических факторов. Выявлена разная индивидуальная изменчивость ферментов. Наиболее изменчивыми в процессах адаптации к комплексу эндогенных и экзогенных факторов, воздействующих на выращиваемую форель, оказались гликозидазы. Обсуждается участие лизосом в катаболических и анаболических процессах, экзоцитозе вредных продуктов метаболизма и ксенобиотиков.

Ключевые слова: лизосомальные ферменты; радужная форель; условия выращивания; адаптация; рыбоводство в озерах Карелии

Для цитирования: Высоцкая Р. У., Мурзина С. А. Сезонная динамика и изменчивость лизосомальных ферментов в органах радужной форели при садковом выращивании // Труды Карельского научного центра РАН. 2025. № 3. С. 52–63. doi: 10.17076/eb2053

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания (тема FMEN-2022-0006).

R. U. Vysotskaya*, S. A. Murzina. SEASONAL DYNAMICS AND VARIABILITY OF LYSOSOMAL ENZYME ACTIVITIES IN ORGANS OF CAGE-REARED RAINBOW TROUT

*Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *vysotskayaru@gmail.com*

The study investigated the seasonal dynamics of lysosomal enzyme activity in organs of cage-reared trout *Parasalmo mikiss irideus*. Fish samples for the analysis were obtained from a trout farm located in Kondopoga Bay of Lake Onega. The activity of 5 lysosomal enzymes (acid phosphatase, DNase, RNase, β -glucosidase, and β -galactosidase) was determined in the liver, kidneys, gills, skeletal muscles, spleen and gonads of the fish. Differences were revealed in comparison with corresponding indices in free-living trout. Similarly to other fishes in the wild, as the temperature drops towards the winter, rainbow trout lowers its foraging activity and switches over to endogenous nutrition. The physiological processes are maintained and energy is provided due to internal reserves, which are mobilized with the engagement of lysosomal enzymes. In winter, the liver exhibits the highest activity of acid phosphatase, which gradually declines towards the summer. In cage-reared trout, no such clear pattern is observed. The transition to endogenous nutrition in them is likely not so profound as in wild fish, since they are fed during the season, although less often. In male cage trout, the activity of acid phosphatase and DNase in liver showed a decrease in March and two peaks in February and May. This can be attributed to the fact that the May sample comprised males in stage V of gonad maturity, with a content of lysosomes involved in fertilization. The activity of lysosomal hydrolases in organs was shown to be function-specific. High activity of the studied enzymes was detected in kidneys, spleen and liver – the organs that produce cells and proteins of the immune system, which protects the body from adverse abiotic and biotic impacts. The enzymes were found to differ in individual variability. Glycosidases proved to be the most variable in the course of the trout's adaptation to the combination of endogenous and exogenous impacts. The involvement of lysosomes in catabolic and anabolic processes, in exocytosis of harmful metabolic products and xenobiotics is discussed.

Keywords: lysosomal enzymes; rainbow trout; cultivation conditions; adaptation; fish farming in lakes of Karelia

For citation: Vysotskaya R. U., Murzina S. A. Seasonal dynamics and variability of lysosomal enzyme activities in organs of cage-reared rainbow trout. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2025. No. 3. P. 52–63. doi: 10.17076/eb2053

Funding. The study was funded from the Russian federal budget through state assignment to KarRC RAS (FMEN-2022-0006).

Введение

Древнейшее занятие людей по выращиванию рыбы и других гидробионтов в современном мире поставлено на индустриальную основу и представляет собой значительный сегмент в социально-экономической жизни общества многих стран мира [Рыжков, Кучко, 2008; Остроумова, 2012]. Аквакультура наряду с решением таких важных проблем, как сохранение биоразнообразия, восстановление запасов ценных видов рыб и других биологических ресурсов, способствует укреплению продовольственной безопасности

страны, обеспечивая население полноценной рыбной продукцией [Ужахова, Вакорин, 2019].

Ученые и практики работают над улучшением пищевой ценности культивируемой рыбы для потребления человеком. Рыбная продукция – это полноценный по аминокислотному составу легкоусвояемый белок, витамины, минеральные вещества, незаменимые жирные кислоты и другие биологически активные вещества [Остроумова, 2012; Khalili Tilami, Sampels, 2018; Васильева и др., 2023].

Карелия, озерность которой составляет 21 %, по климатическим условиям (длительный

световой день в период вегетации, оптимальная температура, большие запасы чистой прозрачной воды) оказалась весьма подходящим регионом для развития садкового выращивания форели. С начала 80-х годов прошлого века до настоящего времени объемы товарного форелеводства возросли до нескольких десятков тысяч тонн и составляют более 70 % ее производства в России [Стерлигова и др., 2018]. Интенсивное развитие садкового выращивания рыбы в естественных условиях оказывает значительное влияние на озерные экосистемы в местах расположения садков. Основными источниками загрязнения при этом являются несъеденный корм, продукты метаболизма, взвешенное вещество. Это влечет за собой снижение прозрачности воды, ухудшение кислородного режима, изменения продукции фитопланктона, видового состава зоопланктона, бентоса и рыбного населения [Михайленко, Стерлигова, 2021]. Эти и другие изменения в окружающей среде оказывают негативное влияние и на самих выращиваемых в садках рыб. Кроме того, повышенная плотность посадки, транспортировка и пересадка молоди на разных стадиях в ходе технологического цикла, некачественные корма могут способствовать развитию заболеваний разной этиологии и ослаблению иммунитета рыб [Рыжков и др., 2007]. Для минимизации проявления негативных воздействий указанных факторов ведутся исследования по разработке сбалансированных кормов для разных возрастов рыб, режимов кормления, мер по профилактике и лечению болезней, а также по укреплению их иммунитета [Hanson, Larsson, 2007; Рыжков и др., 2007; Остроумова, 2012; Дзюбук и др., 2015; Матросова и др., 2023]. Конечная цель этих работ – улучшение качества рыбной продукции, полезной и безопасной для здоровья человека.

В защитных и приспособительных реакциях организма при воздействии неблагоприятных факторов среды важную роль играют лизосомальные ферменты, являющиеся весьма чувствительными маркерами экологического стресса [Moore, 2008; Высоцкая, Немова, 2008]. Участие лизосомальных ферментов в адаптивных реакциях рыб при их товарном производстве исследовано недостаточно. Целью данной работы являлось изучение сезонной динамики лизосомальных гидролаз в органах радужной форели при выращивании в садках.

Материалы и методы

Исследования выполнены с использованием научного оборудования Центра коллективного пользования Федерального исследовательского

центра «Карельский научный центр Российской академии наук». Объектом исследования являлась радужная форель из семейства лососевых (*Salmonidae*), относящаяся к роду *Oncorhynchus* или *Parasalmo* [Аннотированный..., 1998; Рыжков, Кучко, 2008]. В данной работе изучена радужная форель *Parasalmo mykiss irideus*, Walbaum, 1792, которая, как показала практика, является перспективным и экономически выгодным видом при садковом выращивании в условиях Карелии [Стерлигова и др., 2018].

В течение ряда лет рыбу для исследований получали в хозяйстве по товарному выращиванию форели в садках, расположенных в Кондопожской губе Онежского озера, в районе Сунского каскада ГЭС. Для анализов были взяты двух- и трехгодовики радужной форели массой от 0,6 до 2,6 кг (в среднем $1,68 \pm 0,07$ кг) и длиной тела от 33 до 55 см (в среднем $45,4 \pm 0,83$ см). Полученные данные сравнивали с аналогичными показателями живших в естественных условиях годовиков форели, отловленных в Кимасозере, имевших массу тела от 104 до 250 г (в среднем $140 \pm 7,6$ г) и длину от 18,5 до 23 см (в среднем $21 \pm 0,32$ см).

Определение активности ферментов проводили в печени, почках, жабрах, скелетных мышцах, селезенке и гонадах рыб. Навески исследуемых органов гомогенизировали в 0,25 М растворе сахарозы, содержащем 0,001 М ЭДТА и 0,1 % неионного детергента тритона X-100, разрушающего внутриклеточные мембраны (в том числе лизосомальные) и связь некоторых ферментов с мембранами. Гомогенаты подвергали центрифугированию при 10000 г, в надосадочной жидкости определяли активность лизосомальных гидролаз: кислой фосфатазы, ДНКазы, РНКазы, β -глюкозидазы и β -галактозидазы.

Активность кислой фосфатазы (КФ 3.1.3.2) определяли по методу Баррета и Хита [1980], используя в качестве субстрата β -глицерофосфат натрия на ацетатном буфере (рН 4,8). Активность фермента выражали в микрограммах неорганического фосфора (P_{in}), количество которого рассчитывали после реакции с хромогенным реактивом [Kahovcova, Odavic, 1969]. Активность кислой ДНКазы (КФ 3.1.4.6) определяли по методу Покровского и Арчакова [1968], РНКазы (КФ 3.1.4.23) – Левицкого с соавторами [1973]. Субстратами служили 0,1% растворы дезоксирибонуклеиновой кислоты (рН 5,0) и рибонуклеиновой кислоты (рН 5,2) в ацетатном буфере соответственно. Количество низкомолекулярных фрагментов нуклеиновых кислот, образующихся при их гидролизе

нуклеазами, определяли спектрофотометрически при 260 нм. Активность ферментов выражали в условных единицах ΔD_{260} . Для выявления активности β -глюкозидазы (КФ 3.2.1.21) использовали метод Покровского с соавторами [1971], субстратом служил раствор пара-нитрофенил- β ,D-глюкопиранозида в цитратном буфере (рН 5,0). Активность β -галактозидазы (КФ 3.2.1.23) определяли методом, предложенным Барретом и Хитом [1980], используя в качестве субстрата пара-нитрофенил- β ,D-галактопиранозид (рН 4,0). Активность гликозидаз выражали в микромолях пара-нитрофенола, образующегося в ходе реакции. Расчет активности ферментов проводили на 1 г сырой массы ткани в минуту.

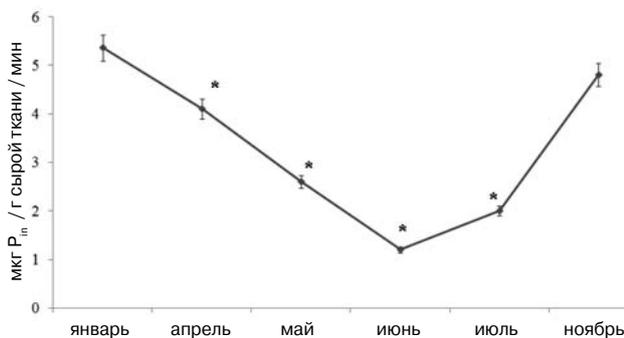


Рис. 1. Сезонная динамика активности кислой фосфатазы в печени радужной форели в естественной среде. * Различия по сравнению с январскими показателями статистически значимы при $p \leq 0,05$

Fig. 1. Seasonal dynamics of acid phosphatase activity ($\mu\text{g P}_{in} / \text{g wet tissue} / \text{min}$) in the liver of rainbow trout in the natural environment. *Differences compared to January indicators are statistically significant at $p \leq 0.05$

Полученные результаты обработаны методами вариационной статистики и представлены в работе в виде средних значений и их ошибок ($M \pm m$). Сравнение биохимических показателей между разными группами рыб проводили с применением непараметрического критерия U Вилкоксона – Манна – Уитни [Гублер, Генкин, 1969]. Различия считали статистически значимыми при $p \leq 0,05$.

Результаты

Полученные в ходе исследований данные показали, что, по сравнению с динамикой активности ферментов у живущей в естественных условиях радужной форели, у садковых рыб изменение активности лизосомальных гидролаз носит другой характер. При этом выявлены отличия в зависимости от пола и стадии зрелости гонад. Так, у годовиков форели из естественных условий активность кислой фосфатазы в печени с января по май плавно снижалась, а затем повышалась к осени (рис. 1). У рыб, выращиваемых в садках, активность этого фермента была на более высоком уровне в феврале и мае у самцов и в марте у самок (рис. 2).

Установлено также, что в разных органах активность одноименных ферментов изменялась по-разному (табл. 1). Например, активность ДНКазы была на высоком уровне в течение всего периода наблюдений в почках, значительно повышалась в феврале и мае в печени и жабрах. В мае наблюдалась наиболее высокая активность этого фермента в гонадах и мышцах самцов. Повышенные значения РНКазы выявлены в почках и печени самцов форели в феврале, в гонадах и жабрах в декабре.

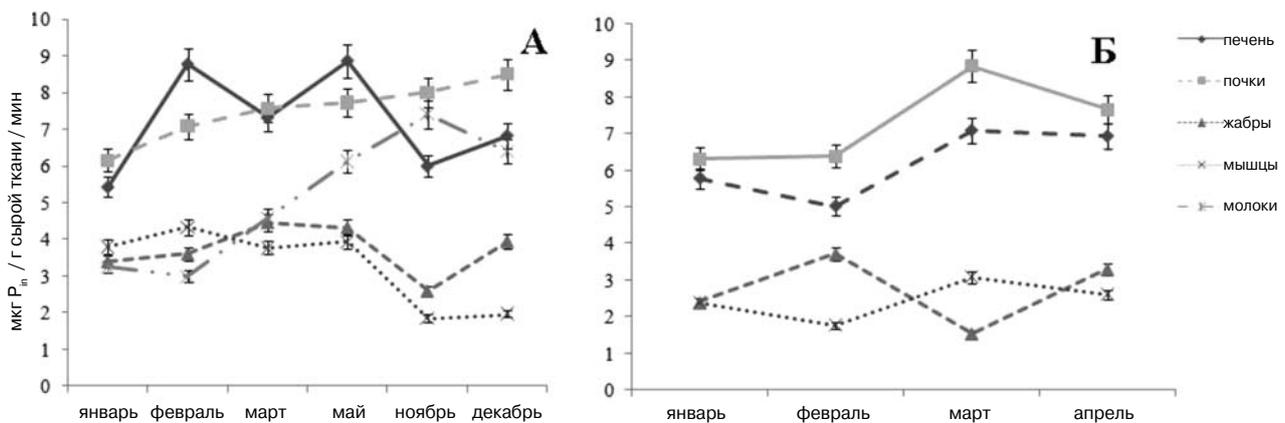


Рис. 2. Сезонная динамика активности кислой фосфатазы в органах самцов (А) и самок (Б) выращиваемой в садках радужной форели

Fig. 2. Seasonal dynamics of acid phosphatase activity ($\mu\text{g P}_{in} / \text{g wet tissue} / \text{min}$) in the organs of male (A) and female (B) rainbow trout reared in cages

Таблица 1. Сезонная динамика активности лизосомальных ферментов в органах самцов радужной форели, выращиваемой в садках (M ± m, n = 5–20)

Table 1. Seasonal dynamics of lysosomal enzyme activity in the organs of male rainbow trout reared in cages (M ± m, n = 5–20)

Орган Organ	Месяц, стадия зрелости Month, stage of maturity					
	I, ♂ ₅	II, ♂ ₄	III, ♂ ₂₋₃	V, ♂ ₅	XI, ♂ ₃	XII, ♂ ₂₋₃
ДНКаза, Δ D ₂₆₀ / г сырой ткани / мин DNase, Δ D ₂₆₀ / g wet tissue / min						
Печень Liver	0,96 ± 0,054	1,49 ± 0,07	0,93 ± 0,054*	1,40 ± 0,09	0,39 ± 0,019*	0,68 ± 0,043*
Почки Kidneys	1,58 ± 0,057	1,59 ± 0,108	1,71 ± 0,071	1,71 ± 0,046*	–	1,43 ± 0,37*
Жабры Gills	0,707 ± 0,015	0,85 ± 0,065	0,56 ± 0,039*	0,83 ± 0,061	0,42 ± 0,063*	0,973 ± 0,03*
Мышцы Muscles	0,364 ± 0,021	0,064 ± 0,004*	0,107 ± 0,015*	0,460 ± 0,033	0,20 ± 0,044*	0,293 ± 0,033
Молоки Milt	0,954 ± 0,012	0,314 ± 0,026*	0,769 ± 0,009*	1,60 ± 0,219	1,27 ± 0,022*	1,13 ± 0,014*
РНКаза, Δ D ₂₆₀ / г сырой ткани / мин RNase, Δ D ₂₆₀ / g wet tissue / min						
Печень Liver	1,496 ± 0,038	1,61 ± 0,081	0,83 ± 0,016*	1,33 ± 0,081*	1,434 ± 0,033	1,01 ± 0,038*
Почки Kidneys	1,548 ± 0,044	1,87 ± 0,051*	1,19 ± 0,049*	1,41 ± 0,054*	1,45 ± 0,031	1,63 ± 0,110
Жабры Gills	0,456 ± 0,042	0,37 ± 0,028*	0,39 ± 0,028*	0,44 ± 0,046	0,663 ± 0,038	0,884 ± 0,034*
Мышцы Muscles	0,226 ± 0,005	0,034 ± 0,004*	0,383 ± 0,011	0,287 ± 0,042	0,498 ± 0,308*	0,220 ± 0,018
Молоки Milt	0,408 ± 0,011	0,151 ± 0,012*	0,307 ± 0,019*	0,618 ± 0,125	0,152 ± 0,021*	0,619 ± 0,037*
β-глюкозидаза, мкМ пара-нитрофенола / г сырой ткани / мин β-glucosidase μM para-nitrophenol / g wet tissue / min						
Печень Liver	0,009 ± 0,001	0,011 ± 0,001	0,011 ± 0,001	0,006 ± 0,001*	0,032 ± 0,008*	0,010 ± 0,001*
Почки Kidneys	0,021 ± 0,002	0,011 ± 0,001*	0,005 ± 0,001*	0,003 ± 0,001*	–	0,034 ± 0,001*
Жабры Gills	0,002 ± 0,000	0,015 ± 0,001	0,010 ± 0,001	0,009 ± 0,001*	0,048 ± 0,007*	0,039 ± 0,002*
Мышцы Muscles	0,017 ± 0,000	0,022 ± 0,0005	0,017 ± 0,001	0,017 ± 0,0009	0,108 ± 0,018*	0,180 ± 0,013*
Молоки Milt	0,015 ± 0,000	0,021 ± 0,001	0,008 ± 0,001*	0,015 ± 0,001	0,032 ± 0,001*	0,076 ± 0,002*
β-галактозидаза, мкМ пара-нитрофенола / г сырой ткани / мин β-galactosidase μM para-nitrophenol / g wet tissue / min						
Печень Liver	0,015 ± 0,001	0,049 ± 0,006	0,042 ± 0,001	0,065 ± 0,006	0,078 ± 0,002*	0,128 ± 0,008*
Почки Kidneys	0,087 ± 0,004	0,093 ± 0,006	0,101 ± 0,008	0,115 ± 0,001*	–	0,185 ± 0,008*
Жабры Gills	0,026 ± 0,001	0,025 ± 0,002	0,034 ± 0,001	0,031 ± 0,001*	0,186 ± 0,029*	0,051 ± 0,002*
Мышцы Muscles	0,003 ± 0,000	0,003 ± 0,001	0,004 ± 0,0004	0,007 ± 0,001*	0,003 ± 0,001	0,034 ± 0,010*
Молоки Milt	0,016 ± 0,000	0,020 ± 0,001	0,029 ± 0,001	0,027 ± 0,002*	0,092 ± 0,005*	0,058 ± 0,003*

Примечание. *Различия по сравнению с показателями января статистически значимы при p ≤ 0,05; (-) – нет данных.

Note. *Differences compared to January indicators are statistically significant at p ≤ 0.05; (-) – no data.

У самок радужной форели отмечено значительное возрастание активности РНКазы в жабрах, печени и обеих нуклеаз в почках в марте (табл. 2). В феврале у самок повышенная активность ДНКазы выявлена в печени и

жабрах. Обращает на себя внимание высокий уровень активности β -глюкозидазы в почках и мышцах самок с февраля по апрель. В марте отмечен пик активности другой гликозидазы – β -галактозидазы – в почках, печени и жабрах.

Таблица 2. Динамика активности лизосомальных ферментов в разных органах самок радужной форели в зимне-весенний период ($M \pm m$, $n = 5-20$)

Table 2. Dynamics of lysosomal enzyme activity in different organs of female rainbow trout in the winter-spring period ($M \pm m$, $n = 5-20$)

Орган Organ	Месяц, стадия зрелости Month, stage of maturity			
	I, ♀ ₅	II, ♀ ₁	III, ♀ ₄₋₅	IV, ♀ ₁₋₂
Печень Liver	ДНКазы, ΔD_{260} / г сырой ткани / мин DNase, ΔD_{260} / g wet tissue / min			
	1,358 \pm 0,046	1,343 \pm 0,046	1,068 \pm 0,035*	1,119 \pm 0,114
Почки Kidneys	1,90 \pm 0,021	1,70 \pm 0,052*	2,53 \pm 0,069	2,10 \pm 0,044*
Жабры Gills	0,57 \pm 0,016	1,30 \pm 0,028*	1,03 \pm 0,033*	0,571 \pm 0,017
Мышцы Muscles	0,256 \pm 0,009	0,388 \pm 0,050*	0,174 \pm 0,022*	0,331 \pm 0,019*
РНКаза, ΔD_{260} / г сырой ткани / мин RNase, ΔD_{260} / g wet tissue / min				
Печень Liver	1,083 \pm 0,05	1,12 \pm 0,05	2,63 \pm 0,14*	1,396 \pm 0,17*
Почки Kidneys	1,40 \pm 0,057	1,10 \pm 0,03*	2,80 \pm 0,18	1,90 \pm 0,067*
Жабры Gills	0,74 \pm 0,024	0,71 \pm 0,021	1,24 \pm 0,028*	0,041 \pm 0,012*
Мышцы Muscles	0,259 \pm 0,016	0,35 \pm 0,022*	0,411 \pm 0,014*	0,180 \pm 0,012*
β -глюкозидаза, мкМ пара-нитрофенола / г сырой ткани / мин β -glucosidase, μ M para-nitrophenol / g wet tissue / min				
Печень Liver	0,015 \pm 0,001	0,019 \pm 0,001*	0,024 \pm 0,003*	0,017 \pm 0,001*
Почки Kidneys	0,23 \pm 0,008	0,185 \pm 0,041	0,186 \pm 0,023*	0,120 \pm 0,016*
Жабры Gills	0,100 \pm 0,007	0,023 \pm 0,002*	0,049 \pm 0,002*	0,043 \pm 0,001*
Мышцы Muscles	0,054 \pm 0,007	0,272 \pm 0,012*	0,114 \pm 0,016*	0,197 \pm 0,022*
β -галактозидаза, мкМ пара-нитрофенола / г сырой ткани / мин β -galactosidase, μ M para-nitrophenol / g wet tissue / min				
Печень Liver	0,025 \pm 0,001	0,027 \pm 0,002	0,058 \pm 0,003*	0,019 \pm 0,001*
Почки Kidneys	0,125 \pm 0,008	0,168 \pm 0,004*	0,247 \pm 0,008	0,053 \pm 0,002*
Жабры Gills	0,097 \pm 0,007	0,017 \pm 0,001*	0,056 \pm 0,003*	0,014 \pm 0,001*
Мышцы Muscles	0,004 \pm 0,0007	0,008 \pm 0,0015*	0,005 \pm 0,003*	0,007 \pm 0,003

Примечание. *Различия по сравнению с показателями января статистически значимы при $p \leq 0,05$.

Note. *Differences compared to January indicators are statistically significant at $p \leq 0.05$.

У самцов достоверное ($p \leq 0,05$) повышение активности обеих гликозидаз происходило в жабрах, гонадах и мышцах в ноябре.

На высоком уровне сохранялась активность кислой фосфатазы, РНКазы и ДНКазы в селезенке в течение всего зимне-весеннего периода (табл. 3).

В данном исследовании изучена индивидуальная изменчивость лизосомальных гидролаз под влиянием комплекса факторов,

воздействующих на выращиваемых в садках рыб (табл. 4). Наиболее изменчивыми в процессах адаптации оказались гликозидазы. Так, активность β -гликозидазы в ряде случаев в несколько раз превышала средние значения в печени и селезенке форели, а активность β -галактозидазы заметно отклонялась от средних показателей в почках и мышцах. При этом отклонение активности в сторону снижения, как правило, было меньше, чем в сторону повышения.

Таблица 3. Активность лизосомальных ферментов в селезенке самцов радужной форели, выращенной в садках ($n = 7$)

Table 3. Lysosomal enzyme activity in the spleen of cage-reared male rainbow trout ($n = 7$)

Фермент Enzyme	Месяц, стадия зрелости Month, stage of maturity		
	I, ♂ ₅	II, ♂ ₄	III, ♂ ₂₋₃
Кислая фосфатаза, мкг P _{in} / г сырой ткани / мин Acid phosphatase, μgP _{in} / 1 g wet tissue / min	6,17 ± 0,12	8,40 ± 0,16	7,26 ± 0,15
ДНКаза, Δ D ₂₆₀ / г сырой ткани / мин DNase, Δ D ₂₆₀ / 1 g wet tissue / min	0,751 ± 0,061	2,716 ± 0,079	0,905 ± 0,088*
РНКаза, Δ D ₂₆₀ / г сырой ткани / мин RNase, Δ D ₂₆₀ / 1 g wet tissue / min	0,932 ± 0,037	1,471 ± 0,042	0,705 ± 0,060*
β -гликозидаза, мкМ пара-нитрофенола / г сырой ткани / мин β -glucosidase, μM para-nitrophenol / 1 g wet tissue / min	0,033 ± 0,001	0,038 ± 0,004	0,034 ± 0,005
β -галактозидаза, мкМ пара-нитрофенола / г сырой ткани / мин β -galactosidase, μM para-nitrophenol / 1 g wet tissue / min	0,059 ± 0,002	0,057 ± 0,000*	0,071 ± 0,005

Примечание. *Различия по сравнению с показателями января статистически значимы при $p \leq 0,05$.

Note. *Differences compared to January indicators are statistically significant at $p \leq 0.05$.

Таблица 4. Изменчивость активности лизосомальных ферментов (-/+) в органах форели при адаптации к условиям выращивания в садках, в % к среднему значению (M)

Table 4. Variability of the activity of lysosomal enzymes (-/+) in trout organs during adaptation to growing conditions, in % of average value (M)

Орган Organ	Кислая фосфатаза Acid phosphatase	ДНКаза DNase	РНКаза RNase	β -гликозидаза β -glucosidase	β -галактозидаза β -galactosidase	Все ферменты в органе All enzymes in the organ
Печень Liver	-15/+20	-31/+31	-27/+32	-60/+382	-48/+86	-36/+110
Почки Kidneys	-12/+19	-20/+18	-19/+24	-79/+80	-39/+153	-34/+59
Жабры Gills	-23/+16	-27/+38	-43/+60	-62/+62	-58/+115	-43/+58
Мышцы Muscles	-26/+20	-34/+34	-27/+48	-65/+57	-52/+175	-41/+67
Селезенка Spleen	-24/+15	-44/+73	-34/+45	-46/+279	-32/+49	-36/+96
Изменчивость фермента во всех органах Enzyme variability in all organs	-20/+18	-31/+39	-30/+42	-62/+172	-46/+116	-38/+78

Обсуждение

Условия жизни выращиваемой в садках форели кардинально отличаются от образа жизни ее «диких» сородичей. В природе она предпочитает чистые прохладные воды с быстрым течением и высоким содержанием кислорода (9–11 мг/л). Оптимальная температура для роста и развития рыбы составляет 14–18 °С [Рыжков, Кучко, 2008]. Форель хищница, быстро и активно двигается, в зависимости от возраста объектами ее питания являются личинки и имаго насекомых, ракообразные, моллюски, мелкая рыба, лягушки, птенцы, чужая и своя икра, мелкие млекопитающие [Ивантер, Рыжков, 2004]. Форель пугливая, не стайная рыба, предпочитает пасмурную погоду, охотится в сумерках, при опасности прячется за камнями.

Выращиваемая в садках форель живет в ограниченном пространстве, питается исключительно искусственными кормами, среда обитания загрязнена отходами жизнедеятельности, в холодное время года водная поверхность забивается шугой, перекрывая связь с атмосферой. Ко всем этим негативным факторам рыба должна адаптироваться, что находит отражение в картине сезонной динамики изученных ферментов. У радужной форели в естественных условиях, как и у других видов рыб, при наступлении холодного периода наблюдается высокий уровень активности лизосомальных ферментов, который к лету постепенно снижается [Немова, Высоцкая, 2004]. При понижении температуры скудеет кормовая база, снижается пищевая активность рыб. В этот период для поддержания всех физиологических процессов, обеспечения организма энергией включаются компенсаторные механизмы стандартного обмена. При этом возрастает интенсивность многих реакций катаболизма, в том числе тех, которые осуществляются с участием лизосомальных ферментов. Наблюдающаяся активизация лизосомальных ферментов при сезонной акклиматизации рыб свидетельствует о переходе организма на эндогенное питание. В этот период лизосомальные ферменты участвуют в перераспределении внутриклеточных резервов, обеспечении организма материалами для биосинтеза необходимых веществ и выработки энергии. У форели, выращиваемой в садках, такой ярко выраженной зависимости от температуры не наблюдается. В течение сезона в печени самцов и самок отмечены разнонаправленные изменения активности маркерного фермента лизосом – кислой фосфатазы. Возможно, переход на эндогенное питание у них в такой мере, как у диких рыб, не происходит.

Это связано с тем, что рыб при садковом выращивании хоть и в значительно меньшем объеме, но кормят, и они корм потребляют [Hanson, Larsson, 2007; Дзюбук и др., 2015]. Очень важно соблюдать режим и нормы кормления, чтобы не вызвать стресс у рыб из-за недостаточного рациона и не загрязнять окружающую среду излишками кормов.

Другим важным фактором, который может индуцировать стресс у радужной форели, может быть недостаток кислорода, когда в зимне-весеннее время поверхность садков покрывается льдом или шугой. Полагаем, этим можно объяснить высокий уровень активности практически всех изученных ферментов в начале зимы и в феврале-марте в жабрах. При гипоксии организм переключается на другие источники энергии. В сложившихся условиях это происходит за счет активизации процесса аутофагии [Moore, 2008]. Компенсаторно-приспособительные перестройки метаболизма направлены на модуляцию качественного и количественного состава ферментов энергетического и углеводного обмена, синтез регуляторных компонентов и поддержание на физиологическом уровне макроэргов [Высоцкая, Немова, 2008]. Как было показано нами ранее, рыбы и другие водные организмы на первой стадии стрессовой реакции в качестве энергетического источника используют легко мобилизуемые углеводы, такие как гликоген и другие углеводсодержащие компоненты. В условиях гипоксии обеспечение организма достаточным количеством энергии происходит за счет включения менее эффективных анаэробных путей обмена углеводов, что требует повышенного количества глюкозы. Это достигается активизацией лизосомальных гликозидаз, отщепляющих остаток углевода от простых и сложных углеводсодержащих соединений или глюконеогенеза из метаболитов белков и липидов [Немова, Высоцкая, 2004]. У радужной форели, как и у других лососевых, основными источниками энергии являются липиды и белки [Остроумова, 2012; Васильева и др., 2023]. Рыбы этого семейства не способны метаболизировать большое количество углеводов пищи, проявляют большую чувствительность к переполнению печени гликогеном [Остроумова, 2012]. В данном исследовании высокая активность β-глюкозидазы была отмечена в печени рыб в ноябре и в жабрах и мышцах в ноябредекабре. Это может свидетельствовать о том, что небольшие резервы углеводов расходуются уже в начале холодного периода. В дальнейшем для обеспечения энергией используются липиды (в основном триацилглицерины) и белки.

Об активном участии белков в метаболических преобразованиях в органах форели в это время говорит более высокий уровень основной лизосомальной протеазы – катепсина D – в зимне-весенний период по сравнению с летом [Крупнова, 1986]. Липиды, поступающие с кормом, в кишечнике подвергаются гидролизу с участием липаз. Продукты гидролиза поступают в печень, где активно метаболизируются и используются для обеспечения энергией или в качестве материалов для синтеза новых соединений. Из продуктов катаболизма липидов и белков – глицерина, лактата и аминокислот – синтезируется глюкоза. Наиболее активно глюконеогенез происходит в печени, а также в почках и слизистой кишечника. Избыточные количества липидов поступают в депонирующие органы – мышцы и внутренний жир [Васильева и др., 2023]. С липидной фракцией связано содержание в органах и тканях радужной форели такого важного соединения, как астаксантин. Это жирорастворимый каротиноид, защищающий лососевых рыб от экстремальных воздействий разного характера: недоброкачественных кормов, дефицита кислорода, загрязнения воды, различных инфекций и др. [Остроумова, 2012]. Астаксантин и другие ксантофиллы придают приятную розово-оранжевую окраску мышцам и икре радужной форели. Астаксантин – самый мощный из известных антиоксидантов, он тормозит перекисное окисление липидов и полиненасыщенных жирных кислот, предохраняет биомембраны и внутриклеточные органеллы от повреждений. В природе рыбы получают астаксантин и кантаксантин с объектами питания – микроводорослями и планктонными ракообразными, в кормах садковой форели используется синтетический астаксантин. Усвояемость природного и синтетического астаксантина невысокая и составляет от 1 до 18 %. В организме лососевых рыб астаксантин является предшественником витамина А, поэтому при составлении рациона рыб надо учитывать присутствие в корме ретинола, так как избыток витамина А токсичен для организма. Разные виды рыб обладают неодинаковыми способностями по усвоению и трансформации каротиноидов. Заметим, что в уловах рыбаков, рыбачивших на водоемах с форелевыми садками, попадались озерные рыбы (окунь и плотва), имеющие необычную золотисто-желтую окраску. Можно предположить, что астаксантин, содержащийся в вымываемом из садков корме и охотно поедаемый озерной рыбой, воспринимается в их организме как ксенобиотик, плохо усваивается и экскретируется из клеток, а затем поступает в кожу

и так выводится из метаболизма внутренних органов. У радужной форели усвояемость астаксантина и кантаксантина возрастала при наличии в корме полиненасыщенных жирных кислот и других антиоксидантов (витаминов А и Е). Местом депонирования каротиноидов у форели являются печень и мышцы, из которых они переносятся в ооциты уже на 2-3 стадии зрелости гонад [Остроумова, 2012].

Со стадией половой зрелости следует связать высокую активность лизосомальных ферментов у самцов форели в мае. Взятые для анализов рыбы имели V стадию зрелости гонад, в сперматозоидах которых много лизосомальных ферментов, принимающих участие в оплодотворении [Stinchcombe et al., 2004; Высоцкая, Немова, 2008]. Как известно, в природе радужная форель достигает половой зрелости в возрасте 2–5 лет, причем самцы созревают на год раньше самок. В естественных условиях форель нерестится в апреле-мае, при повышении температуры воды выше 4 °С. В рыбоводческих хозяйствах, используя экологические и другие методы стимулирования (изменение светового дня, подогревание воды, гипофизарные инъекции), добиваются более ранних сроков созревания половых продуктов и несколько раз в год [Рыжков и др., 2007]. В нашем исследовании самцы форели имели V стадию зрелости гонад в январе и мае, самки – в январе и марте (табл. 1, 2). Это позволяет говорить о влиянии на метаболизм рыб не только внешних условий, но и эндогенных факторов, таких как гормоны. Высокая активность нуклеаз и кислой фосфатазы, выявленная в печени рыб в мае, свидетельствует об активизации у них процессов биосинтеза компонентов, необходимых организму для поддержания метаболизма в соответствии с меняющимися условиями жизни. Участие лизосом не только в процессах деградации показано в исследованиях последних лет, которые продемонстрировали причастность лизосом к передаче сигналов ядру и включению биосинтетических процессов [Ballabio, 2016; Bouhamdani et al., 2021]. Об этом же свидетельствуют и наши данные о значительной активизации в определенные моменты гликозидаз, которые кроме реакций гидролиза осуществляют процессы трансгликозилирования и участвуют в синтезе углеводсодержащих соединений, регулирующих обмен веществ [Наумов, 2011]. Так, важной ролью лизосомальной β-галактозидазы является ее участие в метаболизме галактозосодержащих гликолипидов и протеогликанов, в том числе при адаптивных реакциях в условиях экологического стресса [Winchester, 2005].

Результаты исследований подтвердили зависимость активности лизосомальных ферментов от специфики выполняемых органами функций [Высоцкая, Немова, 2008]. Наиболее высокая активность изученных ферментов выявлена в почках, селезенке и печени – органах, продуцирующих клетки и белки иммунной системы, защищающей организм радужной форели от воздействия негативных биотических и абиотических факторов; участвующих в выведении продуктов метаболизма, в обезвреживании токсикантов и ксенобиотиков. В данной работе установлена разная индивидуальная изменчивость кислых гидролаз. Наиболее изменчивыми в процессах адаптации к большому комплексу эндогенных и экзогенных факторов, воздействующих на выращиваемую форель, оказались гликозидазы. Можно предположить, что это связано с их трансгликозилазной активностью. В клетках и внеклеточном пространстве много гликозилированных соединений. В частности, иммуноглобулины, белки крови, мембранные белки, гормоны и сами лизосомальные ферменты являются гликопротеинами. Углеводная часть защищает эти соединения от литического действия ферментов. В синтезе гликопротеинов, выполняющих в организме множество важных функций, участвуют гликозидазы. Кроме того, о важной роли лизосомальных гидролаз в органах радужной форели в процессах приспособления к меняющимся условиям существования свидетельствует и выявленный в данной работе факт того, что величина снижения активности изученных ферментов (особенно гликозидаз), как правило, значительно меньше по сравнению с величиной повышения тех же показателей. Это может быть связано с тем, что понижение активности лизосомальных ферментов до определенного низкого уровня, так же как показателей содержания других компонентов (глюкозы, белка), чревато развитием патологических состояний, снижением защитных и адаптивных возможностей организма. Иными словами, существует нижний физиологический предел, ниже которого активность лизосомальных гидролаз в норме не должна снижаться.

Заключение

Образ жизни радужной форели в природе кардинально отличается от условий существования форели, выращиваемой в садках. В равной мере отличается динамика активности лизосомальных ферментов в органах диких и садковых рыб. У форели в природе с наступлением холодного периода наблюдается высокий уровень активности кислых гидролаз,

который плавно снижается к лету, что свидетельствует о переходе организма на эндогенное питание. Поддержание физиологических процессов и обеспечение энергией у них происходит за счет резервов, которые мобилизуются с участием лизосомальных ферментов. У выращиваемой в садках форели такой четкой зависимости не наблюдается. Возможно, переход на эндогенное питание у них не происходит, поскольку в осенне-зимний период они получают искусственные корма. Показана зависимость активности ферментов от стадии зрелости гонад выращиваемой рыбы. Высокая активность лизосомальных гидролаз отмечена у самцов садковой форели, имевших V стадию зрелости гонад, что связано с их ролью в оплодотворении. С участием лизосомальных ферментов происходит транспортировка в ооциты из печени и других запасующих органов (мышц, полостного жира) липидов, белков, ферментов и важнейшего антиоксиданта – астаксантина – уже со 2-3 стадии зрелости. Показана зависимость активности лизосомальных гидролаз от функциональной специфики органов. Высокая активность изученных ферментов выявлена в почках, селезенке и печени – органах, продуцирующих клетки и белки иммунной системы, защищающей организм от негативных абиотических и биотических факторов. Выявлена разная индивидуальная изменчивость ферментов. Наиболее изменчивыми в процессах адаптации к комплексу эндогенных и экзогенных факторов, воздействующих на выращиваемую форель, оказались гликозидазы.

Таким образом, сезонная динамика активности лизосомальных ферментов в органах садковой форели отражает их участие в катаболических и анаболических процессах, в адаптивных перестройках метаболизма в ответ на сигналы внешней среды и внутренние потребности, экзоцитозе вредных метаболитов и ксенобиотиков. Сказанное позволяет заключить, что радужная форель обладает мощным адаптивным потенциалом, позволяющим приспособиться к непривычным условиям рыбоводного хозяйства и нормально развиваться при строгом соблюдении технологического процесса, мероприятий по защите хозяйств от негативных внешних воздействий, использовании сбалансированных кормов, а также внедрении методов укрепления иммунитета и здоровья рыб.

Литература

Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России / Отв. ред. Ю. С. Решетников. М.: Наука, 1998. 220 с.

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

Васильева О. Б., Назарова М. А., Немова Н. Н. Ассимиляция экзогенных жирных кислот в тканях радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) в аквакультуре // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. 2023. № 1. С. 98–104. doi: 10.24143/2073-5529-2023-1-98-104

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

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

Дзюбук И. М., Курицын А. Е., Полина А. В. Влияние режима кормления на молодь радужной форели в зимний период // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2015. № 4. С. 24–28.

Ивантер Д. Э., Рыжков Л. П. Рыбы. Петрозаводск: ПетрГУ, 2004. 176 с.

Крупнова М. Ю. Лизосомальные ферменты рыб при различных типах голодания: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Харьков, 1986. 16 с.

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

Матросова С. В., Сидорова Н. А., Кучко Т. Ю., Каменев И. В., Преображенский Г. Д., Празднова Е. В. Опыт применения кормовой добавки «флавомицин 80» при выращивании радужной форели в системе замкнутого водоснабжения // Труды Карельского научного центра РАН. 2023. № 7. С. 73–82. doi: 10.17076/eb1803

Михайленко В. Г., Стерлигова О. П. Некоторые экологические аспекты садкового выращивания радужной форели // Труды Карельского научного центра РАН. 2021. № 12. С. 82–90. doi: 17076/esc01509

Наумов Д. Г. Иерархическая классификация гликозил-гидролаз // Биохимия. 2011. Т. 76, вып. 6. С. 764–780.

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

Остроумова И. Н. Биологические основы кормления рыб. 2-е изд. СПб.: ГосНИОРХ, 2012. 564 с.

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

Покровский А. А., Кравченко Л. В., Тутельян В. А. Исследование активности ферментов лизосом при действии афлатоксина и митомицина С // Биохимия. 1971. Т. 36, вып. 4. С. 690–696.

Рыжков Л. П., Кучко Т. Ю. Садковое рыбоводство. Петрозаводск: ПетрГУ, 2008. 164 с.

Рыжков Л. П., Нечаева Т. А., Евсеева Н. В. Садковое рыбоводство – проблемы здоровья рыб. Петрозаводск: ПетрГУ, 2007. 120 с.

Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В., Кучко Я. А., Комулайнен С. Ф., Савосин Е. С., Барышев И. А.

Состояние пресноводных водоемов Карелии с товарным выращиванием радужной форели в садках. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2018. 127 с.

Ужахова Л. М., Вакорин Д. В. Особенности развития рыбопромышленной отрасли России // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. 2019. № 4. С. 14–23. doi: 10.24143/2073-5529-2019-4-14-23

Ballabio A. The awesome lysosome // *EMBO Mol. Med.* 2016. Vol. 8. P. 73–76. doi: 10.15252/emmm.201505966

Bouhamdani N., Comeau D., Turcotte S. A compendium of information on the lysosome // *Front. Cell Dev. Biol.* 2021. Vol. 9. Art. 798262. doi: 10.3389/fcell.2021.798262

Hanson N., Larsson Å. Influence of feeding procedure on biomarkers in caged rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) used in environmental monitoring // *J. Environ. Monit.* 2007. Vol. 9, no. 2. P. 168–173. doi: 10.1039/B617917G

Kahovcova J., Odavic R. A simple method of the quantitative analysis of phospholipids separated by thin layer chromatography // *J. Chromatogr.* 1969. Vol. 40. P. 90–96.

Khalili Tilami S., Sampels S. Nutritional value of Fish: lipids, proteins, vitamins and minerals // *Rev. Fish. Sci. Aquac.* 2018. Vol. 26, iss. 2. P. 243–253. doi: 10.1080/23308249.2017.1399104

Moore M. N. Autophagy as second level protective process in conferring resistance to environmentally induced oxidative stress // *Autophagy.* 2008. Vol. 4, no. 2. P. 254–256. doi: 10.4161/auto.5528.

Stinchcombe J., Bossi G., Griffiths G. M. Linking albinism and immunity: the secrets of secretory lysosomes // *Science.* 2004. Vol. 305. P. 55–59. doi: 10.1126/science.1095291

Winchester B. Lysosomal metabolism of glycoproteins // *Glycobiol.* 2005. Vol. 15, no. 6. P. 1R–15R. doi: 10.1093/glycob/cwi041

References

Ballabio A. The awesome lysosome. *EMBO Mol. Med.* 2016;8:73–76. doi: 10.15252/emmm.201505966

Barrett A. J., Heat M. F. Lysosomal enzymes. *Lysosomes, a Laboratory Handbook.* Amsterdam: North-Holland Publ. Comp.; 1977.

Bouhamdani N., Comeau D., Turcotte S. A compendium of information on the lysosome. *Front. Cell Dev. Biol.* 2021;9:798262. doi: 10.3389/fcell.2021.798262

Dzyubuk I. M., Kuritsyn A. E., Polina A. V. Effect of winter feeding frequency on caged juvenile rainbow trout growth. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta = Proceedings of Petrozavodsk State University.* 2015;4:24–28. (In Russ.)

Hanson N., Larsson Å. Influence of feeding procedure on biomarkers in caged rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) used in environmental monitoring. *J. Environ. Monit.* 2007;9(2):168–173. doi: 10.1039/B617917G

Gubler E. V., Genkin A. A. Application of criteria of nonparametric statistics for estimating differences between two study groups in biomedical research. Moscow: Meditsina; 1969. 29 p. (In Russ.)

Ivanter D. E., Ryzhkov L. P. Fish. Petrozavodsk: PetrSU; 2004. 176 p. (In Russ.)

Kahovcova J., Odavic R. A simple method of the quantitative analysis of phospholipids separated by thin layer chromatography. *J. Chromatogr.* 1969;40: 90–96.

Khalili Tilami S., Sampels S. Nutritional value of fish: lipids, proteins, vitamins and minerals. *Rev. Fish. Sci. Aquac.* 2018;26(2):243–253. doi: 10.1080/23308249.2017.1399104

Krupnova M. Yu. Lysosomal enzymes of fish during various types of starvation: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Kharkov; 1986. 16 p. (In Russ.)

Levitskii A. P., Barabash R. D., Konovets V. M. Seasonal features of ribonuclease and α -amylase activity of saliva and salivary glands in Wistar rats. *Biokhimi-cheskaya evolyutsiya = Biochemical Evolution.* Leningrad: Nauka; 1973. P. 192–195 (In Russ.)

Matrosova S. V., Sidorova N. A., Kuchko T. Yu., Kamenev I. V., Preobrazhensky G. D., Prazdnova E. V. Experience of using the feed additive Flavomycin 80 in rearing rainbow trout in a recycling water system (RVC). *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS.* 2023;7:73–82. (In Russ.). doi: 10.17076/eb1803

Mikhailenko V. G., Sterligova O. P. Some ecological aspects of rainbow trout cage rearing. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS.* 2021;12:82–90. (In Russ.). doi: 17076/eco1509

Moore M. N. Autophagy as second level protective process in conferring resistance environmentally induced oxidative stress. *Autophagy.* 2008;4(2):254–256. doi: 10.4161/auto.5528

Naumov D. G. Hierarchical classification of glycoside hydrolases. *Biokhimiya = Biochemistry.* 2011;76(6): 764–780. (In Russ.)

Nemova N. N., Vysotskaya R. U. Biochemical indication of fish state. Moscow: Nauka; 2004. 216 p. (In Russ.)

Ostroumova I. N. Biological basics of fish feeding. St. Petersburg: GosNIORKh; 2012. 564 p. (In Russ.)

Pokrovskii A. A., Archakov A. I. Methods of separation and enzymatic identification of subcellular fractions. *Sovremennye metody v biokhimii = Modern methods*

in biochemistry. Moscow: Meditsina; 1968. P. 5–59. (In Russ.)

Pokrovskii A. A., Kravchenko L. V., Tutel'yan V. A. Study of the activity of lysosomal enzymes under the action of aflatoxin and mitomycin C. *Biokhimiya = Biochemistry.* 1971;36(4):690–696. (In Russ.)

Reshetnikov Yu. S. (ed.). Annotated check-list of the cyclostomes and fishes of the continental waters of Russia. Moscow: Nauka; 1998. 220 p. (In Russ.)

Ryzhkov L. P., Kuchko T. Yu. Cage fish farming. Petrozavodsk: PetrGU; 2008. 164 p. (In Russ.)

Ryzhkov L. P., Nechaeva T. A., Evseeva N. V. Cage fish farming – problems of fish health. Petrozavodsk: PetrGU; 2007. 120 p. (In Russ.)

Sterligova O. P., Il'mast N. V., Kuchko Ya. A., Komulainen S. F., Savosin E. S., Baryshev I. A. State of freshwater reservoirs in Karelia with commercial cultivation of rainbow trout in cages. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2018. 127 p. (In Russ.)

Stinchcombe J., Bossi G., Griffiths G. M. Linking albinism and immunity: the secrets of secretory lysosomes. *Science.* 2004;305:55–59. doi: 10.1126/science.1095291

Uzhakhova L. M., Vakorin D. V. Specific features of fishing industry development in Russia. *Vestnik Astrakhanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Seriya: Rybnoe khozyaistvo = Vestnik of Astrakhan State Technical University. Series: Fishing Industry.* 2019;4: 14–23. (In Russ.). doi: 10.24143/2073-5529-2019-4-14-23

Vasil'eva O. B., Nazarova M. A., Nemova N. N. Assimilation of exogenous fatty acid in tissues of rainbow trout *Parasalmo mikiss* (Walbaum, 1792) in aquaculture. *Vestnik Astrakhanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Seriya: Rybnoe khozyaistvo = Vestnik of Astrakhan State Technical University. Series: Fishing Industry.* 2023;1:98–104. (In Russ.). doi: 10.24143/2073-5529-2023-1-98-104

Vysotskaya R. U., Nemova N. N. Fish lysosomes and lysosomal enzymes. Moscow: Nauka; 2008. 284 p. (In Russ.)

Winchester B. Lysosomal metabolism of glycoproteins. *Glycobiol.* 2005;15(6):1R–15R. doi: 10.1093/glycob/cwi041

Поступила в редакцию / received: 17.01.2025; принята к публикации / accepted: 18.04.2025.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Высоцкая Римма Ульяновна

д-р биол. наук, профессор, ведущий научный сотрудник

e-mail: vysotskayar@gmail.com

Мурзина Светлана Александровна

д-р биол. наук, заведующая лабораторией экологической биохимии

e-mail: murzina.svetlana@gmail.com

CONTRIBUTORS:

Vysotskaya, Rimma

Dr. Sci. (Biol.), Professor, Leading Researcher

Murzina, Svetlana

Dr. Sci. (Biol.), Head of Laboratory

УДК 599 : 631.111.3 (470.22)

ИЗМЕНЕНИЕ НАСЕЛЕНИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ЗАБРОШЕННЫХ СЕЛЬХОЗУГОДИЙ РЕСПУБЛИКИ КАРЕЛИЯ В ХОДЕ ЭКСПЕРИМЕНТА В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

А. Е. Якимова

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

В ходе многолетних мониторинговых наблюдений (2008–2024 гг.) выявлены особенности формирования и динамики видового разнообразия и численности мелких млекопитающих на выведенном из хозяйственной деятельности человека зарастающем лугу. Ранние стадии луговой сукцессии схожи с аналогичными стадиями зарастающих вырубок и характеризуются высокой численностью зверьков и преобладанием видов открытых пространств. В связи с особенностью зарастания исследованного луга, а именно – с образованием на более поздних стадиях сукцессии растительной ассоциации купыря лесного, условия обитания для мелких млекопитающих стали менее благоприятными. Это вызвало постепенное изменение основных характеристик популяций грызунов и насекомоядных. На поздних стадиях зарастания луга произошло снижение как видового разнообразия всей указанной группы животных, так и численности отдельных видов. При этом разные виды мелких млекопитающих проявили различную реакцию на изменения. Так, изменение луговой растительности не оказало значительного влияния на обыкновенную бурозубку, ее численность изменялась согласованно с общей численностью вида в районе исследования. Зависимые от наличия и обилия кормовых растений рыжая полевка и полевка-экономка снизили свою численность по мере зарастания сельскохозяйственных угодий купырем по типу «бурьянник». Остальные виды, встречавшиеся здесь, населяли луг как субоптимальный биотоп в ходе расселения молодых зверьков и в годы подъема своей численности. Поскольку формирование ассоциаций купыря лесного – характерное явление для большинства зарастающих брошенных сельхозугодий Карелии, требуется дальнейшее изучение динамики населения мелких млекопитающих на таких территориях.

Ключевые слова: мелкие млекопитающие; зарастание лугов; сукцессии растительности; видовое разнообразие; численность

Для цитирования: Якимова А. Е. Изменение населения мелких млекопитающих заброшенных сельхозугодий Республики Карелия в ходе эксперимента в естественных условиях // Труды Карельского научного центра РАН. 2025. № 3. С. 64–76. doi: 10.17076/eb2063

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (FMEN-2022-0003).

A. E. Yakimova. A STUDY OF SMALL MAMMAL POPULATIONS IN ABANDONED FARMLANDS OF THE REPUBLIC OF KARELIA WITHIN A NATURAL FIELD EXPERIMENT

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

Long-term monitoring (2008–2024) has revealed the characteristics of the species diversity formation and population dynamics of small mammals in an abandoned meadow undergoing natural succession. The early stages of meadow succession resemble those of regenerating clear-cuts, with high small mammal abundance and dominance of open-habitat species. Due to the specific vegetation changes in the studied meadow – particularly the formation of a cow parsley plant association in later successional stages – the habitat conditions became less favorable for small mammals, inducing gradual changes in key population characteristics of rodents and insectivores. In the later post-abandonment stages, both the species diversity and the abundance of individual species declined. Different small mammal species responded differently to these changes. The transformation of the meadow vegetation had no significant effect on the common shrew, whose population dynamics followed the general population trends in the study area. In contrast, the bank vole and the root vole, which depend on the availability of food plants, experienced a decline in abundance as the meadow got overgrown with cow parsley. Other small mammal species used the meadow as a suboptimal habitat during the dispersal of yearlings and population peaks. Since the formation of cow parsley associations is characteristic of abandoned farmlands across much of Karelia, further research is needed to understand the population dynamics of small mammals in such environments.

Keywords: small mammals; abandoned meadow; vegetation succession; species diversity; abundance

For citation: Yakimova A. E. A study of small mammal populations in abandoned farmlands of the Republic of Karelia within a natural field experiment. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2025. No. 3. P. 64–76. doi: 10.17076/eb2063

Funding. The study was funded from the federal budget through state assignment to KarRC RAS (FMEN-2022-0003).

Введение

Человек своей хозяйственной деятельностью вторгается в природные сообщества и, намеренно или невольно, ставит эксперимент по ее влиянию на них. Создающиеся при этом биоценозы можно рассматривать как лабораторию под открытым небом, а многолетние мониторинговые исследования – как наблюдение за экспериментом.

В северных регионах России земли сельскохозяйственного назначения занимают всего около 9 млн га, при этом собственно аграрные угодья (пашни, сенокосы, пастбища) составляют лишь около 1/3 от них [Рудковская, Громцев, 2017]. Луговая растительность в Республике Карелия занимает не более 1 % территории [Разнообразие..., 2003; Знаменский, 2015]. Чаще всего это суходольные луговые сообщества, возникшие, как и в Ленинградской области, в результате традиционной хозяйственной деятельности человека вблизи

ранее существовавших деревень [Тиходеева, Лебедева, 2012; Юркевич, 2016]. В XX–XXI столетиях отмечается увеличение площадей неиспользуемых сельхозугодий как в России [Маракулина, Дегтева, 2008; Кононов, Блынская, 2010; Тиходеева, Лебедева, 2012 и др.], так и в Европе [Grossi et al., 1995; Mac Donald et al., 2000; Prach et al., 2007; Panzacchi et al., 2010; Janova, Heroldova, 2016 и др.]. Подобная ситуация наблюдается и в Республике Карелия [Znamenskiy, 2000; Знаменский, 2015]. Здесь земли, выведенные из хозяйственного использования (бывшие поля, брошенные выпасы и сенокосы), подвергаются естественному зарастанию, формируя в большинстве случаев бурьянные луга ассоциации купыря лесного *Anthriscetum sylvestri* [Знаменский, 2015].

Мелкие млекопитающие, как группа животных с различными биотопическими предпочтениями, встречаются в разнообразных растительных формациях, но их видовой состав и численность тесно связаны с условиями обитания.

В ходе зарастания открытых биотопов (болот, вырубок, лугов, пашен) происходит трансформация населения обитающих в них мелких млекопитающих. Процессы эти во многом сходны, однако имеются существенные отличия как в составе населения, так и в численности мелких млекопитающих вновь образующихся биотопов. Наиболее полно изучены процессы зарастания вырубок [Разнообразие..., 2003; Курхинен и др., 2006; Рудковская, Громцев, 2017 и др.], а также мелиорированных территорий [Саковец, Гаврилов, 1994; Гаврилова, Гаврилов, 2017] северо-запада России. В наших ранних работах [Якимова, 2012] этим вопросам также уделялось внимание. Однако все еще остается малоизученным население мелких млекопитающих, формирующееся при зарастании заброшенных сельскохозяйственных угодий (сенокосных лугов и пашен). Грызуны и насекомоядные одними из первых реагируют на изменения, происходящие при сукцессиях биотопов, поэтому отслеживание изменений, происходящих в популяциях этой группы животных даже на столь малочисленных территориях заброшенных сельхозугодий, важно для понимания влияния антропогенной трансформации территорий на биоту в целом.

Целью данной работы было выявление возможного влияния сукцессии растительности на состав и структуру населения мелких млекопитающих в ходе многолетних наблюдений на экспериментальной территории, выведенной из хозяйственной деятельности человека.

Материалы и методы

Наблюдения проводились в 2008–2024 гг. в окрестностях опорного пункта ИБ КарНЦ РАН в д. Каскеснаволок Пряжинского района РК (61°35' с. ш. 33°21' в. д.), на зарастающем лугу площадью около 4 га, расположенном на мысу оз. Каскеснаволок. Луг был выбран как экспериментальная территория (ЭТ) после прекращения на нем хозяйственной деятельности человека. До конца 1990-х – начала 2000-х годов этот участок был сенокосным, затем несколько лет использовался под посадки картофеля, но позднее был заброшен. Одновременно на смежных территориях проводились многолетние стационарные учеты мелких млекопитающих, что позволяло провести необходимые сравнения по видовому составу и численности изучаемых видов грызунов и насекомоядных на ЭТ с населением мелких млекопитающих района исследования в целом.

Отловы мелких млекопитающих на ЭТ проводились стандартными методами [Карасева

и др., 2008] – линией ловушек и ловчей канавкой, ежегодно в одни и те же сроки, а именно во второй половине каждого из летних месяцев. Соотношение числа ловушко-суток и конусо-суток по сезонам и годам наблюдений было сходным, в каждый период отловов использовались оба метода. Ловушко-линия из 25 ловушек, с расстоянием между ними 5 метров, экспонировалась 3 суток с ежедневной проверкой в утренние часы. Приманкой служили кусочки ржаного хлеба, обжаренные в нерафинированном подсолнечном масле. Ловчая канавка длиной 30 метров содержала 3 ловчих цилиндра с расстоянием между ними 10 метров; отловы проводились в течение 5 суток с ежедневной проверкой в утренние часы. Отловы ловушками позволяют оценивать многолетние изменения численности зверьков, особенно грызунов. Отловы канавками позволяют максимально полно оценить видовое разнообразие мелких млекопитающих, включая виды, неохотно попадающие в ловушки.

За период исследований (2008–2024 гг.) ловчие усилия на ЭТ составили 3025 ловушко-суток и 234 канавко-суток. Всего за период отловов добыто 818 зверьков (316 и 502 соответственно). За показатель численности принимали число зверьков, попавших за сутки работы в 100 ловушек (экз. на 100 ловушко-суток) и отловленных в ловчую канавку за 10 суток ее работы (экз. на 10 канавко-суток). Также вычислялся индекс доминирования каждого вида в уловах – относительное количество зверьков одного вида, выраженное в процентах к общему числу пойманных зверьков. Видовые названия мелких млекопитающих приведены в соответствии с современной номенклатурой [Лисовский и др., 2019].

Для описания растительных формаций применялись стандартные методики: метод пробных площадей, а также проективный метод выделения ценоза по господствующим растениям [Раменский, 1937]. К 2008 году, когда на ЭТ начались наши исследования, растительное сообщество определялось как луг злаково-разнотравный. Высота растений, как злаков, так и представителей разнотравья, не превышала 40–50 см. Среди злаков отмечались мятлик луговой и пырей ползучий. Среди разнотравья преобладали тысячелистник обыкновенный, одуванчик лекарственный, мышиный горошек. По берегу озера отмечалась поросль ивы, березы. К 2014–2015 гг. состав растительного сообщества значительно изменился. Среди доминантов выступали иван-чай, купырь лесной, ежа сборная и тимофеевка луговая. Высота растительности была более 1 метра.

При этом по берегу озера, а также в нескольких местах в центре луга встречались куртины малины. К 2018 г. луг был равномерно покрыт однообразной растительностью, состоявшей из купыря лесного, иван-чая, ежи сборной и тимофеевки луговой, лишь по влажным окраинам можно было отметить заросли хвоща, куртины малины исчезли. Высота растений достигала 1,5 метра. В 2022 и 2023 гг. также по окраинам стали появляться чина луговая, герань лесная и мышиный горошек. Местами появились манжетка и лютик ползучий. По состоянию на лето 2024 г., несмотря на полное доминирование купыря лесного и иван-чая, куртины чины луговой и мышиного горошка местами достигали значительных размеров. Интересно также отметить, что кустарники и лиственные деревья так и остались только по самому краю берега. Хотя обычно при зарастании лугов к 20 годам сукцессии на них могут формироваться плотные осиново-ивняковые заросли.

Полученный цифровой материал обрабатывали общепринятыми статистическими методами, используя пакеты программ MS Excel и Statgraphics Plus версия 5.0. При помощи корреляционного анализа для оценки сопряженности многолетних изменений численности видов мелких млекопитающих вычислялся ранговый коэффициент Спирмена.

Результаты

В ходе мониторинговых наблюдений с 2008 по 2024 г., согласно суммарным данным учетов ловушками и ловчими канавками, на ЭТ отмечено 13 видов мелких млекопитающих (табл.), которые по убыванию их доли в суммарных уловах располагались следующим образом: обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* L., 1758) – 55,0 %, полевка-экономка (*Alexandromys oeconomus* Pall., 1776) – 20,2 %, далее с большим отрывом – водяная полевка (*Arvicola amphibius* L., 1758; 4,9 %), малая бурозубка (*Sorex minutus* L., 1766), рыжая полевка (*Myodes glareolus* Schreb., 1780), лесная мышовка (*Sicista betulina* Pall., 1779) и водяная кутора (*Neomys fodiens* Penn., 1771) – от 3,2 до 3,6 %, остальные виды – темная полевка (*Agricola agrestis* L., 1761), полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pall., 1771), средняя бурозубка (*Sorex caecutiens* Laxm., 1788), обыкновенная полевка (*Microtus arvalis* Pall., 1778), крот (*Talpa europea* L., 1758) и мышь-малютка (*Micromys minutus* Pall., 1771) были редки (от 0,3 до 2,0 %). При этом видовой состав населения мелких млекопитающих ЭТ отличался от наблюдаемого в районе исследований (табл.).

Здесь отмечалась большая встречаемость видов, характерных для открытых биотопов, а также видов, ведущих полуводный образ жизни, что объяснимо особенностями расположения исследуемой территории.

В ходе сукцессий растительности на ЭТ можно выделить три крупных этапа: период 1 – постепенное изменение растительной ассоциации от разнотравной к ассоциации купыря лесного (2008–2013 гг.); период 2 – ассоциация купыря лесного (2014–2021 гг.) и период 3 – появление в растительной ассоциации купыря лесного бобовых растений (2022–2024 гг.). Рассматриваемые периоды неравнозначны по времени наблюдений и, следовательно, могут (с учетом возможного включения в каждый из них большего числа пиков численности отдельных видов, чем в другие периоды) давать несколько приблизительные результаты, однако даже такое разделение иллюстрирует происходившие за период наблюдений изменения в видовом составе и индексах доминирования населения мелких млекопитающих ЭТ (табл.). Так, период до формирования купырного сообщества характеризовался наличием двух доминантов с почти равной долей в уловах – обыкновенной бурозубки и полевки-экономки. Доля остальных видов низка. В периоде 2, когда луг представлял собой сплошные заросли купыря и иван-чая, доля всех видов мелких млекопитающих, кроме обыкновенной бурозубки, не превышала 6 %. При этом произошло увеличение в уловах доли малой бурозубки и темной полевки, видов, активно заселяющих трансформированные биотопы на ранних стадиях их сукцессий, например, до смыкания древостоя на вырубках [Курхинен и др., 2006]. При дальнейшем изменении растительности в периоде 3, при появлении среди зарослей купыря куртин чины луговой и мышиного горошка, являющихся привлекательным видом корма для грызунов, структура населения мелких млекопитающих вновь меняется. За счет дальнейшего увеличения доли малой бурозубки и рыжей полевки и особенно за счет появления в уловах полевой мыши доля обыкновенной бурозубки снижается, и она делит свое доминирующее положение с полевой мышью.

Ежегодно в уловах на ЭТ присутствовала только обыкновенная бурозубка, почти ежегодно (отсутствие в уловах не превышало 1–3 года) – малая бурозубка, лесная мышовка, рыжая и водяная полевки. Встречи остальных видов в разные годы были единичны, при этом видовой состав населения мелких млекопитающих этого биотопа от года к году значительно различался (табл.). В первые годы наблюдений

Изменение видового соотношения мелких млекопитающих на экспериментальной площадке в суммарных уловах ловушками и канавками (% от общего числа отловленных животных)

Changes in the small mammals species ratio at the experimental site in total catches by snap traps and pitfalls (% of the total number of animals caught)

Годы Years	<i>Sorex araneus</i>	<i>Sorex caecutiens</i>	<i>Sorex minutus</i>	<i>Neomys fodiens</i>	<i>Myodes glareolus</i>	<i>Microtus arvalis</i>	<i>Agricola agrestis</i>	<i>Alexandromys oeconomicus</i>	<i>Micromys minutus</i>	<i>Sicista betulina</i>	<i>Apodemus agrarius</i>	<i>Talpa europea</i>	<i>Arvicola amphibius</i>
2008	37,3	0,0	3,9	0,0	5,9	3,9	0,0	47,1	0,0	0,0	0,0	0,0	2,0
2009	44,7	0,8	1,5	6,1	2,3	10,6	0,0	23,5	0,0	0,8	0,0	0,0	9,8
2010	51,2	0,0	0,0	14,6	4,9	0,0	2,4	9,8	2,4	2,4	0,0	0,0	12,2
2011	55,3	0,0	0,0	3,5	0,0	2,4	0,0	31,8	0,0	3,5	0,0	1,2	2,4
2012	38,7	0,0	2,5	0,8	1,7	0,0	0,0	52,1	0,0	6,7	0,0	0,0	0,8
2013	65,0	3,9	0,0	1,0	3,9	0,0	0,0	24,3	0,0	1,0	0,0	1,0	0,0
В среднем за период 1 Average for period 1	48,8	0,9	1,3	3,6	2,6	3,4	0,2	32,6	0,2	2,6	0,0	0,4	4,1
2014	64,3	4,8	14,3	0,0	2,4	0,0	0,0	7,1	0,0	4,8	0,0	0,0	2,4
2015	80,0	2,4	7,1	0,0	7,1	0,0	0,0	1,2	0,0	2,4	0,0	0,0	0,0
2016	80,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	16,1	3,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
2017	69,6	0,0	0,0	0,0	4,3	0,0	0,0	4,3	0,0	0,0	0,0	0,0	21,7
2018	65,9	2,3	0,0	13,6	2,3	0,0	0,0	6,8	0,0	2,3	0,0	0,0	6,8
2019	61,8	0,0	11,8	0,0	2,9	0,0	0,0	2,9	0,0	5,9	0,0	0,0	14,7
2020	50,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	8,3	0,0	0,0	41,7
2021	81,3	6,3	3,1	0,0	0,0	0,0	3,1	0,0	0,0	6,3	0,0	0,0	0,0
В среднем за период 2 Average for period 2	71,9	2,3	5,6	2,0	3,3	0,0	2,0	3,3	0,0	3,3	0,0	0,0	6,3
2022	45,5	0,0	13,6	9,1	13,6	0,0	0,0	0,0	0,0	4,5	0,0	4,5	9,1
2023	24,0	0,0	20,0	4,0	20,0	0,0	0,0	0,0	0,0	12,0	16,0	0,0	4,0
2024	20,8	0,0	4,2	4,2	0,0	0,0	0,0	0,0	4,2	8,3	58,3	0,0	0,0
В среднем за период 3 Average for period 3	29,6	0,0	12,7	5,6	11,3	0,0	0,0	0,0	1,4	8,5	25,4	1,4	4,2
Всего на ЭТ Total at the experimental site	55,0	1,3	3,6	3,2	3,5	2,0	0,8	20,2	0,2	3,3	2,0	0,3	4,9
Всего* по району исследований Total on the study area*	56,1	6,7	8,4	2,2	17,4	0,5	1,6	3,2	0,1	1,4	0,4	0,5	0,9

Примечание. *По: Якимова, 2018 с дополнениями.

Note. *After: Yakimova, 2018 (with additions).

суммарная численность мелких млекопитающих на ЭТ была значительно выше, чем средняя в целом по району исследования (рис. 1), а после 2017 г. она значительно снизилась и с тех пор не превышает средней, при этом согласованности изменений суммарной численности

зверьков на МТ и в целом по району исследования не обнаружено ($r = 0,3716$; $p = 0,1372$). Произшедшие изменения суммарной численности мелких млекопитающих связаны с изменениями численности доминирующих на ЭТ видов, а также субдоминантов.

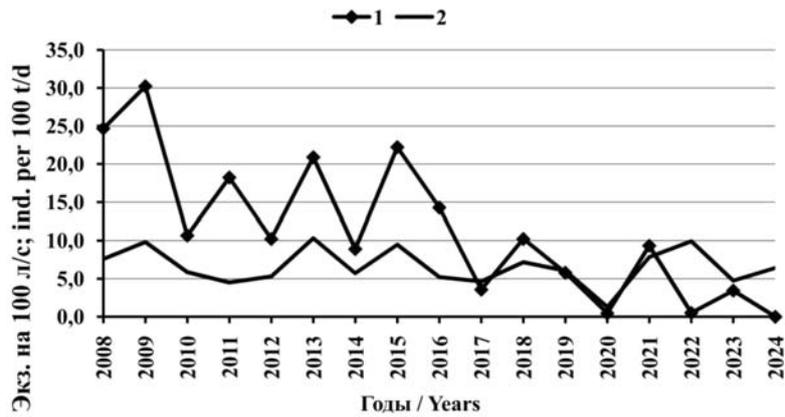


Рис. 1. Суммарная численность мелких млекопитающих (экз. на 100 л/с) на ЭТ (1) и в районе исследования в целом (2)

Fig. 1. Total abundance of small mammals (ind. per 100 trap-days) at the experimental site (1) and across the entire study area (2)

Обыкновенная бурозубка по результатам многолетних наблюдений является абсолютным доминантом среди населения мелких млекопитающих в районе исследований [Якимова, 2018]. Доля обыкновенной бурозубки в суммарных уловах на ЭТ (табл.) в большинстве лет значительно превышает долю остальных видов, независимо от уровня численности вида, как в данном биотопе, так и в районе исследования, конкурируя только с полевкой-экономкой в отдельные годы. Однако и ее доля снижается по мере зарастания луга. Численность вида на ЭТ почти во все годы наблюдений выше, чем по району исследования в целом (рис. 2).

С течением времени вид обнаруживает общую тенденцию к снижению численности как на ЭТ, так и в целом в районе исследования, при этом существует значимая корреляция между этими показателями ($r = 0,6302$; $p = 0,0117$). Следовательно, можно предположить, что изменение численности обыкновенной бурозубки на ЭТ не связано с сукцессионными процессами этого биотопа, а отражает общие тенденции, характерные для всей популяции.

Доля рыжей полевки – второго доминанта в районе исследований, напротив, на ЭТ была крайне низка и в большинстве лет ниже, чем у остальных видов (табл.). В ряде лет вид не

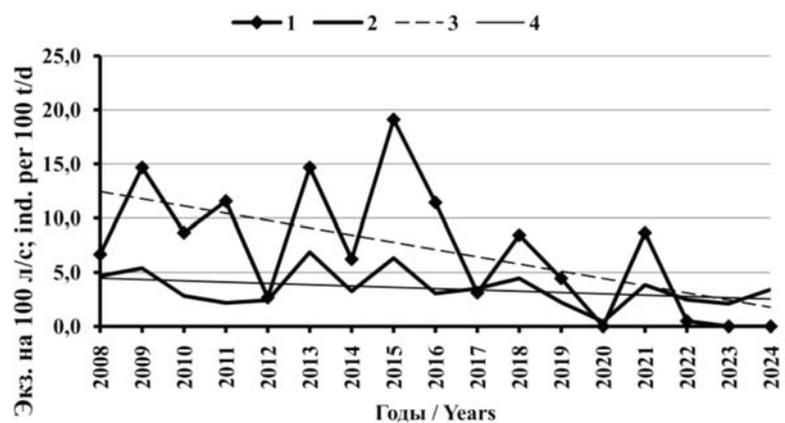


Рис. 2. Численность *Sorex araneus* (экз. на 100 л/с) на ЭТ (1) и в районе исследования в целом (2), линейные тренды изменения численности на ЭТ (3) и в районе исследования в целом (4)

Fig. 2. Total abundance of *Sorex araneus* (ind. per 100 trap-days) at the experimental site (1) and across the entire study area (2), and linear trends in abundance change at the experimental site (3) and across the entire study area (4)

встречался в уловах. При этом в год небывало-го пика численности и абсолютного доминирования рыжей полевки в районе исследования (2022 г.) на ЭТ численность вида также невысока. Численность рыжей полевки на ЭТ значительно ниже, чем в среднем по району исследования (рис. 3), хотя в условиях Карелии вид довольно равномерно заселяет представленные биотопы и в целом по региону является вторым по степени доминирования видом мелких мле-

копитающих [Ивантер, 2018]. При этом характер изменения численности рыжей полевки на ЭТ не согласуется ($r = 0,1612$; $p = 0,7481$) с общей тенденцией, характерной для популяции вида в районе исследования, а противоположен ей (рис. 3). Как типичный эврифаг рыжая полевка меньше требовательна к существующей на ЭТ кормовой базе, однако условия, создавшиеся здесь после 2015 года, видимо, не позволяли виду проявлять высокую численность.

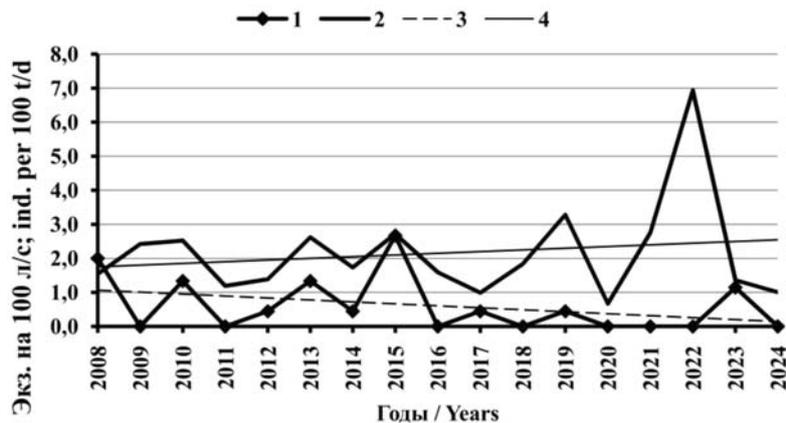


Рис. 3. Численность *Myodes glareolus* (экз. на 100 л/с) на ЭТ (1) и в районе исследования в целом (2), а также линейные тренды изменения численности на ЭТ (3) и в районе исследования в целом (4)

Fig. 3. Total abundance of *Myodes glareolus* (ind. per 100 trap-days) at the experimental site (1) and across the entire study area (2), and linear trends in abundance change at the experimental site (3) and across the entire study area (4)

Полевка-экономка, типичный гигрофильный вид, в Карелии стенотопна ввиду ограниченного количества оптимальных для вида местообитаний [Ивантер, 2018]. В первые годы исследования (2008–2013 гг.) этот типичный зеленояд, питающийся сочной зеленью, встречался на ЭТ ежегодно, являясь содоминантом обыкновенной бурозубки (табл.), ее доля в уловах этих лет была высокой, постепенно снижаясь по мере зарастания луга, и с 2020 г. вид в уловах не встречался. Значительные подъемы численности (рис. 4) в этот период говорят о существовании здесь в это время благоприятных для вида условий. Позднее (2014–2019 гг.), по мере сокращения объема пригодных для вида кормовых растений и постепенного перехода биотопа к стадии «бурьянник», численность вида сократилась. Поскольку в других биотопах, где проводился мониторинг мелких млекопитающих, вид встречался единично и только в годы подъема его численности, производить расчет корреляции

численности вида на ЭТ и средней по району исследований нецелесообразно.

Некоторые виды мелких млекопитающих (лесная мышовка, водяная полевка и водяная кутора) в суммарных отловах присутствовали почти ежегодно (табл.), однако в ловушки попадались плохо в силу особенностей своей экологии. Лесная мышовка практически ежегодно встречалась на ЭТ в уловах канавками, однако доля ее в общих сборах мелких млекопитающих была невысока. Для этого вида наличие травяной растительности – благоприятный фактор, однако открытые биотопы им посещаются главным образом в период расселения молодняка и осенью, во время созревания семян. Водяная полевка отлавливалась здесь только канавками, преимущественно в конце лета, когда в отловах присутствовали в основном молодые особи. И поскольку вид, согласно особенностям своей экологии, не зависит от состава луговой растительности, а питается полуводной растительностью, его обилие на зарастающем

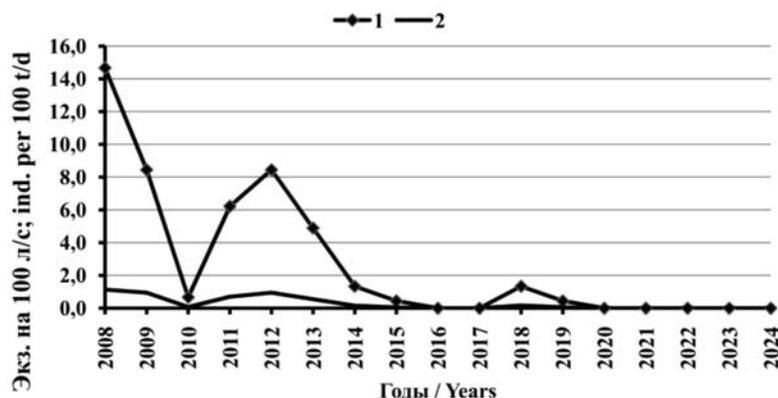


Рис. 4. Численность *Alexandromys oeconomicus* (экз. на 100 л/с) на ЭТ (1) и в районе исследования в целом (2), а также линейные тренды изменения численности на ЭТ (3) и в районе исследования в целом (4)

Fig. 4. Total abundance of *Alexandromys oeconomicus* (ind. per 100 trap-days) at the experimental site (1) and across the entire study area (2), and linear trends in abundance change at the experimental site (3) and across the entire study area (4)

поле, скорее всего, связано с естественным ходом численности вида. Так же как и у водяной куторы, которая присутствовала в отловах более половины лет наблюдений, но в силу своего полуводного образа жизни и питания водными беспозвоночными не зависит от сукцессионных процессов данной ЭТ.

Еще один интересный обитатель ЭТ – полевая мышь. Впервые в районе исследований зафиксирована в отловах в 2023 г. Численность вида в 2023 г. составила 2,3, а в 2024 г. – 6,2 экз. на 100 л/с, что сопоставимо с численностью вида в южных регионах России. В эти два года кроме зарастающего поля вид отмечался в экотоне «зарастающая вырубка – смешанный лес», в лиственном мелколесье недалеко от сенокосного луга и в сосняке багульниково-черничном недалеко от деревни. Однако это были единичные поимки размножающихся зимовавших самцов, и их присутствие в этих биотопах, скорее всего, было связано с высокой двигательной активностью самцов в период размножения. Совсем другая картина отмечалась в эти годы на зарастающем лугу. В 2023 г. кроме зимовавших самцов здесь отловлены и сеголетки, а в 2024 г. в отловах присутствовали как зимовавшие самцы и размножающиеся самки, так и сеголетки двух разных генераций. Все это говорит о том, что данный биотоп заселен ими не как станция переживания, а как постоянное местообитание, что мы связываем в первую очередь с наличием здесь подходящих для вида кормовых растений, сформировавшихся в последние годы наблюдений, а именно с появлением в составе растительной ассоциации бобовых.

Обсуждение

Открытые биотопы (вырубки, мелиорированные болота, луга, с/х угодья) при отсутствии каких-либо мероприятий по поддержанию их стабильного состояния со временем подвержены зарастанию. Работы по населению мелких млекопитающих открытых биотопов Карелии в основном касались зарастающих вырубок. Авторы [Курхинен и др., 2006; Ивантер, Курхинен, 2016 и др.] отмечают, что на первых этапах зарастания вырубки формируются благоприятные условия обитания для мелких млекопитающих, увеличиваются кормность и защитные свойства угодий. При этом возрастает видовое разнообразие этой группы животных, происходит смена доминировавших лесных видов видами открытых пространств. Однако по мере возобновления древесных пород (через 10–20 лет) происходит обратный процесс – по мере увеличения затененности и увлажненности вновь начинают доминировать лесные виды, а виды открытых пространств постепенно исчезают из уловов. При естественном зарастании вырубки чаще всего возобновляются смешанными или лиственными породами, фауна мелких млекопитающих таких биотопов, одних из наиболее благоприятных для их обитания, богата как в качественном, так и в количественном аспектах [Ивантер, 2018].

Численность и видовое разнообразие мелких млекопитающих на мелиорированных территориях зависят от того, какой тип биотопа будет сформирован после осушения. Осушенные верховые болота и бедные переходные болота при наличии близко расположенных источников

обсеменения в условиях северо-запада России успешно возобновляются сосной в течение 10 лет [Саковец, Гаврилов, 1994]. Ожидать здесь высокой численности мелких млекопитающих не приходится вследствие бедной кормовой базы. При дренаже переходных и низинных болот, имеющих источники обсеменения, они возобновляются преимущественно березой пушистой [Саковец, Гаврилов, 1994; Гаврилова, Гаврилов, 2017]. В таких типах местообитаний может формироваться население мелких млекопитающих, сходное по типу с таковым листовенного мелколесья, а позднее – смешанных лесов [Якимова, 2012], характеризующихся благоприятными условиями и высоким видовым разнообразием зверьков.

Для мелких млекопитающих, особенно грызунов, культивируемые сельскохозяйственные формации (луга, пастбища, пашни и т. д.) являются благоприятными биотопами, поэтому их численность здесь даже в условиях Карелии высока и, по данным Э. В. Ивантера [2018], почти вдвое превышает средний многолетний показатель численности в регионе. Среди населения мелких млекопитающих здесь, помимо повсеместно доминирующих обыкновенной бурозубки и рыжей полевки, постоянно обитают представители открытых пространств – темная полевка, полевка-экономка, полевая мышь, мышь-малютка. Однако при выведении таких формаций из активной деятельности человека они по мере зарастания перестают быть привлекательными для этой группы животных. Во многом формирование нового видового комплекса мелких млекопитающих заброшенных сельхозугодий зависит от формы зарастания этих биотопов и, соответственно, формирования на них различных типов растительных формаций.

Первые годы после окончания хозяйственной деятельности заброшенные луга, пашни и выпасы (как и зарастающие вырубki первых лет) могут быть все еще вполне благоприятными местообитаниями для мелких млекопитающих. Формирование богатой разнотравно-злаковой растительной ассоциации [Знаменский, 2010; Кононов, Блынская, 2010], включающей остатки ранее культивируемых злаков или овощных культур, создает высокий уровень кормности угодий для зеленоядных, семяноядных и зерноядных видов грызунов [Heroldova et al., 2005; Broughton et al., 2014], а большое количество отмирающей к зиме необураемой органики способствует развитию слоя подстилки, в котором находят корм насекомоядные виды [Povey et al., 1993; Heroldova, 1994; Pysek et al., 2005; Гузова, Тиходеева, 2016].

Известно, что такие местообитания с разнообразным растительным покровом служат убежищем для многих видов мелких млекопитающих и часто демонстрируют высокое видовое разнообразие [Heroldova et al., 2005; Fischer, Schroder, 2014] как лесных видов, так и тяготеющих к открытым пространствам [Janova et al., 2011; Janova, Heroldova, 2016]. При этом доминирующими видами мелких млекопитающих здесь, как и на зарастающих вырубках, становятся обитатели открытых пространств [Panzacchi et al., 2010]. Наши наблюдения на ЭТ также фиксировали высокую численность и доминирование полевки-экономки (обитателя открытых биотопов) в первые 6 лет наблюдений.

Дальнейшие изменения зависят от продолжительности и особенностей процесса зарастания этих территорий. Во многих литературных источниках, посвященных сукцессиям зарастающих луговых и с/х сообществ, утверждается, что все они постепенно зарастают лесными массивами [Маракулина, Дегтева, 2008; Кононов, Блынская, 2010; Гузова, Тиходеева, 2016; Терехин, 2016; Тиходеева и др., 2016 и др.], в том числе и в условиях Карелии [Рудковская, Громцев, 2017]. Отмечают несколько этапов этого процесса: примерно за 15–20 лет они зарастают кустарниками и подростом деревьев, а после 50 лет формируются листовенные и смешанные леса [Тиходеева, Лебедева, 2012; Лепехин, Турусов, 2016; Тиходеева и др., 2016]. При этом в ряду «луг – молодой лес – зрелый лес», так же как и на зарастающих вырубках поздних этапов, обычно происходит снижение видового разнообразия мелких млекопитающих, поскольку типичные луговые виды теряются из-за трансформации среды обитания, а один или несколько видов становятся доминантами [Balčiauskas et al., 2017].

Как правило, бывшие сельхозугодья зарастают лесом, но далеко не всегда. Некоторые участки с понижением рельефа постепенно заболачиваются, на других, более сухих, возникают близкие к природным луга с густым разнотравьем. Многолетние травы постепенно вытесняют однолетние растения, семена которых могут прорасти среди многолетников только при заносе ветром или животными [Prach et al., 2007; Знаменский, 2010]. Северные регионы, такие как Республика Карелия, изначально имеют более бедный, по сравнению южными регионами, видовой состав растительности. Все это приводит к формированию обедненных в видовом отношении растительных ассоциаций стрессоустойчивых многолетних растений [Prach et al., 2007; Лебедева и др., 2016].

При этом здесь зачастую существуют препятствия для прорастания и древесных пород, и кустарников. Так, например, заросли люпина, иван-чая и сныти обыкновенной препятствуют наступлению леса, так как под тенью их листьев молодые деревца не получают достаточно света. В условиях Карелии такими растениями являются купырь и иван-чай. Согласно исследованиям С. Р. Знаменского [2010, 2013, 2015], на месте бывших полей и лугов, на которых прекратили сенокосение, но которые не заросли лесом, формируется ассоциация купыря лесного. В травостое резко возрастает роль крупных зонтичных, в частности купыря лесного, сибирского борщевика и сныти, при этом происходит значительное снижение в таких сообществах доли мелкого мезофильного разнотравья и, как следствие, общего биоразнообразия растительности. Такие растительные сообщества становятся малопривлекательными для мелких млекопитающих ввиду снижения кормовой базы, несмотря на увеличение общей биомассы растительности. Это приводит на более поздних этапах зарастания брошенных с/х угодий к снижению численности и видового разнообразия мелких млекопитающих. При исследованиях на заброшенных покосах в подзоне средней тайги отмечалось [Быков, 2007], что по мере их зарастания сформировались сырые луга с высоким (до 1,8 м) травостоем с преобладанием злаков, купыря, мышиного горошка и т. д. Процесс формирования древесно-кустарниковой растительности здесь также развивался крайне медленно и спустя 16–18 лет еще не восстановился. Все это привело к значительному снижению численности мелких млекопитающих, заселявших ранее эти биотопы с высокой плотностью, к изменению видового состава сообщества грызунов и землероек, в частности к полному исчезновению из уловов лесных видов. Аналогичная растительная ассоциация наблюдалась нами на ЭТ, при этом спустя 20 лет после прекращения эксплуатации территории древесно-кустарниковая растительность на ней так и не сформировалась. Плотная сеть корней купыря и иван-чая препятствует продвижению кустарников и древесных пород вглубь биотопа и не позволяет повышать его защитные и кормовые свойства, необходимые для успешного заселения лесными видами мелких млекопитающих. Следствием этих процессов стало снижение на наблюдаемом нами зарастающем лугу как видового разнообразия грызунов и насекомоядных, так и численности отдельных видов. Поскольку формирование ассоциаций купыря лесного – характерное явление для большинства зарастающих брошенных сельхозугодий Карелии

[Знаменский, 2013], требуется дальнейшее, более детальное изучение динамики населения мелких млекопитающих на таких территориях.

Заключение

Деятельность человека значительно меняет условия среды, создавая природные экспериментальные площадки, на которых посредством мониторинговых исследований становится возможным изучать продолжительные по времени сукцессионные процессы. В ходе такого природного эксперимента нами было оценено изменение видового состава и численности населения мелких млекопитающих зарастающего луга, выведенного из хозяйственной деятельности человека. Постепенное изменение растительных ассоциаций сопровождалось изменением основных характеристик популяций грызунов и насекомоядных. Особенность зарастания исследованного луга – образование растительной ассоциации купыря лесного – привела к ухудшению условий обитания некоторых видов мелких млекопитающих и снижению численности и видового разнообразия указанной группы животных в целом. При этом разные виды мелких млекопитающих проявили различную реакцию на изменения. Так, изменение луговой растительности не оказало значительного влияния на обыкновенную бурозубку, ее численность изменялась согласованно с общей численностью вида в районе исследования. Зависимые от наличия и обилия кормовых растений рыжая полевка и полевка-экономка снизили свою численность по мере зарастания с/х угодий купырем по типу «бурьянник». Остальные виды, встречавшиеся здесь, населяли луг в ходе расселения молодых зверьков и в годы подъема своей численности как субоптимальный биотоп. Появление в уловах последних лет полевой мыши требует дальнейших наблюдений, но возможно, связано с некоторым улучшением кормовой базы семеноядных видов вследствие появления на лугу куртин бобовых растений.

Литература

- Быков А. В. Роль мелких млекопитающих в восстановлении древесно-кустарниковой растительности на заброшенных покосах средней тайги // Лесоведение. 2007. № 3. С. 59–65.
- Гаврилова О. И., Гаврилов В. Н. Формирование сосново-березовых молодняков на осушаемых переходных болотах южной Карелии // Известия вузов. Лесной журнал. 2017. № 6. С. 36–45. doi: 10.17238/issn0536-1036.2017.6.36
- Гузова Т. А., Тиходеева М. Ю. Преобразования биогеоценозов суходольных лугов в процессе

зарастания ольхой серой (*Alnus incana* (L.) Moench) // Вестник Санкт-Петербургского университета. 2016. Сер. 3. Биология. Вып. 1. С. 4–20.

Знаменский С. Р. Мониторинг флоры и растительности лугов // Мониторинг и сохранение биоразнообразия таежных экосистем Европейского Севера России / Ред. П. И. Данилов. Петрозаводск, 2010. С. 55–70.

Знаменский С. Р. Луга // Сельговые ландшафты Заонежского полуострова: природные особенности, история освоения и сохранение / Ред. А. Н. Громцев. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. С. 75–81.

Знаменский С. Р. Растительность ксеромезофитных и мезофитных лугов среднетаежной Карелии: эколого-топологический подход // Труды Карельского научного центра РАН. 2015. № 2. С. 3–15. doi: 10.17076/есо40

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

Ивантер Э. В., Курхинен Ю. П. Влияние промышленных рубок леса на фаунистические комплексы таежных экосистем (на примере мелких млекопитающих Восточной Фенноскандии) // Известия РАН. Сер. биол. 2016. № 4. С. 412. doi: 10.7868/S0002332916040044

Карасева Е. В., Телицына А. Ю., Жигальский О. А. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: ЛКИ, 2008. 416 с.

Кононов О. Д., Блынская Т. А. Эффективное использование сельскохозяйственных земель, выведенных из активного оборота в условиях Европейского Севера // Лесные экосистемы в условиях изменения климата: биологическая продуктивность и дистанционный мониторинг: Мат-лы межд. конф. (Йошкар-Ола, 28 июня – 2 июля 2010 г.). Йошкар-Ола, 2010. С. 50–54.

Курхинен Ю. П., Данилов П. И., Ивантер Э. В. Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем. М.: Наука, 2006. 208 с.

Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю., Ипатов В. С. О неоднородности растительного покрова лугов и лесов // Ботанический журнал. 2016. Т. 101, № 4. С. 358–376. doi: 10.1134/S0006813616040025

Лепехин А. А., Турусов В. И. Процесс наступления лесонасаждений на поле, его причины и способы устранения // Достижения науки и техники АПК. 2016. Т. 30, № 1. С. 18–20.

Лисовский А. А., Шефтель Б. И., Савельев А. П., Ермаков О. А., Козлов Ю. А., Смирнов Д. Г., Стахеев В. В., Глазов Д. М. Млекопитающие России: список видов и прикладные аспекты // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. 2019. Т. 56. 191 с.

Маракулина С. Ю., Дегтева С. В. Изменение экологических условий, растительности и почв при восстановительных сукцессиях на суходольных лугах Кировской области // Теоретическая и прикладная экология. 2008. № 2. С. 64–73.

Разнообразие биоты Карелии: Условия формирования, сообщества, виды / Ред. А. Н. Громцев, С. П. Китаев, В. И. Крутов и др. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. 262 с.

Раменский Л. Г. Учет и описание растительности (на основе проективного метода). М.: ВАСХНИЛ, 1937. 100 с.

Рудковская О. А., Громцев А. Н. Особенности антропогенной трансформации флоры агролесного комплекса в условиях среднетаежного ландшафта озерно-ледниковых равнин // Труды Карельского научного центра РАН. 2017. № 6. С. 15–28. doi: 10.17076/bg506

Саковец В. И., Гаврилов В. Н. Лесообразовательные процессы на осушенных болотах Карелии. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 1994. 100 с.

Терехин Э. А. Процессы лесовосстановления на залежах юго-запада Среднерусской возвышенности // Лесные экосистемы в условиях изменения климата: биологическая продуктивность и дистанционный мониторинг / Ред. Э. А. Курбанов. Йошкар-Ола: ПГТУ, 2016. С. 57–62.

Тиходеева М. Ю., Лебедева В. Х. Восстановление лесной растительности на месте суходольных лугов // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14, № 1. С. 1383–1386.

Тиходеева М. Ю., Лебедева В. Х., Панфиловская К. А. Классификация типов зарастания суходольных лесов // Сборник научных трудов ГНБС. 2016. Т. 143. С. 242–248.

Юркевич М. Г. Мониторинг постантропогенных ландшафтов Южной Карелии // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2016. № 4(157). С. 89–94.

Якимова А. Е. Численность и структура популяций мелких млекопитающих в биотопах с различной степенью увлаженности // Экология, эволюция и систематика животных: Матер. межд. науч.-практ. конф. (Рязань, 13–16 ноября 2012 г.). Рязань, 2012. С. 394–395.

Якимова А. Е. Результаты мониторинга мелких млекопитающих в средней Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2018. № 1. С. 67–80. doi: 10.17076/bg642

Balčiauskas L., Čepukienė A., Balčiauskienė L. Small mammal community response to early meadow – forest succession // For. Ecosyst. 2017. Vol. 4. P. 1–10. doi: 10.1186/s40663-017-0099-6

Broughton R. K., Shore R. F., Heard M. S., Amy S. R., Meek W. R., Redhead J. W., Turk A., Pywell R. Agri-environment scheme enhances small mammal diversity and abundance at the farm-scale // Agric. Ecosyst. Environ. 2014. Vol. 192. P. 122–129. doi: 10.1016/j.agee.2014.04.009

Fischer C., Schroder B. Predicting spatial and temporal habitat use of rodents in a highly intensive agricultural area // Agric. Ecosyst. Environ. 2014. Vol. 189. P. 145–153.

Grossi J. L., Chenavier L., Delcros Ph., Brun. J. J. Effects of landscape structure on vegetation and some animal groups after agriculture abandonment // Landsc. Urban Plan. 1995. Vol. 31, no. 1–3. P. 291–301.

Heroldova M. Diet of four rodent species from Robinia pseudo-acacia stands in South Moravia // Acta Theriol. 1994. Vol. 39, no. 3. P. 333–337. doi: 10.4098/AT.arch.94-38

Heroldova M., Janova E., Bryja J., Tkadlec E. Setaside plots – source of small mammal pests? // Folia Zoologica. 2005. Vol. 54, no. 4. P. 337–350.

Janova E., Heroldova M. Response of small mammals to variable agricultural landscapes in Central Europe // *Mamm. Biol.* 2016. Vol. 81, no. 5. P. 488–493. doi: 10.1016/j.mambio.2016.06.004

Janova E., Heroldova M., Konecny A., Bryja J. Traditional and diversified crops in South Moravia (Czech Republic): habitat preferences of common vole and mice species // *Mamm. Biol.* 2011. Vol. 76, no. 5. P. 570–576. doi: 10.1016/j.mambio.2011.04.003

Mac Donald D., Crabtree J. R., Wiesinger G., Dax T., Stamou N., Fleury P., Gutierrez Lazpita J., Gibon A. Agricultural abandonment in mountain areas of Europe: Environmental consequences and policy response // *J. Environ. Manag.* 2000. Vol. 59, no. 1. P. 47–69. doi: 10.1006/jema.1999.0335

Panzacchi M., Linnell J. D., Melis C., Odden M., Odden J., Gorini L., Andersen R. Effect of land-use on small mammal abundance and diversity in a forest-farmland mosaic landscape in south-eastern Norway // *For. Ecol. Manag.* 2010. Vol. 259, no. 8. P. 1536–1545. doi: 10.1016/j.foreco.2010.01.030

Povey F. D., Smith H., Watt T. A. Predation of annual grass weed seeds in arable field margins // *Ann. Appl. Biol.* 1993. Vol. 122, no. 2. P. 323–328. doi: 10.1111/j.1744-7348.1993.tb04037.x

Prach K., Lepš J., Rejmánek M. Old field succession in central Europe: local and regional patterns // *Old fields: dynamics and restoration of abandoned farmland* / Eds. V. Cramer, R. Hobbs. Washington, Covelo, London: Island Press, 2007. P. 180–201.

Pysek P., Jarosik V., Kropach Z., Chytrý M., Wild J., Tichý L. Effects of abiotic factors on species richness and cover in Central European weed communities // *Agric. Ecosyst. Environ.* 2005. Vol. 109, no. 1–2. P. 1–8. doi: 10.1016/j.agee.2005.02.018

Znamenskiy S. R. Traditional rural biotopes in Karelia // *Traditional rural biotopes in the Nordic countries, the Baltic States and the Republic of Karelia. TemaNord.* 2000. Vol. 609. P. 49–55.

References

Balčiauskas L., Čepukienė A., Balčiauskienė L. Small mammal community response to early meadow – forest succession. *For. Ecosyst.* 2017;4:1–10. doi: 10.1186/s40663-017-0099-6

Broughton R. K., Shore R. F., Heard M. S., Amy S. R., Meek W. R., Redhead J. W., Turk A., Pywell R. Agri-environment scheme enhances small mammal diversity and abundance at the farm-scale. *Agric. Ecosyst. Environ.* 2014;192:122–129. doi: 10.1016/j.agee.2014.04.009

Bykov A. V. The role of small mammals in the restoration of woody-shrub vegetation on abandoned haylands of the middle taiga. *Lesovedenie = Forest Science.* 2007;3:59–65. (In Russ.)

Fischer C., Schroder B. Predicting spatial and temporal habitat use of rodents in a highly intensive agricultural area. *Agric. Ecosyst. Environ.* 2014;189:145–153.

Gavrilova O. I., Gavrilov V. N. Formation of pine and birch young forests on drained transitional mires of South Karelia. *Izvestiya vuzov. Lesnoi zhurnal = Bulletin of Higher Educational Institutions. Forestry*

Journal. 2017;6:36–45. (In Russ.). doi: 10.17238/issn0536-1036.2017.6.36

Grossi J. L., Chenavier L., Delcros Ph., Brun. J. J. Effects of landscape structure on vegetation and some animal groups after agriculture abandonment. *Landsc. Urban Plan.* 1995;31(1-3):291–301.

Gromtsev A. N. et al. (eds.). Diversity of the biota in Karelia: conditions of formation, communities, species. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2003. 262 p. (In Russ.)

Guzova T. A., Tikhodeeva M. Yu. Transformation of upland meadow's biogeocenosis during processes of overgrowth by the gray alder (*Alnus incana* (L.) Moench). *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta = Bulletin of St. Petersburg University. Series 3. Biology.* 2016;1:4–20. (In Russ.)

Heroldova M. Diet of four rodent species from Robinia pseudo-acacia stands in South Moravia. *Acta Theriol.* 1994;39(3):333–337. doi: 10.4098/AT.arch.94-38

Heroldova M., Janova E., Bryja J., Tkadlec E. Set-aside plots – source of small mammal pests? *Folia Zoologica.* 2005;54(4):337–350.

Ivanter E. V. Essays on the population ecology of small mammals on the northern periphery of the habitat. Moscow: KMK; 2018. 770 p. (In Russ.)

Ivanter E. V., Kurkhinen Y. P. The effect of commercial cuttings on faunal associations in taiga ecosystems: a case study of small mammals in Eastern Fennoscandia. *Biology Bulletin.* 2016;43(4):350–358. doi: 10.1134/S106235901604004X

Janova E., Heroldova M. Response of small mammals to variable agricultural landscapes in Central Europe. *Mamm. Biol.* 2016;81(5):488–493. doi: 10.1016/j.mambio.2016.06.004

Janova E., Heroldova M., Konecny A., Bryja J. Traditional and diversified crops in South Moravia (Czech Republic): habitat preferences of common vole and mice species. *Mamm. Biol.* 2011;76(5):570–576. doi: 10.1016/j.mambio.2011.04.003

Karaseva E. V., Telitsyna A. Yu., Zhigal'skii O. A. The methods of studying rodents in the wild nature. Moscow: LKI; 2008. 416 p. (In Russ.)

Kononov O. D., Blynskaya T. A. Efficient use of agricultural lands derived from active use in the European North. *Lesnye ekosistemy v usloviyakh izmeneniya klimata: biologicheskaya produktivnost' i distantsionnyi monitoring: Mat-ly mezhd. konf. (Ioshkar-Ola, 28 iyunya – 2 iyulya 2010 g.) = Forest ecosystems under climate change: biological productivity, monitoring and technologies for adaptation: Proceed. of the Int. conf. (Yoshkar-Ola, June 28 – July 2, 2010).* Yoshkar-Ola; 2010. P. 50–54. (In Russ.)

Kurkhinen Yu. P., Danilov P. I., Ivanter E. V. Mammals of East Fennoscandia in the context of anthropogenic transformation of taiga ecosystems. Moscow: Nauka; 2006. 208 p. (In Russ.)

Lebedeva V. Ch., Tikhodeyeva M. Y., Ipatov V. S. About heterogeneity of the vegetation cover of meadows and forests. *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal.* 2016;101(4):358–376. (In Russ.). doi: 10.1134/S0006813616040025

Lepekhin A. A., Turusov V. I. Process of advance of forest plantation on fields, its cause and methods of the elimination. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK =*

Achievements of Science and Technology in the Agro-industrial Complex. 2016;30(1):18–20. (In Russ.)

Lisovskii A. A., Sheftel' B. I., Savel'ev A. P., Ermakov O. A., Kozlov Yu. A., Smirnov D. G., Stakheev V. V., Glazov D. M. Mammals of Russia: species list and applied issues. *Sbornik trudov Zoologicheskogo muzeya MGU = Archives of Zoological Museum of Moscow State University*. 2019;56:1–191. (In Russ.)

Mac Donald D., Crabtree J. R., Wiesinger G., Dax T., Stamou N., Fleury P., Gutierrez Lazpita J., Gibon A. Agricultural abandonment in mountain areas of Europe: environmental consequences and policy response. *J. Environ. Manag.* 2000;59(1):47–69. doi: 10.1006/jema.1999.0335

Marakulina S. Yu., Degteva S. V. Change in ecological environment, vegetation and soils in restorative successions of dry meadows in Kirov region. *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya = Theoretical and Applied Ecology*. 2008;2:64–73. (In Russ.)

Panzacchi M., Linnell J. D., Melis C., Odden M., Odden J., Gorini L., Andersen R. Effect of land-use on small mammal abundance and diversity in a forest–farmland mosaic landscape in south-eastern Norway. *For. Ecol. Manag.* 2010;259(8):1536–1545. doi: 10.1016/j.foreco.2010.01.030

Povey F. D., Smith H., Watt T. A. Predation of annual grass weed seeds in arable field margins. *Ann. Appl. Biol.* 1993;122(2):323–328. doi: 10.1111/j.1744-7348.1993.tb04037.x

Prach K., Lepš J., Rejmánek M. Old field succession in central Europe: local and regional patterns. *Old fields: dynamics and restoration of abandoned farmland*. Washington, Covelo, London: Island Press; 2007. P. 180–201.

Pysek P., Jarosik V., Kropach Z., Chytrý M., Wild J., Tichý L. Effects of abiotic factors on species richness and cover in Central European weed communities. *Agric. Ecosyst. Environ.* 2005;109(1-2):1–8. doi: 10.1016/j.agee.2005.02.018

Ramenskii L. G. Accounting and description of vegetation (based on the projective method). Moscow: VASKhNIL; 1937. 100 p. (In Russ.)

Rudkovskaya O. A., Gromtsev A. N. Man-induced change of the flora of agroforestry complexes in middle taiga landscapes of glaciolacustrine plains. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2017;6:15–28. (In Russ.). doi: 10.17076/bg506

Sakovets V. I., Gavrilov V. N. Forest formation processes on drained bogs of Karelia. Petrozavodsk; 1994. 100 p. (In Russ.)

Terekhin E. A. Reforestation on abandoned lands southwest of Central Russian Upland. *Lesnye ekosistemy v usloviyakh izmeneniya klimata: biologicheskaya produktivnost' i distantsionnyi monitoring = Forest ecosystems under climate change: biological productivity and remote monitoring*. Yoshkar-Ola: PGU; 2016. P. 57–62. (In Russ.)

Tikhodeeva M. Yu., Lebedeva V. Kh. The restoration of wood vegetation on place of meadows. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN = Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2012;14(1):1383–1386. (In Russ.)

Tikhodeeva M. Yu., Lebedeva V. Kh., Panfilovskaya K. A. Classification of types of dry meadows overgrowing. *Sbornik nauchnykh trudov GNBS = Works of the State Nikita Botanical Gardens*. 2016;143: 242–248. (In Russ.)

Yakimova A. E. The number and population structure of small mammals in biotopes with different degree of humidity. *Ekologiya, evolyutsiya i sistematika zhivotnykh: Mater. mezhd. nauch.-prakt. konf. (Ryazan', 13–16 noyabrya 2012 g.) = Ecology, evolution and systematic of animals: Proceedings of the Int. conf. (Ryazan, Nov. 13–16, 2012)*. Ryazan; 2012. P. 394–395. (In Russ.)

Yakimova A. E. The results of monitoring of small mammals in central Karelia. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2018;1:67–80. (In Russ.). doi: 10.17076/bg642

Yurkevich M. G. Monitoring of postentrapment landscapes of South Karelia. *Proceedings of Petrozavodsk State University*. 2016;1(157):89–94. (In Russ.)

Znamenskiy S. R. Traditional rural biotopes in Karelia. *Traditional rural biotopes in the Nordic countries, the Baltic States and the Republic of Karelia*. 2000;609:49–55.

Znamenskiy S. R. Monitoring of flora and meadow vegetation. *Monitoring i sokhranenie bioraznoobraziya taezhnykh ekosistem Evropeiskogo Severa = Monitoring and conservation of biodiversity of taiga ecosystems of the European North of Russia*. Petrozavodsk; 2010. P. 55–70. (In Russ.)

Znamenskiy S. R. Meadows. *Sel'govye landshafty Zaonezhskogo poluoostrova: prirodnye osobennosti, istoriya osvoeniya i sokhranenie = Selka landscapes of the Zaonezhskii Peninsula: natural characteristics, land use, conservation*. Petrozavodsk; 2013. P. 75–81. (In Russ.)

Znamenskiy S. R. Xeromesic and mesic meadow vegetation in southern boreal zone of Karelia. Ecological and topological approach. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2015;2:3–15. (In Russ.). doi: 10.17076/eco40

Поступила в редакцию / received: 14.02.2025; принята к публикации / accepted: 03.03.2025.
Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов / The author declares no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Якимова Алина Евгеньевна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник
лаборатории зоологии

e-mail: angelina73@mail.ru

CONTRIBUTOR:

Yakimova, Alina

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

УДК 636.93 : 619 : 577.15/.17 : 616.9 : 599.742.4

МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ В ПАРЕНХИМАТОЗНЫХ ОРГАНАХ И В КРОВИ У АМЕРИКАНСКИХ НОРОК (*NEOGALE VISON*) ПРИ ПЛАЗМОЦИТОЗЕ ПОД ДЕЙСТВИЕМ ПРОБИОТИКА *BACILLUS SUBTILIS*

И. И. Окулова*, **Ю. А. Березина**, **М. А. Перевозчикова**,
И. А. Домский

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

Алеутская болезнь норок (АБН, вирусный плазмоцитоз) – это контагиозное заболевание, вызываемое парвовирусом и сопровождающееся гипергаммаглобулинемией, плазмоцитозом, лимфоаденопатией, прогрессирующим исхуданием, гломерулонефритом и спленомегалией. Болезнь является одной из серьезных проблем пушного звероводства, поскольку наносит значительные убытки отрасли за счет массовой гибели животных. Учитывая особенности патогенеза АБН, можно предположить, что при борьбе с симптомами болезни эффективной может оказаться коррекция иммунного статуса животных с помощью различных препаратов, в том числе пробиотиков. Одним из них является субалин, основу которого составляет штамм *Bacillus subtilis* 2335/105, содержащий рекомбинантную плазмиду с геном интерферона α -2 человека. Препарат субалин обладает противовирусным и антиопухолевым эффектами при сохранении рекомбинантными бактериями антагонистических свойств. Предыдущие исследования показали, что добавление субалина в рацион американских норок приводит к нормализации гематологических показателей, активации неспецифического иммунитета, а также коррекции микробиоты кишечника в сторону преобладания бифидо- и лактобактерий. В экспериментах на животных, больных АБН, отмечена выраженная противовирусная активность субалина, тем не менее оценку влияния этого пробиотика на морфологию паренхиматозных органов норок с плазмоцитозом не проводили. Цель работы – морфометрическое исследование гистологических срезов печени, селезенки, почек и нижнечелюстных лимфатических узлов американской норки *Neogale vison* при плазмоцитозе и под влиянием препарата субалин, содержащего *Bacillus subtilis*. В ходе эксперимента были сформированы три группы американских норок по 10 животных в каждой: контрольная (клинически здоровые) и две экспериментальные. Животные экспериментальных групп были заражены культуральным изолятом вируса АБН «Сапфир» (в дозе 2,0 см³ внутрибрюшинно), норки первой экспериментальной группы (группа «АБН») лечения не получали, тогда как животным второй экспериментальной группы (группа «АБН+субалин») добавляли в рацион препарат субалин в дозе по 0,5×10⁹ КОЕ на животное однократно за три дня до заражения АБН и далее в течение 45 дней 5-дневными курсами с 10-дневными интервалами.

По окончании эксперимента проводили гистологическое исследование печени, селезенки, почек и нижнечелюстных лимфатических узлов животных. Проведенное нами исследование показало, что у американских норок при АБН развились типичные для этого заболевания патологические изменения паренхиматозных органов, тем не менее применение препарата субалин оказывало положительный эффект на гистологическую картину практически всех исследованных органов, кроме почек, в которых отмечалось снижение выраженности изменений морфометрических параметров органов. Это может свидетельствовать о некоторой тенденции к восстановлению функций поврежденных органов (печени, селезенки, лимфатических узлов). Благодаря иммуномодулирующему эффекту препарат субалин может быть рекомендован к применению при вирусном плазмозитозе американских норок для снижения экономического ущерба от данной болезни.

Ключевые слова: алеутская болезнь норок; иммунитет; субалин; печень; почка; селезенка; лимфатические узлы; резистентность

Для цитирования: Окулова И. И., Березина Ю. А., Перевозчикова М. А., Домский И. А. Морфометрические и морфологические показатели в паренхиматозных органах и в крови у американских норок (*Neogale vison*) при плазмозитозе под действием пробиотика *Bacillus subtilis* // Труды Карельского научного центра РАН. 2025. № 3. С. 77–89. doi: 10.17076/eb2049

I. I. Okulova*, Yu. A. Berezina, M. A. Perevozchikova, I. A. Domsy. MORPHOMETRIC AND MORPHOLOGICAL INDICES IN PARENCHYMATOUS ORGANS AND BLOOD OF AMERICAN MINK (*NEOGALE VISON*) WITH PLASMOCYTOSIS UNDER THE INFLUENCE OF A BACILLUS SUBTILIS PROBIOTIC

Professor B. M. Zhitkov Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming (79 Preobrazhenskaya St., 610000 Kirov, Russia), *Okulova_I@mail.ru

Aleutian mink disease (AMD, viral plasmacytosis) is a contagious disease caused by parvovirus and accompanied by hypergammaglobulinemia, plasmacytosis, lymphadenopathy, progressive emaciation, glomerulonephritis and splenomegaly. The disease is a serious problem in fur farming, since it causes significant losses to the industry due to the mass death of animals. Given the specific pathogenesis of AMD, one can infer that amendment of the immune status of animals with the help of various drugs, including probiotics, may be effective in the attempts to combat the symptoms of the disease. One such probiotic is Subalin, which is based on the *Bacillus subtilis* 2335/105 strain containing a recombinant plasmid with the human interferon α -2 gene. Subalin has antiviral and antitumor effects while maintaining the antagonistic properties of recombinant bacteria. Previous studies have shown that adding Subalin to the diet of American mink leads to normalization of hematological parameters, activation of non-specific immunity, and correction of intestinal microbiota towards the predominance of bifido- and lactobacilli. Experiments with animals with AMD demonstrated a pronounced antiviral activity of Subalin; however, the effect of this probiotic on the morphology of parenchymatous organs of sick minks has not been previously assessed. Our aim here was a morphometric study of histological sections of the liver, spleen, kidneys and mandibular lymph nodes of the American mink *Neogale vison* with plasmacytosis and under the influence of the *Bacillus subtilis*-containing drug subalin. In the experiment, 3 groups of American mink were formed (10 animals in each group): the control (clinically healthy animals) and two experimental groups. The animals in the experimental groups were infected with a culture isolate of the "Sapphire" AMD virus (at a dose of 2.0 cm³ intraperitoneally). Mink of the first experimental group (AMD group) did not receive treatment, while animals of the second experimental group (AMD + Subalin group) were given Subalin at a dose of 0.5 × 10⁹ CPU per animal once three days before infection with AMD and then for 45 days in 5-day courses with 10-day intervals. At the end of the experiment, histological examination of the liver, spleen, kidneys and mandibular lymph nodes of the animals was performed. Our study showed that American mink with AMD developed pathological changes in parenchymatous organs typical for this disease, but administration of the drug Subalin had a positive effect on the histological image of almost all the organs studied except

for kidneys, which appeared in a decrease in the severity of changes in the morphometric parameters of the organs. This may indicate some regeneration and a tendency for recovery of the functions of the injured organs (liver, spleen, lymph nodes). Therefore, due to the immunomodulatory effect, the drug Subalin may be recommended for use in viral plasmacytosis of American mink to reduce the economic damage from this disease.

Keywords: Aleutian mink disease; immunity; Subalin; liver; kidney; spleen; lymph nodes; resistance

For citation: Okulova I. I., Berezina Yu. A., Perevozchikova M. A., Domskey I. A. Morphometric and morphological indices in parenchymatous organs and blood of American mink (*Neogale vison*) with plasmacytosis under the influence of a *Bacillus subtilis* probiotic. *Trudy Kareli'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2025. No. 3. P. 77–89. doi: 10.17076/eb2049

Введение

Алеутская болезнь норок (АБН, плазмоцитоз) – это контагиозное, преимущественно хронически протекающее заболевание животных семейства куньих (норки и хорьки), которое вызывается парвовирусом и характеризуется системной (распространенной) пролиферацией лимфоидных и особенно плазматических клеток, гипергаммаглобулинемией, гломеруло-нефритом, гепатитом, прогрессирующим исхуданием, кровотечениями из носа и рта, жаждой [Слугин, 1975, 2004]. Болезнь регистрируется в течение всего года, вначале протекает с преобладанием латентных форм, но по мере увеличения количества больных животных или действия стрессовых факторов болезнь может проявиться в виде эпизоотии с отходом 70–80 % от числа заболевших норок. Характерные клинические признаки болезни обнаруживаются незадолго до смерти животного: исхудание с последующими кахексией, нарушением координации движений, судорогами и параличами при классической форме АБН (прогрессирующей). Смерть наступает от почечной недостаточности или вторичной инфекции [Слугин, 2004]. Патологоанатомические признаки заболевания состоят в следующем: почки значительно увеличены в размере, светло-оранжевого цвета, с множественными белесоватыми участками, капсула легко отделяется, в паренхиме большое количество звездчатых кровоизлияний; печень интенсивно красного цвета, отечна, увеличена; наблюдаются сплено-мегалия и кровоизлияния в слизистую желудка и кишечника; ткани органов инфильтрированы большим количеством плазмочитов [Huang et al., 2014; Jensen et al., 2015].

Разработка и внедрение в ветеринарную практику эффективных методов борьбы с АБН является одной из актуальных проблем в животноводстве, однако специфических средств

профилактики и лечения на сегодняшний день не разработано [Сухинин и др., 2022]. Больным животным показана симптоматическая терапия с применением антибиотиков, витаминных препаратов, белковых гидролизатов, иммунодепрессантов, гормонов [Беспалова и др., 2007]. Основное внимание ветеринарных врачей, как правило, сосредоточено на коррекции иммунного статуса больных животных с целью не допустить заражения вторичными инфекционными заболеваниями и срока созревания меха. Больных норок изолируют, обеспечивают уход отдельным обслуживающим персоналом, снабдив последний специальным инвентарем [Таранин, 2001], что является длительным и дорогостоящим. Среди методов борьбы с АБН часто применяют пробиотическую терапию, которая оказывает благоприятное действие на физиологические процессы организма.

В последние годы в ветеринарной практике возрос интерес к пробиотическим добавкам, в частности, к биопрепаратам из живых микробных культур, использующимся в сочетании с различными иммуностимуляторами, антивирусными веществами и цитокинами, среди которых наиболее широко представлены препараты интерферона. Однако такой подход усложняет технологию производства и повышает себестоимость продукции. Альтернативой комплексным препаратам являются новые пробиотики, представляющие собой непосредственные модификации пробиотических штаммов путем клонирования генов антивирусных белков. Это направление в течение ряда лет широко разрабатывается в ГНЦ ВБ «Вектор», где были созданы штаммы микроорганизмов, продуцирующие цитокины, в частности *Bacillus subtilis* 2335/pBMB 105, продуцирующий α -2 интерферон [Щелкунов и др., 1999]. Созданный на его основе пробиотик субалин наряду с иммуномодулирующим эффектом и высокой антибактериальной активностью обладает

антивирусными свойствами [Чудновская и др., 1995; Белявская и др., 2003]. Субалин является иммобилизированной высушенной споровой биомассой бактерий *Bacillus subtilis* (сенная палочка), штамм 2335/105 ВКПМ В4759, содержащий рекомбинантную плазмиду с геном интерферона α -2 человека [Белявская и др., 2003]. Этот цитокин является одним из ключевых факторов неспецифической резистентности организма при вирусных заболеваниях [Белявская и др., 2003]. Синтез интерферона осуществляется бактериями, находящимися в желудочно-кишечном тракте, при этом иммуноактивное вещество попадает сразу в лимфоидную систему (пейеровы бляшки кишечника), а не в кровоток, обеспечивая тем самым пролонгированное действие интерферона на весь период существования бактерии в кишечнике [Гашкова и др., 2013]. Такой путь введения иммунорегулятора снижает иммунизацию против интерферона, имеющую место при парентеральном введении препаратов чистого интерферона и его индукторов, кроме того, обеспечивается пролонгированная выработка интерферона на весь период существования бактерии в кишечнике [Гашкова и др., 2013].

С целью изучения возможности замедлить патогенез плазмодитоза у американских норок в условиях звероводческой фермы нами был использован препарат субалин. Предыдущие исследования показали, что добавление субалина в рацион американских норок приводит к нормализации гематологических показателей, активации неспецифического иммунитета, а также коррекции микробиоты кишечника в сторону преобладания бифидо- и лактобактерий [Гашкова и др., 2013; Бельтюкова и др., 2018]. В экспериментах на животных, больных АБН, отмечена выраженная противовирусная активность субалина [Бельтюкова и др., 2018], тем не менее оценку влияния этого препарата на морфологию и морфометрические параметры паренхиматозных органов больных норок ранее не проводили. Цель работы – морфометрическое исследование гистологических срезов печени, селезенки, почек и нижнечелюстных лимфатических узлов американской норки *Neogale vison* при плазмодитозе и под влиянием препарата субалин, содержащего *Bacillus subtilis*.

Материалы и методы

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

[Балакирев, Юдин, 1994]. Работа выполнена с соблюдением международных принципов Хельсинкской декларации о гуманном отношении к животным, принципов гуманности, изложенных в директиве Европейского сообщества (86/609/ЕС).

Объекты исследования – разводимые на звероферме ООО «Звероводческое племенное хозяйство «Вятка» (Кировская область) самки американских норок *Neogale vison* стандартного темно-коричневого окраса в возрасте 10 месяцев. Было сформировано три группы животных: контрольная (клинически здоровые норки, $n = 10$) и две экспериментальные (опытные), по 10 зверей в каждой группе. Звери обеих опытных групп были заражены культуральным изолятом вируса «Сапфир» АБН в дозе по 2,0 см³ внутрибрюшинно. Первой опытной группе зверей субалин в корм не добавляли. Второй опытной группе за три дня до заражения и далее пятидневными курсами с интервалом в 10 дней добавляли в кормосмесь субалин в дозе $0,5 \times 10^9$ КОЕ на зверя. Незараженные норки служили контролем.

Биоматериал для исследования получали во время забоя животных в конце эксперимента. Образцы тканей (печени, почки, селезенки, лимфатических узлов) фиксировали в 10% нейтральном формалине с последующей заливкой в парафин. Парафиновые срезы толщиной 5 мкм изготавливали по общепринятым методикам, окрашивали гематоксилином и эозином [Лилли, 1969; Меркулов, 1969]. Каждый окрашенный гистосрез исследовали с помощью светового микроскопа (MEIJI TECHNO, Япония) с объективом на 20х и иммерсионной системой с объективом 100х. Морфометрические показатели измеряли с использованием программного обеспечения для обработки изображений для медицины и биологии Vision Bio (Epi) (Австрия).

На срезах печени измеряли: площадь ядра и цитоплазмы гепатоцитов ($n = 30$), площадь всей клетки (для измерений использовали гепатоциты с четким контуром клетки и ядра, подсчет клеток вели в 10 полях зрения), ширину синусоидных капилляров ($n = 30$), толщину и площадь желчных капилляров ($n = 30$). Рассчитывали ядерно-цитоплазматическое отношение (ЯЦО) (ЯЦО = площадь ядра / площадь цитоплазмы гепатоцитов). На препаратах почки измеряли: площадь клубочков ($n = 20$) и капиллярной сети ($n = 20$), а также ширину мочевого пространства ($n = 20$). На срезах селезенки подсчитывали число и измеряли длину и диаметр первичных и вторичных лимфоидных узелков. На срезах нижнечелюстных лимфатических узлов подсчитывали число и измеряли длину,

ширину и площадь первичных и вторичных лимфоидных узелков. Гематологические исследования проводили с помощью гематологического анализатора PCE-90 Vet (США): определяли количество эритроцитов, лейкоцитов, гемоглобина, гематокрита, подсчет лейкоформулы проводили по В. А. Берестову [2005].

Статистический анализ полученных данных проводился с использованием программного обеспечения MS Excel и Statgraphics 5.0 общепринятыми методами [Унгурияну, Гржибовский, 2011]. Для сравнения изученных показателей между разными группами был использован непараметрический критерий (U) Вилкоксона – Манна – Уитни. Статистически значимыми считали различия при $p < 0,05$.

Результаты и обсуждение

По результатам экспериментального заражения норок культуральным штаммом вируса алеутской болезни норок в РИОЭФ у всех зверей контрольной группы во все сроки исследований отмечалась положительная реакция. При анализе результатов гематологических исследований у зверей группы «АБН+субалин» с 14-го по 45-й день эксперимента наблюдалась тенденция к достоверному повышению

уровня гемоглобина на 39 % ($p < 0,05$), гематокрита – на 37 % ($p < 0,05$) с одновременным снижением числа эритроцитов на 13 % ($p < 0,05$) по сравнению с этими показателями контрольной группы животных. По сравнению животными группы «АБН+субалин» у зверей группы «АБН» содержание гемоглобина было выше на 20 % ($p < 0,05$), гематокрита – на 22,9 % ($p < 0,05$). Количественный показатель эритроцитов у зверей группы «АБН» во все сроки исследований с 14-го по 45-й день был выше по сравнению с группой «АБН+субалин» на 25 % ($p < 0,05$), по сравнению с контрольной группой – на 9,5 % ($p < 0,05$). Количество лейкоцитов во все сроки исследований в группе животных «АБН» было выше на 66 % ($p < 0,05$) по сравнению с группой «АБН+субалин» и выше в 3,9 раза ($p < 0,05$) в сравнении с животными контрольной группы. Во всех исследуемых временных точках эксперимента количество лимфоцитов было повышено в группе «АБН» на 62 % ($p < 0,05$), 17 % ($p < 0,05$), 30 % ($p < 0,05$) и 50 % ($p < 0,05$) на 14, 21, 30 и 45-й дни исследования соответственно по сравнению группой «АБН+субалин». Изучаемые показатели в группе «АБН» на всем протяжении эксперимента были выше на 77 % ($p < 0,05$) по сравнению контрольной группой (табл. 1).

Таблица 1. Динамика гематологических показателей у опытных и контрольной групп норок
Table 1. Dynamics of hematological parameters in experimental and control groups of minks

Показатели Indicators	Сроки и результаты исследований Research results and timeframes			
	14 дней 14 days	21 день 21 days	30 дней 30 days	45 дней 45 days
контрольная группа control group				
эритроциты, $10^{12}/л$ erythrocytes, $10^{12}/l$	9,59 ± 0,07	9,47 ± 0,48	9,3 ± 0,082	9,41 ± 0,09
лейкоциты, $10^9/л$ leukocytes, $10^9/l$	6,6 ± 0,238	5,9 ± 0,162	6,1 ± 0,321	6,3 ± 0,413
гемоглобин, г/л hemoglobin, g/l	138 ± 1,398	145 ± 2,06	148 ± 0,967	144 ± 1,934
гематокрит, % hematocrit	40,4 ± 0,53	42,6 ± 0,69	43,9 ± 0,37	40,1 ± 0,69
нейтрофилы, % neutrophils:				
палочкоядерные band	4,4 ± 0,024	4,2 ± 0,036	4,1 ± 0,045	4,0 ± 0,068
сегментоядерные segmented	55,5 ± 1,36	51,3 ± 0,85	54,8 ± 1,32	56,9 ± 0,75
эозинофилы, % eosinophils	0,5 ± 0,009	0,4 ± 0,003	0,3 ± 0,057	0,4 ± 0,033
базофилы, % basophils	0,5 ± 0,016	0,5 ± 0,056	0,6 ± 0,019	0,5 ± 0,042
моноциты, % monocytes	3,0 ± 0,012	4,0 ± 0,098	3,1 ± 0,034	3,4 ± 0,081
лимфоциты, % lymphocytes	36,0 ± 0,63	39,2 ± 0,71	35,5 ± 0,63	34,2 ± 0,96

Окончание табл. 1
Table 1 (continued)

Показатели Indicators	Сроки и результаты исследований Research results and timeframes			
	14 дней 14 days	21 день 21 days	30 дней 30 days	45 дней 45 days
1-я опытная группа «АБН» 1st experimental group «AMD»				
эритроциты, $10^{12}/л$ erythrocytes, $10^{12}/l$	8,37 ± 0,01*	8,57 ± 0,17*	8,26 ± 0,07*	7,45 ± 0,05*
лейкоциты, $10^9/л$ leukocytes, $10^9/l$	24,2 ± 0,01*	34,25 ± 0,3*	25,1 ± 0,19*	24,6 ± 0,29*
гемоглобин, г/л hemoglobin, g/l	190 ± 0,86*	193 ± 0,37*	184 ± 0,51*	195 ± 1,49*
гематокрит, % hematocrit	57,2 ± 0,01*	57,8 ± 0,13*	58,1 ± 0,16*	58,6 ± 0,13*
нейтрофилы, % neutrophils:				
палочкоядерные band	1,4 ± 0,843*	2,8 ± 0,583*	1,6 ± 0,678*	2,5 ± 0,489*
сегментоядерные segmented	34,0 ± 2,03*	38,6 ± 0,92*	35,2 ± 1,12*	29,0 ± 0,32*
эозинофилы, % eosinophils	2,2 ± 0,090*	3,0 ± 0,021*	2,4 ± 0,024*	2,0 ± 0,864*
базофилы, % basophils	0,2 ± 0,012*	-	-	0,1 ± 0,065*
моноциты, % monocytes	0,4 ± 0,004*	1,0 ± 0,056*	1,2 ± 0,200*	0,3 ± 0,568*
лимфоциты, % lymphocytes	61,7 ± 1,93*	54,6 ± 1,20*	59,6 ± 1,33*	66,2 ± 0,43*
2-я опытная группа «АБН+субалин» 2nd experimental group «AMD+subalin»				
эритроциты, $10^{12}/л$ erythrocytes, $10^{12}/l$	10,3 ± 0,03*	10,75 ± 0,04*	10,33 ± 0,06*	10,1 ± 0,013*
лейкоциты, $10^9/л$ leukocytes, $10^9/l$	14,6 ± 0,04*	24,5 ± 0,53*	14,4 ± 0,13*	9,5 ± 0,102*
гемоглобин, г/л hemoglobin, g/l	143 ± 0,51*	171 ± 0,51*	162 ± 0,66*	139 ± 0,70*
гематокрит, % hematocrit	47,7 ± 0,61*	47,2 ± 0,28*	48,0 ± 0,08*	43,5 ± 0,17*
нейтрофилы, % neutrophils:				
палочкоядерные band	5,6 ± 0,510*	5,8 ± 0,583*	5,4 ± 0,678*	5,0 ± 0,489*
сегментоядерные segmented	50,6 ± 1,96*	40,6 ± 0,92*	42,6 ± 1,12*	43,0 ± 0,32*
эозинофилы, % eosinophils	1,0 ± 0,031*	1,0 ± 0,021*	1,4 ± 0,024*	2,0 ± 0,064*
базофилы, % basophils	0,8 ± 0,002*	1,0 ± 0,036*	1,4 ± 0,245*	1,0 ± 0,059*
моноциты, % monocytes	4,0 ± 0,31*	5,0 ± 0,056*	4,2 ± 0,200*	5,0 ± 0,568*
лимфоциты, % lymphocytes	38,0 ± 0,29*	46,6 ± 1,20*	45,5 ± 1,33*	44,0 ± 0,43*

Примечание. Здесь и в табл. 2–4: «АБН» – группа животных, зараженных вирусом АБН; «АБН+субалин» – группа животных, зараженных вирусом АБН и получавших препарат субалин. Здесь и в табл. 3 различия статистически значимы ($p < 0,05$): * – с контрольной группой.

Note. Here and in Tables 2–4: “AMD” – minks with Aleutian disease; “AMD+subalin” – minks with Aleutian disease treated with subalin. Here and in Table 3 the differences are statistically significant ($p < 0.05$): * – with the control group.

Число лейкоцитов и лейкоцитарная формула при алеутской болезни изменяются в довольно больших пределах. У больных плазмцитозом норок имеет место лейкоцитоз. Лейкоцитарная формула характеризуется уменьшением числа

палочкоядерных и сегментоядерных нейтрофилов, лимфоцитозом, моноцитопенией.

В группе «АБН+субалин» наблюдалось восстановление соотношения клеток лейкограммы, что отражает, вероятно, нормализацию

функций кроветворных органов под влиянием субалина. Преобладание нейтрофилов в лейкограмме указывает на важную роль фагоцитарного звена в обеспечении иммунного гомеостаза у норок.

В ходе исследования проведена оценка влияния препарата субалин, содержащего пробиотик *Bacillus subtilis*, на морфометрические параметры паренхиматозных органов американских норок, экспериментально зараженных АБН. Полученные результаты представлены в таблицах 2–4.

Печень – самая крупная железа организма млекопитающих, выполняющая разнообразные функции; на структуру печени могут влиять факторы внутренней и внешней среды [Zitare et al., 2013]. Гепатоциты (основные клетки печени) имеют одно или несколько ядер; наличие многоядерных и полиплоидных гепатоцитов отражает приспособительные изменения печени, поскольку эти клетки крупнее и способны выполнять гораздо большие по объему функции, чем обычные гепатоциты. Их число может резко возрасти при функциональных нагрузках на печень [Литвиненко и др., 2018; Мяделец, Лебедева, 2018].

По сравнению с контрольными животными у норок, зараженных вирусом АБН, наблюдались следующие изменения морфометрических параметров в печени и желчном пузыре (табл. 2): уменьшение размера гепатоцитов (площади всей клетки на 50 % и площади цитоплазмы на 58 %), увеличение площади ядра гепатоцитов на 13 %, ЯЦО в 2,5 раза, ширины синусоидных капилляров на 25 %, а также толщины и площади желчных капилляров в 22 и 11 раз соответственно. Подобные изменения морфометрических параметров в печени и желчном пузыре у норок, больных АБН, могут указывать на гидрорическую дистрофию гепатоцитов, гиперплазию эпителия желчевыводящих протоков, а также кровенаполнение синусоидных капилляров, что характерно для животных с АБН и отмечалось ранее другими исследователями [Сухинин и др., 2021].

Применение препарата субалин снижало выраженность изменений указанных морфометрических показателей. Так, площадь гепатоцитов и площадь цитоплазмы у животных из группы «АБН+субалин» были ниже на 37 и 43 % соответственно, чем у контрольных, но выше соответственно на 27 и 37 %, чем у норок из группы «АБН». Ядерно-цитоплазматическое отношение у норок, получавших субалин, было выше в 2 раза по сравнению с контрольными животными, но ниже на 21 %, чем у норок из группы «АБН». Ширина синусоидных

капилляров была ниже на 51 % у норок из группы «АБН+субалин», чем у животных из группы «АБН», и статистически не отличалась от величин у контрольных норок. Толщина и площадь желчных капилляров у норок, получавших субалин, были больше в 1,2 и 1,8 раза соответственно, чем у контрольных животных, но ниже соответственно в 18 и 6 раз, чем у норок из группы «АБН».

В каждой почке у млекопитающих содержится около 1 млн нефронов, в которых происходит фильтрация плазмы крови. В почке функционирует несколько типов нефронов: субкапсулярные интракортикальные и юкстамедуллярные. Различие между ними заключается в локализации в почке, величине клубочков (юкстамедуллярные крупнее суперфициальных), глубине расположения клубочков и проксимальных канальцев в корковом веществе почки (клубочки юкстамедуллярных нефронов лежат у границы коркового и мозгового вещества) и в длине отдельных участков нефрона, особенно петель нефрона. Суперфициальные нефроны имеют короткие петли, юкстамедуллярные, напротив, – длинные, спускающиеся во внутреннее мозговое вещество почки. Характерна строгая зональность распределения канальцев внутри почки. При нормальных физиологических условиях процессы фильтрации плазмы протекают преимущественно в интракортикальных нефронах, тогда как юкстамедуллярные выполняют роль шунта.

В нашей работе морфометрические исследования проводили в интракортикальной зоне почки. В этом органе у норок, зараженных АБН, наблюдалось уменьшение площадей: клубочков на 29 %, капиллярной сети на 27 %, мочевых пространств на 42 % по сравнению с контрольными животными (табл. 2). Ранее другими исследователями показано наличие характерных признаков гломерулонефрита у норок, больных АБН: мезангиальной пролиферации, отека клубочков, плохо различимых капиллярных петель и лимфоплазмодитарной инфильтрации [Сухинин и др., 2021].

Применение препарата субалин приводило к еще большему снижению указанных морфометрических показателей почек (табл. 2). Так, площадь клубочков у животных из группы «АБН+субалин» была ниже на 40 и 15 %, чем у контрольных норок и норок из группы «АБН» соответственно. Площадь мочевых пространств у норок, получавших субалин, была ниже на 58 и 28 %, чем у контрольных особей и животных из группы «АБН» соответственно. Площадь капиллярной сети у норок, получавших субалин, была ниже на 34 %, чем у контрольных животных.

Таблица 2. Влияние субалина на морфометрические показатели печени, желчного пузыря и почек американских норок, экспериментально зараженных АБН

Table 2. The effect of subalin on the morphometric indices of the liver, gall bladder and kidney in American mink with Aleutian mink disease

Показатель Index	Группы животных Groups of animals		
	Контроль Control M ± m (min – max)	«АБН» “AMD” M ± m (min – max)	«АБН+субалин» “AMD+subalin” M ± m (min – max)
Печень Liver			
Площадь гепатоцитов, мкм ² Hepatocyte area, μm ²	162,01 ± 5,84 (93,07 – 215,03)	80,29 ± 1,37 * (65,89 – 94,27)	102,11 ± 6,44 *♦ (53,04 – 182,65)
Площадь ядер гепатоцитов, мкм ² Area of hepatocyte nuclei, μm ²	17,26 ± 0,56 (10,32 – 22,34)	19,45 ± 0,66 * (12,99 – 28,54)	19,07 ± 0,91 (12,40 – 31,22)
Площадь цитоплазмы гепатоцитов, мкм ² Hepatocyte cytoplasm area, μm ²	144,74 ± 5,89 (73,64 – 199,48)	60,68 ± 1,37 * (44,87 – 70,8)	83,04 ± 6,06 *♦ (38,95 – 155,86)
Ядерно-цитоплазматическое отношение, ЯЦО Nuclear cytoplasmic ratio, NCR	0,13 ± 0,01 (0,07 – 0,26)	0,33 ± 0,01 * (0,19 – 0,47)	0,26 ± 0,01 *♦ (0,10 – 0,44)
Ширина синусоидных капилляров, мкм Width of sinusoidal capillaries, μm	5,97 ± 0,17 (4,21 – 7,72)	7,47 ± 0,25 * (4,96 – 9,85)	3,66 ± 0,36 ♦ (3,29 – 10,50)
Желчный пузырь Gall bladder			
Толщина желчного капилляра, мкм Thickness of the bile capillary, μm	1,99 ± 0,02 1,89 – 2,07	43,42 ± 0,68 * 39,76 – 45,56	2,36 ± 0,05 *♦ 1,98 – 2,59
Площадь желчного капилляра, мкм ² Bile capillary area, μm ²	135,79 ± 2,54 121,44 – 142,56	1480,07 ± 15,59 * 1395,34 – 1531,72	240,63 ± 7,63 *♦ 202,23 – 269,19
Почка Kidney			
Площадь клубочков, мкм ² Glomerulus area, μm ²	8569,17 ± 260,60 5439,22 – 10874,65	6080,36 ± 324,78 * 3595,25 – 8206,43	5160,99 ± 132,57 *♦ 4100,90 – 6558,60
Площадь капиллярной сети, мкм ² Area of capillary network, μm ²	6297,60 ± 238,11 4031,99 – 7855,11	4614,17 ± 228,71 * 2447,88 – 6229,92	4138,96 ± 111,59 * 3162,80 – 5007,11
Площадь мочевых пространств, мкм ² Area of urinary spaces, μm ²	2417,88 ± 218,05 1407,23 – 5946,20	1405,47 ± 144,62 * 171,65 – 2250,39	1013,42 ± 78,10 *♦ 238,62 – 1617,76

Примечание. Здесь и в табл. 4 различия статистически значимы (p < 0,05): * – с контрольной группой; ♦ – с группой «АБН».

Note. Here and in Table 4 the differences are statistically significant (p < 0.05): * – with the control group; ♦ – with the “AMD” group.

Селезенка относится в периферическим органам лимфатической системы, расположена в брюшной полости и выполняет фильтрационную, иммунную, кроветворную и депонирующую функции. Между трабекулами находится пульпа селезенки, основу которой составляет ретикулярная ткань. Структурно и функционально пульпа делится на два отдела: белая пульпа, связанная с реакциями иммунитета, и красная, где происходит фильтрация (очищение) кровотока.

У норок, зараженных АБН, первичные лимфоидные узелки в селезенке отсутствовали, а такие показатели, как число, длина и диаметр центра размножения вторичных лимфоидных узелков, были ниже на 36, 26 и 27 % соответственно, чем у контрольных животных (табл. 3). Указанные изменения отражают степень напряженности гуморального иммунитета, а также

высокий уровень выработки антител плазматическими клетками. Ранее другими исследователями у норок, больных АБН, была обнаружена гиперплазия селезенки, вокруг кровеносных сосудов имелись очаговые скопления большого количества плазматических клеток [Сухинин и др., 2021]. Применение препарата субалин в нашем исследовании приводило в основном к увеличению указанных морфометрических параметров селезенки. Так, число первичных лимфоидных узелков было ниже на 15 %, но их диаметр был выше в 2,8 раза по сравнению с контролем. Несмотря на то что под влиянием субалина число вторичных лимфоидных узелков было ниже на 36 % по сравнению с контролем, их длина и диаметр центра размножения были выше в 2,4 и 2,9 раза соответственно, чем у контрольных животных, и в 3,3 и 3,9 раза соответственно по сравнению с норками из группы «АБН».

Таблица 3. Влияние субалина на морфометрические показатели селезенки американских норок, экспериментально зараженных АБН

Table 3. The effect of subalin on the morphometric indices of the spleen in American mink with Aleutian mink disease

Показатель Index	Контроль Control M ± m (min – max)	«АБН» “AMD” M ± m (min – max)	«АБН+субалин» “AMD+subalin” M ± m (min – max)
Первичные лимфоидные узелки Primary lymphoid nodules			
Число Number	23,60 ± 0,24 23,00 – 24,00	Отсутствует None	20,00 ± 0,32 * 19,00 – 21,00
Диаметр лимфоидных узелков, мм Diameter of lymphoid nodules, mm	67,42 ± 7,83 25,47 – 104,75	–	191,97 ± 27,64 * 96,91 – 302,34
Вторичные лимфоидные узелки с развитым центром размножения Secondary lymphoid nodules with a developed germinal center			
Число Number	12,80 ± 0,20 12,00 – 13,00	8,20 ± 0,20 * 8,00 – 9,00	8,20 ± 0,20 *♦ 8,00 – 9,00
Длина лимфоузлов, мм Length of lymph nodes, mm	216,03 ± 13,40 100,20 – 298,47	160,30 ± 22,08 * 80,61 – 250,48	523,06 ± 24,77 *♦ 308,61 – 74,65
Диаметр центра размножения, мм Diameter of the germinal center, mm	28,75 ± 4,08 5,48 – 77,74	20,87 ± 4,65 * 7,88 – 42,31	82,30 ± 9,79 *♦ 29,89 – 178,12

Паренхима лимфатических узлов представлена корковым и внутренним мозговым веществом [Хэм, Кормак, 1983]. Лимфоидные фолликулы проходят три стадии развития, первая из которых – это стадия первичного фолликула, состоящего из В-лимфоцитов. После того как В-лимфоцит распознает антиген, получит все необходимые стимулирующие сигналы, он вступает в иммуногенез, строго необходимым этапом которого является пролиферация клона В-лимфоцитов. Светлые крупные активно пролиферирующие В-лимфоциты в центральной части фолликула формируют герминативный центр (зона размножения). Первичный фолликул преобразуется во вторичный [Хаитов и др., 2000].

По сравнению с контрольными животными у норок, зараженных АБН, не отмечено статистически значимого снижения изученных показателей нижнечелюстных лимфатических узлов, кроме числа первичных лимфоидных узелков в 3 раза (табл. 4). Влияние препарата субалин выразилось в увеличении числа, длины и ширины первичных лимфоидных узелков на 36, 76 и 85 % соответственно по сравнению с аналогичными показателями у норок из группы «АБН». Также применение субалина привело к увеличению числа (в 5,5 раза), длины (в 2 раза), ширины (в 2 раза) и площади (в 4 раза) вторичных лимфоидных узелков по сравнению с норками из группы «АБН». Животные, получавшие препарат, характеризовались более высоким числом (на 61 %) и шириной (на 32 %) вторичных лимфоидных узелков по сравнению с контролем.

И. В. Гашкова с соавторами [2013] изучали влияние пробиотика субалин на кишечный микробиоценоз молодняка норок при бактериологическом исследовании проб фекалий норок и показали, что введение субалина в рацион норок способствует снижению в желудочно-кишечном тракте уровня стафилококков в 1,3 раза, стрептококков – в 1,4 раза, эшерихий – в 1,2 раза, анаэробных бактерий рода *Clostridium* – в 1,3 раза, а также условно-патогенных бактерий рода *Proteus* – в 1,5 раза по сравнению с контролем. Биопрепарат также способствует повышению количества представителей резидентной микрофлоры: бифидобактерий в 1,3 раза и лактобактерий в 1,6 раза. Полная элиминация дрожжей и вытеснение из ЖКТ штамма, входящего в состав пробиотика, происходит на пятый день после отмены препарата. В ходе проведенного опыта выявлено, что пробиотический препарат способствовал активному изменению кишечного микробиоценоза на пятый день применения, увеличивая количество бактерий, являющихся представителями нормофлоры. В результате гематологических исследований у норок контрольной группы отмечено снижение уровня гемоглобина в сравнении с физиологической нормой. Введение в рацион зверей биопрепарата оказывает положительное влияние на гемопоэз, у животных опытной группы зарегистрировано достоверное увеличение в крови содержания гемоглобина в 1,3 раза по сравнению с аналогами из контроля. У опытной группы отмечено достоверное повышение, в пределах физиологической нормы, числа лейкоцитов –

Таблица 4. Влияние субалина на морфометрические показатели нижнечелюстных лимфатических узлов американских норок, экспериментально зараженных АБН

Table 4. The effect of subalin on the morphometric indices of the lymph nodes in American mink with Aleutian mink disease

Показатель Index	Контроль Control M ± m (min – max)	«АБН» “AMD” M ± m (min – max)	«АБН+субалин» “AMD+subalin” M ± m (min – max)
Первичные лимфоидные узелки Primary lymphoid nodules			
Число Number	8,80 ± 0,20 8,00 – 9,00	2,80 ± 0,20 * 2,00 – 3,00	3,80 ± 0,20 *♦ 3,00 – 4,00
Длина лимфоидного узелка, мкм Length of the lymphoid nodule, µm	184,05 ± 29,79 101,18 – 327,11	145,96 ± 13,54 124,37 – 160,89	256,75 ± 31,87 ♦ 198,02 – 315,57
Ширина лимфоидного узелка, мкм Width of the lymphoid nodule, µm	211,13 ± 35,38 114,07 – 347,50	172,82 ± 22,57 140,65 – 204,49	319,71 ± 32,44 ♦ 271,39 – 400,35
Площадь лимфоидного узелка, мм ² Area of the lymphoid nodule, mm ²	41,85 ± 12,35 9,04 – 97,08	22,50 ± 3,31 19,19 – 27,87	49,13 ± 13,81 17,09 – 73,77
Вторичные лимфоидные узелки Secondary lymphoid nodules			
Число Number	8,20 ± 0,20 8,00 – 9,00	2,40 ± 0,24 2,00 – 3,00	13,20 ± 0,20 *♦ 13,00 – 14,00
Длина лимфоидного узелка, мкм Length of the lymphoid nodule, µm	312,83 ± 38,22 205,52 – 432,40	205,50 ± 27,81 185,84 – 225,17	409,60 ± 30,25 ♦ 258,71 – 573,32
Ширина лимфоидного узелка, мкм Width of the lymphoid nodule, µm	389,43 ± 53,82 232,53 – 553,02	268,19 ± 72,68 216,80 – 319,58	513,94 ± 29,28 *♦ 323,37 – 711,88
Площадь лимфоидного узелка, мм ² Area of the lymphoid nodule, mm ²	125,98 ± 33,08 37,92 – 251,78	47,38 ± 15,19 36,64 – 58,13	191,05 ± 16,84 ♦ 108,95 – 300,37

в 1,5 раза, лимфоцитов – в 1,6 раза, сегментоядерных нейтрофилов – в 1,1 раза, моноцитов – в 2 раза и снижение количества палочкоядерных нейтрофилов в 1,3 раза по сравнению с соответствующими показателями контрольной группы животных. В ходе иммунологических и биохимических исследований сыворотки крови отмечено положительное влияние субалина на иммунный статус норок. У зверей опытной группы по сравнению с контролем произошло достоверное повышение бактерицидной и лизоцимной активности сыворотки крови в 1,7 и 1,3 раза, при постановке опсонофагоцитарной реакции нейтрофилов показатель Штритера увеличился в 1,3 раза. Лечебно-профилактический препарат субалин оказал положительное влияние и на функциональное состояние печени. Помимо характерных изменений белкового спектра в сыворотке крови норок опытной группы отмечалась более низкая активность АсАТ и АлАТ (в 1,6 и 1,1 раза), а также щелочной фосфатазы (в 3,2 раза) по сравнению с соответствующими показателями в контроле.

Полученные нами результаты в основном согласуются с данными других исследователей, изучавших влияние такого противовирусного и иммуномодулирующего средства, как аллоферон [Сухинин и др., 2021], на гистологические особенности внутренних органов американских

норок, инфицированных вирусом АБН. Показано, что применение аллоферона приводит к меньшей выраженности патологических изменений внутренних органов больных животных.

Заключение

Разработка и внедрение в ветеринарную практику эффективных методов борьбы с АБН является одной из актуальных проблем в звероводстве. Проведенное нами исследование показало, что у американских норок при АБН развились типичные для этого заболевания патологические изменения паренхиматозных органов, тем не менее применение препарата субалин оказывало положительный эффект на гистологическую картину практически всех исследованных органов, кроме почек, что выражалось в снижении выраженности изменений морфометрических параметров органов. Это может свидетельствовать о некоторой регенерации и тенденции к восстановлению функций поврежденных органов (печени, селезенки, лимфатических узлов). Следовательно, благодаря иммуномодулирующему эффекту препарат субалин целесообразно применять при вирусном плазмоцитозе у американских норок для снижения экономического ущерба от данной болезни.

Авторы признательны за помощь в проведении исследований сотрудникам ООО «Звероводческое племенное хозяйство «Вятка» Слободского района Кировской области – директору В. Н. Сивковой и главному ветеринарному врачу С. Н. Тюфякову.

Литература

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

Бельтюкова З. Н., Окулова И. И., Березина Ю. А., Кошурникова М. А. Иммунный статус пушных зверей и его коррекция // Международный вестник ветеринарии. 2018. Т. 4. С. 110–114.

Белявская В. А., Чендынцева В. Н., Бондаренко В. М., Литвяков Н. В. Биологические эффекты интерферона, продуцируемого рекомбинантными бактериями препарата – пробиотика субалина // Микробиология, эпидемиология, иммунология. 2003. № 2. С. 102–109.

Берестов В. А. Клиническая биохимия пушных зверей. Справочное пособие. Петрозаводск: Карелия, 2005. 158 с.

Беспалова Т. А., Сидоров Г. Н., Хитрова Е. А. Коррекция иммунного статуса здоровых норок и инфицированных вирусом алеутской болезни // Ветеринарная патология. 2007. № 3. С. 251–254.

Гашкова И. В., Окулова И. И., Бельтюкова З. Н., Домский И. А., Березина Ю. А. Влияние пробиотика субалина на кишечный микробиоценоз молодняка норки // Ветеринарный врач. 2013. № 6. С. 58–60.

Лилли Р. Патологическая техника и практическая гистохимия. М.: Мир, 1969. 410 с.

Литвиненко А. Н., Зиновкин Д. А., Угольник Т. С. Морфологические и морфометрические параметры ткани печени лабораторных животных после моделирования хронического стресса // Проблемы здоровья и экологии. 2018. № 4(58). С. 56–60.

Меркулов Г. А. Курс патологистологической техники. Л.: Медицина, 1969. 326 с.

Мяделец О. Д., Лебедева Е. И. Функциональная морфология и элементы общей патологии печени. Витебск: ВГМУ, 2018. 339 с.

Овсянников А. И. Основы опытного дела в животноводстве. М.: Колос, 1976. 304 с.

Слугин В. С. Алеутская болезнь норок. М.: ВНИИТЭИСХ, 1975. 61 с.

Слугин В. С. Болезни плотоядных пушных зверей и их этиологическая связь с патологией других животных и человека. Киров: Кировск. обл. тип., 2004. 592 с.

Сухинин А. А., Гумберидзе М. М., Макавчик С. А., Никонов Б. А., Гусев В. И., Евсегнеева И. В., Беккер Г. П. Алеутская болезнь норок: эффективность иммунокорректирующей терапии // Сельскохозяйственная биология. 2022. № 2. С. 384–397. doi: 10.15389/agrobiology.2022.2.384rus

Сухинин А. А., Гумберидзе М. М., Никонов Б. А., Гусев В. И., Евсегнеева И. В., Беккер Г. П. Оценка

морфологических изменений внутренних органов при терапии алеутской болезни норки аллофероном // Международный вестник ветеринарии. 2021. № 4. С. 41–45. doi: 10.52419/issn2072-2419.2021.4.41

Таранин А. В., Зеленов Е. Ю. Современное состояние исследований алеутской болезни норки (по материалам семинара VII конгресса IFASA) // Кролиководство и звероводство. 2001. № 6. С. 20.

Унгурияну Т. Н., Гржибовский А. М. Краткие рекомендации по описанию, статистическому анализу и представлению данных в научных публикациях // Экология человека. 2011. Т. 5. С. 55–60.

Иммунология: учебник / Ред. Р. М. Хаитов, Г. А. Игнатъева, И. Г. Сидорович. М.: Медицина, 2000. 432 с.

Хэм А., Кормак Д. Гистология. М.: Мир, 1983. Т. 2. 254 с.

Чудновская Н. В., Рыбалко С. Л., Сорокулова И. Б., Белявская В. А., Резник С. Р., Смирнов В. В. Анти-вирусная активность пробиотиков из бацилл // Доповіді Національної академії наук України. 1995. № 2. С. 124–126.

Щелкунов С. Н., Петренко В. А., Рязанкина О. И., Репин В. Е., Андреева И. С., Ильичев А. А., Белявская В. А., Сандахчиев Л. С., Серпинский О. И., Сиволобова Г. Ф., Синяков А. Н., Перминова Н. Г., Тимофеев И. В., Леляк А. И., Ноздрин Г. А., Катковский Л. П., Данилюк Н. К., Масычева В. И. Штаммы бактерий *Bacillus subtilis* и *Bacillus licheniformis*, используемые в качестве компонентов препарата против вирусных и бактериальных инфекций, и препарат на основе этих штаммов. Патент РФ № 1839459. 1999.

Huang Q., Luo Y., Cheng F., Best S. M., Bloom M. E., Qiu J. Molecular characterization of the small nonstructural proteins of parvovirus Aleutian mink disease virus (AMDV) during infection // Virology. 2014. Vol. 452. P. 23–31. doi: 10.1016/j.virol.2014.01.005

Jensen T. H., Chriél M., Hansen M. S. Progression of experimental chronic Aleutian mink disease virus infection // Acta Vet. Scand. 2015. Vol. 58. P. 1–10. doi: 10.1186/s13028-016-0214-7

Zitare I., Pilmane M., Jemeljanovs A. Histomorphology of the digestive system of red deer (*Cervus elaphus* L.) in Latvia // J. Vet. Med. Anim. Health. 2013. Vol. 5, no. 4. P. 99–106. doi: 10.5897/JVMAN12.036

References

Balakirev N. A., Yudin V. K. Guidelines for conducting scientific and economic experiments on feeding fur animals. Moscow: Izd-vo Rossel'khozakademii; 1994. 31 p. (In Russ.)

Bel'tyukova Z. N., Okulova I. I., Berezina Yu. A., Koshurnikova M. A. Immune status of fur animals and its correction. *Mezhdunarodnyi vestnik veterinarii = International Bulletin of Veterinary Medicine*. 2018;4:110–114. (In Russ.)

Belyavskaya V. A., Chendyntseva V. N., Bondarenko V. M., Litvyakov N. V. Biological effects of interferon produced by recombinant bacteria of the probiotic drug subalin. *Mikrobiologiya, epidemiologiya,*

immunologiya = Microbiology, Epidemiology, Immunology. 2003;2:102–109. (In Russ.)

Berestov V. A. Clinical biochemistry of fur animals: a reference book. Petrozavodsk: Kareliya; 2005. 158 p.

Bespalova T. A., Sidorov G. N., Khitrova E. A. Correction of the immune status of healthy minks and those infected with the Aleutian disease virus. *Veterinarnaya patologiya = Veterinary Pathology*. 2007;3:251–254. (In Russ.)

Chudnovskaya N. V., Rybalko S. L., Sorokulova I. B., Belyavskaya V. A., Reznik S. R., Smirnov V. V. Antiviral activity of probiotics from bacilli. *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*. 1995;2:124–126. (In Russ.)

Gashkova I. V., Okulova I. I., Bel'tyukova Z. N., Domskii I. A., Berezina Yu. A. Effect of the probiotic subalinalin on the intestinal microbiocenosis of young minks. *Veterinarnyi vrach = Veterinary Doctor*. 2013;6:58–60. (In Russ.)

Ham A., Cormack D. Histology. Moscow: Mir; 1983. 254 p. (In Russ.)

Huang Q., Luo Y., Cheng F., Best S. M., Bloom M. E., Qiu J. Molecular characterization of the small nonstructural proteins of parvovirus Aleutian mink disease virus (AMDV) during infection. *Virology*. 2014;452:23–31. doi: 10.1016/j.virol.2014.01.005

Jensen T. H., Chrii M., Hansen M. S. Progression of experimental chronic Aleutian mink disease virus infection. *Acta Vet. Scand.* 2015;58:1–10. doi: 10.1186/s13028-016-0214-7

Khaitov R. M., Ignat'eva G. A., Sidorovich I. G. (eds.). Immunology: a textbook. Moscow: Meditsina; 2000. 432 p. (In Russ.)

Lilly R. Pathological technique and practical histochemistry. Moscow: Mir; 1969. 410 p. (In Russ.)

Litvinenko A. N., Zinovkin D. A., Ugol'nik T. S. Morphological and morphometric parameters of liver tissue of laboratory animals after modeling chronic stress. *Problemy zdorov'ya i ekologii = Problems of Health and Ecology*. 2018;4(58):56–60. (In Russ.)

Merkulov G. A. Course of pathohistological techniques. Leningrad: Meditsina; 1969. 326 p. (In Russ.)

Myadelets O. D., Lebedeva E. I. Functional morphology and elements of general liver pathology. Vitebsk: VSMU; 2018. 339 p. (In Russ.)

Ovsyannikov A. I. Basics of experimental work in animal husbandry. Moscow: Kolos; 1976. 304 p. (In Russ.)

Slugin V. S. Aleutian mink disease. Moscow: VNIITEISH; 1975. 61 p. (In Russ.)

Slugin V. S. Diseases of fur-bearing carnivores and their etiological relationship with the pathology of other animals and humans. Kirov: Kirovskaya obl. tip., 2004. 592 p. (In Russ.)

Sukhinin A. A., Gumberidze M. M., Makavchik S. A., Nikonov B. A., Gusev V. I., Evsegneeva I. V., Bekker G. P. Aleutian mink disease: the effectiveness of immunocorrective therapy. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya = Agricultural Biology*. 2022;2:384–397. (In Russ.). doi: 10.15389/agrobiology.2022.2.384rus

Sukhinin A. A., Gumberidze M. M., Nikonov B. A., Gusev V. I., Evsegneeva I. V., Bekker G. P. Evaluation of morphological changes in internal organs during therapy of Aleutian mink disease with alloferon. *Mezhdunarodnyi vestnik veterinarii = International Bulletin of Veterinary Medicine*. 2021;4:41–45. (In Russ.). doi: 10.52419/issn2072-2419.2021.4.41

Taranin A. V., Zelenov E. Yu. Current state of research into Aleutian mink disease (based on materials from the seminar of the VII IFASA congress). *Krolikovodstvo i zverovodstvo = Rabbit Breeding and Animal Husbandry*. 2001;6:20. (In Russ.)

Unguryanu T. N., Grzhibovskii A. M. Brief recommendations for description, statistical analysis and presentation of data in scientific publications. *Ekologiya cheloveka = Human Ecology*. 2011;5:55–60. (In Russ.)

Shchelkunov S. N., Petrenko V. A., Ryazankina O. I., Repin V. E., Andreeva I. S., Il'ichev A. A., Belyavskaya V. A., Sandakhchiev L. S., Serpinskiy O. I., Sivolobova G. F., Sinyakov A. N., Perminova N. G., Timofeev I. V., Lelyak A. I., Nozdrin G. A., Katkovskii L. P., Danilyuk N. K., Masycheva V. I. Strains of *Bacillus subtilis* and *Bacillus licheniformis* bacteria used as components of a drug against viral and bacterial infections, and a drug based on these strains. Russian Federation Patent No. 1839459. 1999. (In Russ.)

Zitare I., Pilmane M., Jemeljanovs A. Histomorphology of the digestive system of red deer (*Cervus elaphus* L.) in Latvia. *J. Vet. Med. Anim. Health*. 2013;5(4): 99–106. doi: 10.5897/JVMAH12.036

Поступила в редакцию / received: 26.12.2024; принята к публикации / accepted: 05.05.2025.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Окулова Ираида Ивановна

канд. вет. наук, доцент

e-mail: Okulova_I@mail.ru

Березина Юлия Анатольевна

канд. вет. наук, старший научный сотрудник

e-mail: uliya180775@bk.ru

CONTRIBUTORS:

Okulova, Iraida

Cand. Sci. (Vet.), Associate Professor

Berezina, Yulia

Cand. Sci. (Vet.), Senior Researcher

Перевозчикова Мария Александровна
канд. вет. наук, старший научный сотрудник
e-mail: mperevozchikova@mail.ru

Домский Игорь Александрович
член-корр. РАН, д-р вет. наук, профессор,
директор, главный научный сотрудник
e-mail: igordomsky@mail.ru; bio.vniioz@mail.ru

Perevozchikova, Maria
Cand. Sci. (Vet.), Senior Researcher

Domskiy, Igor
RAS Corr. Fellow, Dr. Sci. (Vet.), Professor, Director,
Chief Researcher

УДК 635.21 : 632.651

АПРОБАЦИЯ СОВРЕМЕННЫХ СПОСОБОВ РЕГУЛЯЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ КАРТОФЕЛЬНОЙ ЦИСТООБРАЗУЮЩЕЙ НЕМАТОДЫ – ОПАСНОГО ВРЕДИТЕЛЯ КАРТОФЕЛЯ

Е. М. Матвеева*, Д. С. Калинкина, А. А. Сущук

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

В полевых условиях апробированы современные способы регуляции численности вредителя картофеля – картофельной цистообразующей нематоды *Globodera rostochiensis* (Wollenweber, 1923) Behrens, 1975, основанные на инновационных приемах защиты растений и повышения устойчивости картофеля к заражению. Исследование выполнено на территории о. Кижы (Медвежьегорский р-н Республики Карелия). Все способы показали эффективность очищения почвы от цист нематоды, но в различной степени. Выявлена высокая результативность применения нематодоустойчивого сорта картофеля, подтверждены нематотоксические свойства лигносульфонатов натрия – побочного продукта целлюлозно-бумажной промышленности и определена роль предпосадочной низкотемпературной обработки семенных клубней картофеля для повышения неспецифической устойчивости растений восприимчивого сорта. Показано, что эффект изученных регуляторов плотности популяций картофельной цистообразующей нематоды проявляется в снижении численности и увеличении доли мелких цист. Установлено, что наиболее эффективно их применение в комплексе: на зараженных почвах сначала рекомендуется возделывание нематодоустойчивых сортов картофеля, затем – внесение в почву лигносульфонатов натрия и использование обработанных температурой семенных клубней картофеля. Применение такого комплекса обеспечивает получение стабильного урожая картофеля при возделывании культуры на инфицированных почвах. Выявлена тенденция постепенного очищения почвы от вредителя (снижение количества цист) в течение 5 последующих лет, обусловленного применением севооборота на картофельном поле и нарушением жизненного цикла фитопаразита после применения способов регуляции численности картофельной цистообразующей нематоды.

Ключевые слова: фитопаразитическая нематода *Globodera rostochiensis*; регуляция численности вредителя; устойчивые и восприимчивые сорта картофеля; лигносульфонаты натрия; кратковременная низкотемпературная обработка

Для цитирования: Матвеева Е. М., Калинкина Д. С., Сущук А. А. Апробация современных способов регуляции численности картофельной цистообразующей нематоды – опасного вредителя картофеля // Труды Карельского научного центра РАН. 2025. № 3. С. 90–98. doi: 10.17076/eb1976

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (FMEN-2022-0005).

E. M. Matveeva*, D. S. Kalinkina, A. A. Sushchuk. TESTING MODERN METHODS FOR POPULATION CONTROL OF THE POTATO CYST NEMATODE – A DANGEROUS POTATO PEST

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

Modern methods for controlling the population of the potato cyst nematode *Globodera rostochiensis* (Wollenweber, 1923) Behrens, 1975 were tested in field conditions. All the methods showed different degrees of effectiveness in clearing the soil from cysts. The study was conducted on Kizhi Island (Medvezhyegorsky District, Republic of Karelia). Cultivation of a nematode-resistant potato variety proved to be highly effective. Sodium lignosulfonates, a by-product of the pulp and paper industry, were confirmed to have nematocidal properties. The role of low-temperature treatment of seed tubers prior to planting in enhancing the non-specific resistance of nematode-susceptible potato varieties was determined. It has been shown that the effect of the studied regulators of the nematode population density is manifested in a decrease in the number and an increase in the proportion of small cysts in the nematode population. Combined application of the methods proved to be the most effective: it is recommended to first cultivate nematode-resistant potato varieties and then to apply sodium lignosulfonates to the soil and to use temperature-pretreated seed potato tubers. Such a combination ensures a stable potato yield when cultivating the crop on infected soils. The soil tended to become gradually cleared of the pest (reduction in the number of cysts) over the next 5 years, due to crop rotation in the potato field and disruption of the phytoparasite's lifecycle after the application of the methods for controlling potato cyst nematode numbers.

Keywords: phytoparasitic nematode *Globodera rostochiensis*; pest management; resistant and susceptible potato varieties; sodium lignosulfonates; short-term low-temperature treatment

For citation: Matveeva E. M., Kalinkina D. S., Sushchuk A. A. Testing modern methods for population control of the potato cyst nematode – a dangerous potato pest. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2025. No. 3. P. 90–98. doi: 10.17076/eb1976

Funding. The study was funded from the Russian federal budget through state assignment of the Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (FMEN-2022-0005).

Введение

Республика Карелия является территорией, входящей в ареал картофельной цистообразующей нематоды (КЦН) *Globodera rostochiensis* (Wollenweber, 1923) Behrens, 1975 (Tylenchida, Heteroderidae). КЦН относится к высоковредоносным фитопаразитическим нематодам, входит в топ 100 самых опасных инвазивных видов России [Самые..., 2018], является объектом внешнего и внутреннего карантина и представляет серьезную угрозу для сельского хозяйства Российской Федерации, так как картофель – одна из основных продовольственных культур. Опасность этого паразита заключается в его высокой вредоносности, больших адаптивных способностях к низким температурам, способности быстро расселяться на больших территориях. КЦН снижает урожай картофеля до 30–60 % в зависимости от степени

зараженности почвы [Тихонова и др., 1999], особенно в личных подсобных хозяйствах вследствие возделывания монокультуры картофеля в течение длительного времени. Степень снижения урожая зависит от предпосевной плотности популяций нематод в почве, сорта картофеля, типа почвы и ее плодородия, погодных условий [Шамонин, 1973; Инструкция..., 1988; Тихонова и др., 1999; Матвеева, 2004].

В Республике Карелия КЦН впервые обнаружена в 1976 году в юго-западных районах, и за четыре десятилетия она распространилась до северных районов республики [Груздева, Матвеева, 2010]. Такое быстрое распространение КЦН обусловлено отсутствием доступных химических средств защиты растений, так как они дорогостоящие и их применение ограничено в силу специфических условий климата и почв региона. Для исключения накопления плотности популяций паразитической нематоды в почве

обычно применяются агротехнические приемы, такие как противонематодные севообороты и возделывание нематоустойчивых сортов. Однако это малоприемлемо на приусадебных участках, где картофель выращивается беспрерывно многие годы. В связи с этим уже с середины 90-х годов XX века назрела необходимость поиска и разработки эффективных, экологически безопасных способов защиты картофеля. Наряду с существующими способами регуляции численности картофельной нематоды особый интерес представляют средства защиты растений, не загрязняющие окружающую среду и не нарушающие экологическое равновесие в агроценозах. Так, доказаны нематотоксические свойства отходов деревообрабатывающей промышленности (свежераздробленная кора хвойных деревьев) и побочного продукта целлюлозно-бумажного производства в Карелии (лигносульфонаты натрия) [Груздева, Богданова, 1996; Груздева и др., 1999, 2006, 2010; Матвеева, Груздева, 1999; Matveeva et al., 2002, 2010; Груздева, Матвеева, 2010].

Одним из основных абиотических факторов, влияющих на рост и развитие растений, является температура. Ранее проведенные исследования показали, что кратковременные ежесуточные снижения температуры, широко распространенные в природе, приводят к одновременному развитию устойчивости растений к нескольким стресс-факторам разной природы, включая биотический, в том числе могут повышать устойчивость растений картофеля к нематоду [Сысоева и др., 2011; Лаврова, Матвеева, 2014; Лаврова и др., 2015, 2017; Seimi-Buchinger, Matveeva, 2019].

Сведения об эффективности вышеописанных способов снижения плотности популяций картофельной нематоды в полевых условиях на примере действующих частных приусадебных участков немногочисленны. В связи с этим сформулирована цель настоящего исследования – апробация и сравнительный анализ современных методов регуляции численности КЦН, основанных на инновационных способах защиты растений и повышения устойчивости картофеля к заражению нематодой.

Материалы и методы

Объектом исследования являлась локальная полевая популяция картофельной цистообразующей нематоды *Globodera rostochiensis* Woll., патотип Ro1 – узкоспециализированного паразита картофеля. Апробацию способов борьбы с КЦН проводили в 2019 году на естественном инфекционном фоне на кар-

тофельном поле, включенном в мониторинг нематологической ситуации на территории Кижского архипелага и музея-заповедника «Кижы» с 2006 года (о. Кижы, Медвежьегорский р-н, 62°3'59.04"N, 35°13'27.37"E). В почвенном покрове острова наиболее широко представлены уникальные для Карелии дерновые литогенные шунгитовые почвы, характеризующиеся очень высоким содержанием углерода, а также карбонатной, силикатной, кремнистой и терригенной минеральной основой [Потахин, 2006]. Они преимущественно темно-серого или серо-черного цвета, сильнокаменистые, но с хорошей комковато-зернистой структурой и характеризуются, по сравнению с фоновыми почвами региона, относительно высоким уровнем плодородия и повышенной буферной способностью, несмотря на их каменистость и кислую реакцию [Ахметова, 2018].

КЦН была обнаружена в почве картофельного поля в 2016 году (34 цисты / 100 г почвы), и постепенно численность нематоды нарастала. Весной 2019 г. исходный уровень инфицированности почвы цистами КЦН составил 84 цисты / 100 г почвы. Способы регуляции численности КЦН, протестированные в условиях полевого опыта, представлены в табл. 1. Каждый вариант включал 5 растений; площадь питания одного растения составляла 70×30 см; агротехника картофеля – общепринятая для региона. В конце вегетационного периода (осень 2019 г.) оценивали репродуктивный потенциал КЦН по числу самок новой генерации, развившихся на корнях растений, в почве ризосферы каждого растения; дана характеристика урожая картофеля (по количеству и размерам клубней).

Эффективность применения способов регуляции численности КЦН и степень очищения почвы от вредителя оценивали через 1 год (в 2020 г.) и 5 лет после применения севооборота – чередования выращивания картофеля и содержания почвы под черным паром в течение 2 лет (2023–2024 гг.) путем отбора почвенных проб и определения уровня зараженности почвы цистами КЦН. Анализ почвы проводился в лаборатории паразитологии животных и растений ИБ КарНЦ РАН.

Статистическая обработка проведена с использованием программы PAST 4.09 [Hammer et al., 2001], MS Excel. Значимость различий оценивали с помощью непараметрического U-критерия Манна – Уитни (Mann-Whitney, U-test) для парных сравнений, вследствие несоответствия распределения признаков нормальному. Различия между группами считали достоверными при $p < 0,05$.

Таблица 1. Способы регуляции численности КЦН, протестированные на картофельном поле, расположенном на о. Кизи

Table 1. Methods for regulating the number of PCN tested in a potato field located on Kizhi Island

Вариант опыта Variant of experiment	Описание способов регуляции численности КЦН Description of methods for PCN regulating
1. Выращивание нематодоустойчивого сорта картофеля 1. Growing anematode-resistant potato variety	Нематодоустойчивый картофель (<i>Solanum tuberosum</i> L.) сорта Ред Леди – раннеспелый сорт, устойчив к большинству болезней картофеля (вирусам, бактериям, парше, нематодам, фитофторозу) Nematode-resistant potato (<i>Solanum tuberosum</i> L.) variety Red Lady – an early-ripening variety, resistant to most potato diseases (viruses, bacteria, scab, nematodes, late blight)
2. Применение лигносульфонатов натрия до посадки восприимчивого к нематоды сорта картофеля 2. Application of sodium lignosulfonates before planting of nematode-susceptible potato variety	Лигносульфонаты натрия (ЛСН) – запатентованный способ борьбы с КЦН как нематодцидное средство (патент № 2268591, 2006 г.). ЛСН представляют собой побочный продукт целлюлозно-бумажного производства на Кондопожском ЦБК (густая паста коричневого цвета). Используется 10% раствор ЛСН, производится пролив почвы на глубину 5 см за 7 дней до посадки восприимчивого к заражению КЦН картофеля (<i>Solanum tuberosum</i> L.) сорта Невский – среднераннего сорта с высокими вкусовыми качествами клубней, высокой урожайностью, отличной устойчивостью к болезням Sodium lignosulfonates (SLS) are a patented method of combating PCN as a nematicidal agent (patent No. 2268591, 2006). SLS are a by-product of pulp and paper production at the Kondopoga Pulp and Paper Mill (a thick brown paste). A 10% solution of SLS is used, the soil is spilled to a depth of 5 cm 7 days before planting potatoes (<i>Solanum tuberosum</i> L.) susceptible to infection with PCN, Nevsky variety – a mid-early variety with high palatability of tubers, high yield, excellent disease resistance
3. Кратковременная низкотемпературная предпосадочная обработка клубней восприимчивого к нематоды сорта картофеля 3. Short-term low-temperature pre-planting treatment of seed tubers of susceptible to nematode potato variety	Запатентован способ предпосадочной низкотемпературной обработки клубней картофеля (патент № 2345515, 2009 г.). Семенные клубни сорта Невский после яровизации (проращивание стандартным способом на свету в течение 3 недель) подвергали ежедневно кратковременным (на 2 ч) снижениям температуры (с 23 до 5 °С) в течение 6 суток до посадки A method for pre-planting low-temperature treatment of potato tubers has been patented (patent No. 2345515, 2009). Seed tubers of the Nevsky variety after vernalization (germination in the standard way in the light for 3 weeks) were subjected to daily short-term (2 hours) decreases in temperature (from 23 to 5 °C) during 6 days before planting
4. Совместное применение лигносульфонатов натрия и кратковременной низкотемпературной обработки клубней до посадки картофеля 4. Combined use of sodium lignosulfonates and short-term low-temperature treatment of tubers before planting potatoes	Комбинированный способ регуляции численности КЦН – использование 10% р-ра ЛСН (см. вариант 2) и предпосадочной кратковременной низкотемпературной обработки клубней картофеля (см. вариант 3) A combined method for regulating the number of PCN is the use of a 10% SLS solution (see variant 2) and pre-planting short-term low-temperature treatment of potato tubers (see variant 3)

Результаты и обсуждение

Применение всех использованных способов регуляции численности картофельной цистообразующей нематоды очищало почву от КЦН: количество цист нематоды новой генерации снижалось в 1,5–4,6 раза по сравнению с контрольным участком картофельного поля (без применения каких-либо способов борьбы с нематодой). Наиболее эффективным способом можно считать выращивание нематодоустойчивого сорта, при этом численность КЦН достоверно снизилась (на 78 %) и в популяции нематоды увеличилась доля мелких цист (табл. 2).

Мелкие цисты содержат меньше яиц КЦН, и часто самки небольших размеров не могут закончить жизненный цикл (до формирования зрелых яиц с личинками 1-го возраста внутри). Это указывает на наличие неблагоприятных для развития паразитической нематоды условий, вследствие чего снижается инвазионный потенциал вредителя для успешного заражения растений в следующий вегетационный период. С другой стороны, и урожай нематодоустойчивого сорта картофеля был ниже, чем в вариантах с использованием восприимчивого к нематоды сорта картофеля: в среднем на куст приходилось 7 клубней картофеля против 12 клубней

Таблица 2. Характеристика локальной популяции (цист) КЦН и урожая картофеля после применения способов регуляции численности вредителя

Table 2. Description of the local PCN population (cysts) and potato yields after applying the methods of regulating the pest population

Вариант опыта Variant of experiment	Количество цист КЦН (цист /100 почвы) The number of PCN cysts per 100 g of soil		Доля мелких цист Share of small cysts, %	Количество клубней (шт./раст.) The number of tubers per plant		Доля крупных клубней Share of large tubers, %
	M ± SE (min-max)	SD		M ± SE (min-max)	SD	
1. Нематодоустойчивый сорт картофеля (с. Ред Леди) 1. Nematode-resistant potato variety (cv. Red Lady)	17 ± 7,9 ^a (4–37)	313,8	59	7 ± 1,47 ^a (2–11)	10,8	46
2. 10% р-р ЛСН до посадки клубней (с. Невский) 2. 10% SLS solution before planting of potatoes (cv. Nevsky)	40 ± 7,5 ^{ab} (26–67)	278,3	20	12 ± 1,11 ^b (8–14)	6,2	28
3. Низкотемпературная обработка клубней до посадки (с. Невский) 3. Low-temperature pre-planting treatment of seed potato tubers (cv. Nevsky)	53 ± 7,4 ^b (35–73)	271,8	60	12 ± 3,18 ^{ab} (5–23)	50,7	47
4. 10% р-р ЛСН + низкотемпературная обработка клубней до посадки (с. Невский) 4. 10% SLS solution + Low-temperature pre-planting treatment of seed potato tubers (cv. Nevsky)	37 ± 9,5 ^{ab} (22–73)	450,8	30	13 ± 3,62 ^{ab} (5–26)	65,7	35
Контроль – участок поля без обработок, осень 2019 г. Control – apart of the field without any treatment, Autumn 2019	78 ± 8,5 ^b (65–94)	217,3	26	-	-	-

Примечание. Значения с разными буквенными обозначениями внутри столбцов статистически значимо различаются при $p < 0,05$ (U-тест Манна – Уитни); M ± SE (среднее значение ± стандартная ошибка); SD – стандартное отклонение; n = 5; (-) – нет данных.

Note. Values with different letter designations within columns are statistically significantly different at $p < 0.05$ (Mann-Whitney U-test); M ± SE (mean ± standard error); SD – standard deviation; n = 5; (-) – no data.

в других вариантах опыта (табл. 2). Кроме того, клубни были сильно поражены проволочником и паршой обыкновенной по сравнению с другими вариантами. Известно, что нематодоустойчивые сорта при отражении атаки вредителя запускают реакцию сверхчувствительности в месте локализации личинок нематоды; последние, прежде чем погибнуть в результате некротизации клеток, вызывают определенное повреждение растений, что отражается в снижении урожая [Симаков и др., 2009а]. Нематодоустойчивые сорта в большинстве своем не приспособлены к агроклиматическим условиям севера и не всегда обладают полным набором хозяйственно-полезных признаков [Симаков и др., 2009б].

Лигносальфонаты натрия – побочный продукт переработки лигнина в процессе производства целлюлозы, применяемый в виде 10% раствора путем пролива почвы до посадки картофеля, также является эффективным способом борьбы с КЦН. По результатам Л. И. Груздевой с соавторами [2006], при

использовании ЛСН достигается снижение численности популяции картофельной нематоды в 2–4 раза и обеспечивается повышение продуктивности картофеля. В нашем исследовании количество цист новой генерации снизилось в 2 раза, но разброс значений зараженности нематодой отдельных растений не позволяет рассматривать тенденцию снижения числа цист статистически значимым эффектом. Доля мелких цист в популяции также остается на уровне контроля. В ряде исследований показано, что лигносульфонаты могут быть использованы в качестве «улучшителей» почв, оказывающих положительное влияние на физические, химические и биологические их характеристики за счет хелатирующих, буферных и катионообменных свойств [Rodríguez-Lucena et al., 2009; Ertani et al., 2011; Carrasco et al., 2012; Ta'negonbadi, Noorzad, 2017; Хабаров и др., 2019; Liu et al., 2019]. ЛСН содержат среди прочих органических соединений поли- и моносахариды, которые негативно влияют на находящиеся в почве цисты.

Возможный механизм воздействия ЛСН на фитопаразитическую нематоду основан на эффекте склеивания поверхности цист, а именно закупорки специального отверстия, через которое вылупившиеся из яиц личинки покидают цисту в поисках молодых корешков картофеля, т. е. происходит нарушение процесса вылупления, запускающего жизненный цикл нематоды при посадке картофеля в почву.

Использование семенных клубней восприимчивого к нематоды сорта картофеля, подверженных предпосадочной низкотемпературной обработке, имело следствием менее выраженное снижение количества цист (на 37 %), но значительное увеличение доли мелких цист (до 60 %) в популяции. Низкотемпературная обработка клубней положительно сказалась на урожае картофеля: доля крупных клубней была самой высокой среди всех вариантов (табл. 2). Такая предпосадочная подготовка позволяет повысить устойчивость картофеля к неблагоприятным биотическим и абиотическим факторам: в частности, повышается устойчивость к заражению картофельной цистообразующей нематодой и холодоустойчивость растений картофеля, что сказывается на увеличении урожайности культуры до 50 % на инфицированных КЦН почвах [Сысоева и др., 2009]. Кроме того, установлено, что предпосадочная низкотемпературная обработка семенных клубней приводила к улучшению качества урожая (высокий уровень содержания крахмала и витамина С в клубнях) по сравнению с необработанными клубнями [Лаврова, Матвеева, 2014].

Сочетание использования ЛСН и предпосадочной низкотемпературной обработки клубней несколько усиливало действие применяемых

в отдельности лигносульфонатов. Растения, выращенные из обработанных низкой температурой клубней, показали гетерогенность выборки по устойчивости к поражению КЦН, на что указывает увеличение разброса значений как по количеству цист новой генерации, развившихся на корнях растений, так и по урожайности картофеля (табл. 2). Этот факт создает предпосылки для возможности отбора более устойчивых к заражению растений восприимчивого к нематоды сорта Невский для использования в системе интегрированного метода борьбы с КЦН. Этот сорт – один из лучших сортов отечественной селекции; он не теряет популярности среди населения из-за непревзойденного сочетания положительных свойств: у него высокие вкусовые качества, высокая урожайность и отличная устойчивость к болезням.

Определение инфицированности почвы на контрольном и опытном участках картофельного поля в конце вегетационного периода (осень 2019 г.) показало снижение количества цист КЦН более чем в 2 раза и ухудшение состояния популяции фитопаразитической нематоды после применения изученных способов регуляции ее численности (табл. 3).

В последующие годы наблюдалась тенденция снижения зараженности почвы нематодой на всей площади поля, но на опытном участке очищение почвы от вредителя произошло быстрее. Такой пролонгированный эффект способов борьбы с картофельной цистообразующей нематодой можно объяснить влиянием содержания почвы под черным паром на заселенность вредителем, уникальными свойствами шунгитовых почв о. Кизи и последствиями нарушения жизненного цикла фитопаразитической нематоды.

Таблица 3. Уровень зараженности почвы цистами КЦН после применения способов регуляции численности вредителя

Table 3. The level of soil infection with PCN cysts after using methods of pest control

Сроки обследования почвы The terms (years) of soil survey for PCN cysts	Опытная часть поля Experimental part of the field		Контрольная часть поля Control part of the field	
	Уровень зараженности почвы (цист / 100 г почвы) Level of soil infection (cysts per 100 g of soil)	Доля мелких цист в популяции Share of small cysts (%)	Уровень зараженности почвы (цист / 100 г почвы) Level of soil infection (cysts per 100 g of soil)	Доля мелких цист в популяции Share of small cysts (%)
осень 2019 г. autumn 2019	37 ± 7,8	42	78 ± 8,5	26
2020 г.	26 ± 5,5	43	51 ± 7,4	30
2024 г.	5 ± 1,9	80	14 ± 4,8	59

Заключение

Все апробированные способы регуляции численности картофельной цистообразующей нематоды показали эффективность в очищении почвы от цист КЦН, но в различной степени. Наиболее эффективным является возделывание нематоустойчивых сортов картофеля. Его необходимо применять на начальной стадии борьбы с КЦН, чтобы быстро снизить численность нематоды в почве. В дальнейшем (на следующий год) можно задействовать другие агротехнические мероприятия: вносить в почву лигносульфонаты натрия или применять способ предпосадочной низкотемпературной обработки семенных клубней. Возможность использования лигносульфонатов в качестве «улучшителей» почв несет двойную выгоду: улучшаются почвенные свойства, а следовательно, условия для роста и развития растений и регулируется популяция вредителя картофеля. Следует отметить, что использование ЛСН в сельскохозяйственном производстве частично решает вопрос их утилизации.

Комбинирование способов регуляции численности КЦН (ЛСН и низкотемпературная обработка клубней перед посадкой) основано на различном механизме их воздействия на личинок нематоды в ходе прохождения стадий жизненного цикла. ЛСН вызывают нарушение процесса вылупления личинок, запускающего жизненный цикл нематоды, а низкотемпературная обработка является, по сути, технологией подготовки семенного материала к посадке, позволяющей повысить неспецифическую устойчивость картофеля к неблагоприятным условиям среды, что приводит к увеличению урожайности картофеля. Тем самым обеспечивается сохранение пищевой и биологической ценности картофеля для человека при возделывании культуры на инфицированных КЦН почвах.

Авторы искренне благодарят Р. С. Мартынова и коллектив сотрудников отдела сохранения природного наследия музея-заповедника «Кижы» за помощь в организации полевых исследований.

Литература

Ахметова Г. В. Почвенный экологический мониторинг на территории музея-заповедника «Кижы» // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 2018. Т. XXIX, № 2. С. 80–98. doi: 10.21513/0207-2564-2018-2-80-98

Груздева Л. И., Богданова А. П. Способ борьбы с картофельной нематодой. Патент России № 2054868. 1996 г.

Груздева Л. И., Матвеева Е. М. Расширение ареала картофельной цистообразующей нематоды на Северо-Западе России // Труды Центра паразитологии. Т. XLVI: Биоразнообразие и экология паразитов. М.: Наука, 2010. С. 71–80.

Груздева Л. И., Матвеева Е. М., Коваленко Т. Е. Нематицидное средство против картофельной цистообразующей нематоды. Патент России № 2268591. 2006 г.

Груздева Л. И., Матвеева Е. М., Коваленко Т. Е., Лай Г. Н. О регуляции численности картофельной нематоды в агроценозах Карелии // Вестник РАСХН. 1999. № 2. С. 41–44.

Груздева Л. И., Матвеева Е. М., Коваленко Т. Е., Суцук А. А. Нематоды как индикаторы состояния и степени изменений почвенной экосистемы в условиях Северо-Запада России // Успехи современной биологии. 2010. Т. 130, № 1. С. 100–112.

Инструкция по выявлению золотистой и бледной картофельных нематод и мерам борьбы с ними / Гос. агропром. ком. СССР. М.: Агропромиздат, 1988. 35 с.

Лаврова В. В., Матвеева Е. М. Влияние предпосевной обработки клубней картофеля ежедневными кратковременными снижениями температуры на продуктивность и качество урожая при заражении облигатным паразитом // Сельскохозяйственная биология. 2014. № 1. С. 98–102.

Лаврова В. В., Матвеева Е. М., Зиновьева С. В. Экспрессия R-генов при генетической и индуцированной устойчивости картофеля к цистообразующей нематоде *Globodera rostochiensis* (Wollenweber, 1923) Behrens, 1975 // Доклады Академии наук. 2015. Т. 464, № 2. С. 231–233.

Лаврова В. В., Матвеева Е. М., Зиновьева С. В. Экспрессия генов защитных белков картофеля при инвазии цистообразующей нематодой *Globodera rostochiensis* (Wollenweber, 1923) Behrens, 1975 и модуляция их активности при кратковременном воздействии низких температур // Известия РАН. Сер. биол. 2017. № 2. С. 97–106.

Матвеева Е. М. Диагностика цистообразующих нематод рода *Globodera* (Nematoda: Tylenchida) // Паразитические нематоды растений и насекомых. М.: Наука, 2004. С. 119–136.

Матвеева Е. М., Груздева Л. И. Влияние коры хвойных деревьев на процесс вылупления личинок картофельной нематоды // Вестник РАСХН. 1999. № 3. С. 34–36.

Потахин С. Б. Ландшафтная структура острова Кижы (Карелия) // Бюллетень экологических исследований за 2005 г. / Сост. Мартынов Р. С., Протасов Ю. Г. Музей-заповедник «Кижы». Петрозаводск, 2006. URL: <https://kizhi.karelia.ru/library/byulleten-ekologicheskikh-issledovanij-na-territorii-muzeya-zapovednika-kizhi-kar-1/616.html> (дата обращения: 02.10.2024).

Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю. Ю. Дгебуадзе, В. Г. Петросян, Л. А. Хляп. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2018. 688 с. URL: <http://www.sevin.ru/top100worst/monograph.html> (дата обращения: 02.10.2024).

Симаков Е. А., Яковлева В. А., Абросимова С. Б., Дьяченко А. А., Бирюкова В. А. Как оценивать

устойчивость картофеля к *Globodera rostochiensis*? // Защита и карантин растений. 2009а. Т. 1. С. 28–29.

Симаков Е. А., Анисимов Б. В., Склярова Н. П., Яшина И. М., Еланский С. Н. Сорты картофеля, возделываемые в России: ежегодное справочное издание. М.: Агроспас, 2009б. 92 с.

Сысоева М. И., Матвеева Е. М., Шерудило Е. Г., Марковская Е. Ф. Способ предпосадочной обработки клубней семенного картофеля. Патент России № 2345515. 2009 г.

Сысоева М. И., Лаврова В. В., Марковская Е. Ф., Матвеева Е. М., Шерудило Е. Г., Топчиева Л. В. Кросс-адаптация растений картофеля к действию низких температур и заражению картофельной цистообразующей нематодой // Физиология растений. 2011. Т. 58, № 6. С. 853–858.

Тихонова Л. В., Марьяновская М. В., Масюк Ю. А., Яшина И. М. Биозоологический метод борьбы с глободерозом картофеля – эффективное звено интегрированной защиты растений // Аграрная Россия. 1999. № 3(4). С. 22–28.

Хабаров Ю. Г., Вешняков В. А., Кузяков Н. Ю. Получение и применение комплексов лигносульфоновых кислот с катионами железа // Изв. вузов. Лесной журнал. 2019. № 5. С. 167–187. doi: 10.17238/issn0536-1036.2019.5.167

Шамонин М. Г. Организация мероприятий по выявлению картофельной нематоды и борьбе с ней в СССР // Борьба с картофельной нематодой: Мат-лы симп. Тарту, 1973. С. 3–5.

Carrasco J., Kovács K., Czech V., Fodor F., Lucena J. J., Vértés A., Hernández-Apaolaza L. Influence of pH, iron source, and Fe/ligand ratio on iron speciation in lignosulfonate complex esstudied using Mössbauer spectroscopy. Implications on their fertilizer properties // J. Agric. Food Chem. 2012. Vol. 60. P. 3331–3340.

Ertani A., Francioso O., Tugnoli V., Righi V., Nardi S. Effect of commercial lignosulfonate-humate on *Zea mays* L. metabolism // J. Agric. Food Chem. 2011. Vol. 59. P. 11940–11948.

Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontol. Electron. 2001. Vol. 4(1). P. 1–9.

Liu Q., Deng Y., Tang J., Chen D., Li X., Lin Q., Yin G., Zhang M., Hu H. Potassium lignosulfonate as a washing agent for remediating lead and copper co-contaminated soils // Sci. Total Environ. 2019. Vol. 658. P. 836–842.

Matveeva E. M., Gruzdeva L. I., Kovalenko T. E. Potato cyst nematode control by wastes of logging and wood industry // The alternative control methods against plant pests and diseases: Proceedings of 2nd Intern. conf. Lille, France, 2002. P. 162–169.

Matveeva E. M., Gruzdeva L. I., Sysoeva M. I., Sherrudilo E. G. Management practices for potato cyst nematode in the north-west of Russia // Asp. Appl. Biol. 2010. Vol. 103. P. 67–72.

Rodríguez-Lucena P., Tomasi N., Pinton R., Hernández-Apaolaza L., Lucena J. J., Cesco S. Evaluation of 59 Fe-lignosulfonate complexes as Fe sources for plants // Plant Soil. 2009. Vol. 325. P. 53–63.

Seiml-Buchinger V. V., Matveeva E. M. Expression and functional characteristics of genes in the *Globodera rostochiensis* Woll. potato cyst nematode at different

stages of its life cycle // Biol. Bull. 2019. Vol. 46, no. 3. P. 225–233. doi: 10.1134/S1062359019030142

Ta'negonbadi B., Noorzad R. Stabilization of clayey soil using lignosulfonate // Transp. Geotech. 2017. Vol. 12. P. 45–55. doi: 10.1016/j.trgeo.2017.08.004

References

Akhmetova G. V. Ecological monitoring of soils in the “Kizhi” Museum-Reserve. *Problemy ekologicheskogo monitoringa i modelirovaniya ekosistem = Problems of ecological monitoring and modeling of ecosystems*. 2018;29(2):80–98. (In Russ.). doi: 10.21513/0207-2564-2018-2-80-98

Carrasco J., Kovács K., Czech V., Fodor F., Lucena J. J., Vértés A., Hernández-Apaolaza L. Influence of pH, iron source, and Fe/ligand ratio on iron speciation in lignosulfonate complexes studied using Mössbauer spectroscopy. Implications on their fertilizer properties. *J. Agric. Food Chem.* 2012;60:3331–3340.

Dgebuadze Yu. Yu., Petrosyan V. G., Khlyap L. A. (eds.). The most dangerous invasive species in Russia (TOP-100). Moscow: KMK; 2018. 688 p. (In Russ.). URL: <http://www.sevin.ru/top100worst/monograph.html> (accessed: 02.10.2024).

Ertani A., Francioso O., Tugnoli V., Righi V., Nardi S. Effect of commercial lignosulfonate-humate on *Zea mays* L. metabolism. *J. Agric. Food Chem.* 2011;59: 11940–11948.

Gruzdeva L. I., Bogdanova A. P. A method of combating potato nematode. Russian patent No. 2054868. 1996. (In Russ.)

Gruzdeva L. I., Matveeva E. M. Expansion of the range of potato cyst nematode in the North-West of Russia. *Trudy Tsentra parazitologii. T. XLVI: Bio-raznoobrazie i ekologiya parazitov = Proceedings of the Centre of Parasitology. Vol. XLVI: Biodiversity and Ecology of Parasites*. Moscow: Nauka, 2010. P. 71–80. (In Russ.)

Gruzdeva L. I., Matveeva E. M., Kovalenko T. E. Nematicidal agent against potato cyst-forming nematode. Russian patent No. 2268591. 2006. (In Russ.)

Gruzdeva L. I., Matveeva E. M., Kovalenko T. E., Lai G. N. On the regulation of abundance of potato nematode in agrocenoses of Karelia. *Vestnik RASKhN = Bulletin of the Russian Academy of Agricultural Sciences*. 1999;2:41–44. (In Russ.)

Gruzdeva L. I., Matveeva E. M., Kovalenko T. E., Sushchuk A. A. Nematodes as indicators of the state and changes of soil ecosystem in the conditions of north-western Russia. *Uspekhi sovremennoi biologii = Advances in Current Biology*. 2010;130(1):100–112. (In Russ.)

Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electron.* 2001;4(1):1–9.

Instruction for detecting golden and pale potato nematodes and methods for their control. Moscow: Agropromizdat, 1988. 35 p. (In Russ.)

Khbarov Yu. G., Veshnyakov V. A., Kuzyakov N. Yu. Preparation and application of complexes of lignosulfonic acids with iron cations. *Lesnoi zhurnal = Forestry Journal*. 2019. No. 5. P. 167–187. (In Russ.). doi: 10.17238/issn0536-1036.2019.5.167

Lavrova V. V., Matveeva E. M. Pre-sowing treatment of potato tubers with low temperature to suppress *Globodera rostochiensis* invasion. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya = Agricultural Biology*. 2014;(1):98–102. (In Russ.)

Lavrova V. V., Matveeva E. M., Zinov'eva S. V. The expression of R-genes in genetic and induced resistance of potato cyst nematode *Globodera rostochiensis* (Wollenweber, 1923) Behrens, 1975. *Doklady Akademii nauk = Doklady Biochemistry and Biophysics*. 2015;464(2):231–233. (In Russ.)

Lavrova V. V., Matveeva E. M., Zinov'eva S. V. Expression genes, encoded defense proteins, in potato plants infected with the cyst-forming nematode *Globodera rostochiensis* (Wollenweber, 1923) Behrens, 1975 and modulation of their activity during short-term exposure to low temperatures. *Izvestiya RAN. Ser. biol. = Biology Bulletin*. 2017;2:97–106. (In Russ.)

Liu Q., Deng Y., Tang J., Chen D., Li X., Lin Q., Yin G., Zhang M., Hu H. Potassium lignosulfonate as a washing agent for remediating lead and copper co-contaminated soils. *Sci. Total Environ*. 2019;658:836–842.

Matveeva E. M. Diagnosis of cyst-forming nematodes of the genus *Globodera* (Nematoda: Tylenchida). *Paraziticheskie nematody rastenii i nasekomykh = Parasitic nematodes of plants and insects*. Moscow: Nauka; 2004. P. 119–136. (In Russ.)

Matveeva E. M., Gruzdeva L. I. Influence of coniferous tree bark on the hatching process of potato nematode larvae. *Vestnik RASKhN = Bulletin of the Russian Academy of Agricultural Sciences*. 1999;3:34–36. (In Russ.)

Matveeva E. M., Gruzdeva L. I., Kovalenko T. E. Potatocystnematode control by wastes of logging and wood industry. *The alternative control methods against plant pests and diseases: Proceedings of 2nd Int. conf. Lille*; 2002. P. 162–169.

Matveeva E. M., Gruzdeva L. I., Sysoeva M. I., Sherudilo E. G. Management practices for potato cyst nematode in the north-west of Russia. *Asp. Appl. Biol*. 2010;103:67–72.

Potakhin S. B. Landscape structure of Kizhi Island (Karelia). *Byulleten' ekologicheskikh issledovaniy za 2005 g. Muzei-zapovednik «Kizhi» = Bulletin of Environmental Research for 2005. Kizhi Museum-Reserve*. Petrozavodsk; 2006. (In Russ.). URL: <https://kizhi.karelia.ru/library/byulleten-ekologicheskikh-issledovaniy-na-territorii-muzeya-zapovednika-kizhi-kar-1/616.html> (accessed: 02.10.2024).

Rodríguez-Lucena P., Tomasi N., Pinton R., Hernández-Apaolaza L., Lucena J. J., Cesco S. Evaluation of 59 Fe-lignosulfonate complexes as Fe sources for plants. *Plant Soil*. 2009;325:53–63.

Seiml-Buchinger V. V., Matveeva E. M. Expression and functional characteristics of genes in the *Globodera rostochiensis* Woll. potato cyst nematode at different stages of its life cycle. *Biol. Bull*. 2019;46(3):225–233. doi: 10.1134/S1062359019030142

Shamonin M. G. Organization of measures to detect potato nematode and control it in the USSR. *Bor'ba s kartofel'noi nematodoi: Mat-ly simp. = Control of potato nematode. Proceedings of the symposium*. Tartu; 1973. P. 3–5. (In Russ.)

Simakov E. A., Yakovleva V. A., Abrosimova S. B., D'yachenko A. A., Biryukova V. A. How to assess potato resistance to *Globodera rostochiensis*? *Zashchita i karantin rastenii = Plant Protection and Quarantine*. 2009;1:28–29 (In Russ.)

Simakov E. A., Anisimov B. V., Sklyarova N. P., Yashina I. M., Elanskii S. N. Potato varieties cultivated in Russia: annual reference publication. Moscow: Agrosbras; 2009. 92 p. (In Russ.)

Sysoeva M. I., Matveeva E. M., Sherudilo E. G., Markovskaya E. F. Method of pre-planting treatment of seed potato tubers. Russian patent No. 2345515. 2009. (In Russ.)

Sysoeva M. I., Lavrova V. V., Markovskaya E. F., Matveeva E. M., Sherudilo E. G., Topchieva L. V. Cross-adaptation of potato plants to the action of low temperatures and infection with potato cyst nematode. *Fiziologiya rastenii = Russian Journal of Plant Physiology*. 2011;58(6):853–858. (In Russ.)

Ta'negonbadi B., Noorzad R. Stabilization of clayey soil using lignosulfonate. *Transp. Geotech*. 2017;12: 45–55. doi: 10.1016/j.trgeo.2017.08.004

Tikhonova L. V., Mar'yanovskaya M. V., Maslyuk Yu. A., Yashina I. M. Bioecological method of combating potatogloboderose – an effective linking in-tegrated plant protection. *Agrarnaya Rossiya = Agrarian Russia*. 1999;3(4):22–28. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 21.10.2024; принята к публикации / accepted: 29.10.2024.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Матвеева Елизавета Михайловна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: matveeva@krc.karelia.ru

Калинкина Дарья Сергеевна

канд. биол. наук, научный сотрудник

e-mail: kalinkinads@gmail.com

Сушук Анна Алексеевна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: anna_sushchuk@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Matveeva, Elizaveta

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Kalinkina, Dar'ya

Cand. Sci. (Biol.), Researcher

Sushchuk, Anna

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

УДК 595.421.(470.22)

ЧИСЛО ЛИЧИНОК И НИМФ *IXODES PERSULCATUS* (ACARI, IXODIDAE), ПРОКАРМЛИВАЮЩИХСЯ НА МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ТЕЧЕНИЕ СЕЗОНА НА ОДНОМ ГЕКТАРЕ В СРЕДНЕТАЕЖНОЙ ПОДЗОНЕ КАРЕЛИИ

С. В. Бугмырин^{1*}, А. В. Коросов², Л. А. Беспятова¹, Н. А. Лютикова¹,
Т. Л. Бурдова², С. А. Лапина²

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

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

Тажный клещ *Ixodes persulcatus* (Schulze, 1930) – один из самых распространенных и многочисленных представителей семейства Ixodidae в Палеарктике. Цель настоящей работы состояла в оценке количества личинок и нимф *Ixodes persulcatus*, прокармливаемых на мелких млекопитающих в мозаичных ландшафтах Южной Карелии. Работы проводились в окрестностях полевого стационара Института биологии КарНЦ РАН (Карелия, д. Гомсельга, N62.0684°, E33.9593°) на площади 16 кв. км. За период с 2012 по 2023 г. обследовано 2027 особей мелких млекопитающих, с которых собрано 1452 личинки и 308 нимф *I. persulcatus*. Видовой состав мелких млекопитающих в районе исследования представлен 9 видами. Основными хозяевами личинок и нимф иксодовых клещей были рыжая полевка (*Myodes glareolus*) и обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus*). В общей сложности за весь период исследования с этих видов собрано 97 % личинок и 98 % нимф *I. persulcatus*. Для бесснежного периода (май–сентябрь) с 2012 по 2023 г. рассчитаны средние многолетние значения численности мелких млекопитающих и их зараженности клещом. С помощью линейной и степенной регрессии рассчитано количество личинок и нимф, сидящих на зверьках в каждые сутки. Установлено, что в среднем за один сезон на 1 га исследуемой территории на мелких млекопитающих прокармливается 656 личинок и 146 нимф *I. persulcatus*. Полученные значения характеризуют общую невысокую абсолютную численность таежного клеща в Карелии по сравнению с районами юга Сибири и Дальнего Востока.

Ключевые слова: *Ixodes persulcatus*; личинка; нимфа; *Myodes glareolus*; *Sorex araneus*; абсолютная численность; периферия ареала

Для цитирования: Бугмырин С. В., Коросов А. В., Беспятова Л. А., Лютикова Н. А., Бурдова Т. Л., Лапина С. А. Число личинок и нимф *Ixodes persulcatus* (Acari, Ixodidae), прокармливаемых на мелких млекопитающих в течение сезона на одном гектаре в среднетаежной подзоне Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2025. № 3. С. 99–111. doi: 10.17076/eb2064

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания

ИБ КарНЦ РАН (№ г.р. 122032100130-3) (сбор материала до 2022 г.) и грантов ФВИ РК, РФФ (№ 23-14-20020, <https://rscf.ru/project/23-14-20020/>) (сбор материала 2023 г., анализ данных).

S. V. Bugmyrin^{1*}, A. V. Korosov², L. A. Bespyatova¹, N. A. Lyutikova¹, T. L. Burdova², S. A. Lapina². NUMBERS OF *IXODES PERSULCATUS* (ACARI, IXODIDAE) LARVAE AND NYMPHS FEEDING ON SMALL MAMMALS DURING THE SEASON IN THE MID-BOREAL SUBZONE OF KARELIA

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

² Petrozavodsk State University (33 Lenin Ave., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia)

The taiga tick, *Ixodes persulcatus* (Schulze, 1930), is one of the most widespread and numerous members of the Ixodidae family in the Palaearctic. The aim of this study was to estimate the total number of *Ixodes persulcatus* larvae and nymphs feeding on small mammals in the mosaic landscapes of southern Karelia, Russia. Surveys were carried out near a field research station of the Institute of Biology KarRC RAS (Karelia, Vlg. Gomselga, N62.0684°, E33.9593°) in an area of 16 sq. km. A total of 2027 small mammal individuals were examined, 1452 larvae and 308 nymphs of *I. persulcatus* were collected in the period from 2012 through 2023. The species composition of small mammals in the study area is represented by 9 species. The samples were dominated by the common shrew (*Sorex araneus*) and the bank vole (*Myodes glareolus*). The bank vole is the main meal source for taiga tick larvae and nymphs: during the study period in general, 77 % of the species' larvae and 92 % of nymphs were collected from *M. glareolus*. Mean multiannual abundances of small mammals and the rates of their infection by ixodid ticks were calculated for five months (May, June, July, August, September). Linear and power regressions were applied to compute the number of larvae and nymphs on the animals on each day of this period. The calculations show that an average of 656 larvae and 146 nymphs of *Ixodes persulcatus* feed on small mammals in each hectare of the study area per season. These numbers indicate the generally relatively low abundance of *I. persulcatus* in Karelia, on the northern periphery of the species range, compared to South Siberian and Far Eastern regions.

Keywords: *Ixodes persulcatus*; ticks; larva; nymph; *Myodes glareolus*; *Sorex araneus*; abundance; northern of the area

For citation: Bugmyrin S. V., Korosov A. V., Bespyatova L. A., Lyutikova N. A., Burdova T. L., Lapina S. A. Numbers of *Ixodes persulcatus* (Acari, Ixodidae) larvae and nymphs feeding on small mammals during the season in the mid-boreal subzone of Karelia. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2025. No. 3. P. 99–111. doi: 10.17076/eb2064

Funding. The study was funded from the Russian federal budget through state assignment to KarRC RAS (#122032100130-3) (surveys until 2022) and by the Karelian Venture Capital Fund and Russian Science Foundation (grant #23-14-20020, <https://rscf.ru/project/23-14-20020/>) (surveys in 2023; data analysis).

Введение

Таежный клещ *Ixodes persulcatus* – один из самых распространенных и многочисленных представителей семейства Ixodidae в Палеарктике. Ареал этого вида простирается от Балтийского моря до Тихого океана [Филиппова, 1977; Коренберг, 1985]. На территории распространения *I. persulcatus* приурочен к подзонам южной и в меньшей степени средней тайги, а также встречается в хвойно-широколиственных и горно-таежных лесах [Филиппова, 1977]. В Карелии этот вид тяготеет к мелколиствен-

ным и смешанным хвойно-лиственным лесам с хорошо развитым травяным покровом. Леса подобного типа часто располагаются вблизи населенных пунктов [Лутта и др., 1959; Беспятова, Бугмырин, 2012].

Таежный клещ относится к временным эктопаразитам с длительным питанием и пастбищно-подстерегающим типом нападения [Балашов, 1967, 1998]. Имеет сложный жизненный цикл, включающий яйцо, личинку, нимфу и взрослую особь (самец, самка). В зависимости от различных факторов, определяющих наличие и длительность диапаузы, жизненный цикл может

продолжаться от 3 до 6 лет [Хейсин и др., 1954; Лутта и др., 1959; Григорьева, 2015]. Круг хозяев *I. persulcatus* насчитывает около 200 видов млекопитающих и более 120 видов птиц [Филиппова, 1977; Таежный..., 1985]. Взрослые особи прокармливаются на крупных и средних млекопитающих – диких (копытных, хищных, зайцеобразных) и домашних (крупном рогатом скоте, собаках, кошках) животных. Личинки и нимфы паразитируют на средних и мелких млекопитающих (грызунах и насекомоядных), ящерицах, наземных птицах.

Клещи семейства Ixodidae – переносчики возбудителей опасных заболеваний человека и животных [Коренберг и др., 2013]. В Карелии *I. persulcatus* – первостепенный переносчик вируса клещевого энцефалита, боррелий (иксодовых клещевых боррелиозов) и др. [Bugmyrin et al., 2022; Бугмырин и др., 2023].

Мелкие млекопитающие являются основными хозяевами и прокормителями личинок и нимф *I. persulcatus*. Учитывая поликсенность *I. persulcatus*, ключевыми прокормителями в каком-либо районе становятся наиболее многочисленными виды животных. На территории Карелии большинство видов мелких млекопитающих обитают на периферии своего ареала, что, соответственно, определяет относительно низкую плотностью их популяций и высокую межгодовую изменчивость численности [Ивантер, 1975]. Наиболее массовыми и распространенными видами в Карелии являются представители европейского фаунистического комплекса – рыжая полевка (*Myodes glareolus*) и обыкновенная буроzubка (*Sorex araneus*).

В условиях среднетаежной подзоны Карелии эти виды служат основными хозяевами личинок и нимф таежного клеща [Беспятова и др., 2006, 2019; Бугмырин и др., 2009; Беспятова, Бугмырин, 2015].

Оценка абсолютной численности всех активных фаз развития иксодовых клещей была общепринятой практикой при эпидемиологической характеристике конкретного очага [Лабзин, 1985]. Основные подходы к расчету числа прокармливаемых личинок и нимф *I. persulcatus* строились на определении плотности популяции различных видов млекопитающих и птиц и их зараженности иксодовыми клещами [Васильева, Никифоров, 1968; Наумов, 1968, 1985; Тупикова и др., 1980; Лабзин, 1985; Коротков, Кисленко, 2001; Коротков, 2004].

Ранее мы оценили число активных взрослых особей *I. persulcatus* на лесной дороге, проходящей в типичном клещевом биотопе, методом мечения клещей с повторным отловом [Bugmyrin, Gorbach, 2022]. Цель настоящей работы состоит в расчете количества личинок и нимф *I. persulcatus*, которые прокармливаются на мелких млекопитающих в мозаичных ландшафтах южной части Карелии.

Материалы и методы

Работы проводили в окрестностях полевого стационара Института биологии КарНЦ РАН (Карелия, д. Гомсельга, N62.0684°, E33.9593°) на площади 4 × 4 км. В работе использовали тематические карты биотопов, построенные в среде QGIS [Коросов и др., 2007] (рис. 1).

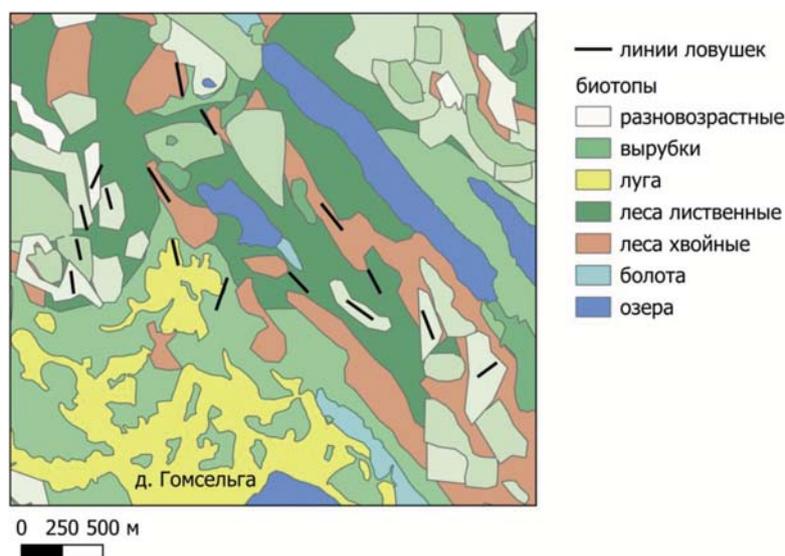


Рис. 1. Схема размещения линий давилок в окрестностях д. Гомсельга
Fig. 1. Layout of snap-trap lines in the Gomselga Village area

Мелких млекопитающих отлавливали и обрабатывали по стандартным методикам [Новиков, 1949; Аниканова и др., 2007; Беспятова, Бугмырин, 2012]. Давилки Геро расставляли в линии через 4–5 м по 25–50 шт.; отдельная линия работала 3–5 дней. Отловы проводили с мая по сентябрь во всех основных биотопах – на вырубках, в лиственных, смешанных и хвойных лесах. В течение сезона работали от 10 до 30 линий, установленных в разных биотопах. Всего с 1994 г. было отработано 82 442 давилко-суток и отловлено 5128 зверьков 9 видов. Добытых зверьков промеряли и вскрывали для определения вида, пола, зрелости, возраста, черепа чистили и сохраняли. Относительную численность мелких млекопитающих рассчитывали как число особей, отловленных в 100 давилок за одни сутки (экз./100 д-с). Плотность зверьков (экз./га) рассчитывали как произведение относительной численности на коэффициент 4, который рассматривается как типичное соотношение между относительной и абсолютной численностью млекопитающих [Никифоров, 1963].

Для анализа зараженности мелких млекопитающих личинками и нимфами *I. persulcatus* выбран период с 2012 по 2023 г. Всего обследовано 2027 особей 9 видов, собрано 1452 личинки и 308 нимф *I. persulcatus* (табл. 1). Для оценки относительной численности клещей использовали общепринятые в экологической паразитологии индексы: встречаемость (доля

особей хозяев, у которых обнаружен клещ, %) и индекс обилия (среднее число клещей на особь хозяина). Расчет индексов и их доверительных интервалов выполнен в программе Quantitative Parasitology [Reiczigel et al., 2019].

Определение вида иксодовых клещей выполнено по морфологическим признакам после изготовления препаратов [Филиппова, 1977]. Видовая идентификация иксодовых клещей проводилась на микроскопе Olympus BX 53 – оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Все материалы вносились в базу данных для млекопитающих [Коросов и др., 2022] и клещей. Данные по зверькам, ловушко-суткам и клещам были импортированы в формат csv-файлов. Вся обработка выполнена в среде R [R Core Team..., 2023]. Основные виды обработки – структурирование данных (сортировка, отсев, объединение) и построение линейных регрессионных моделей [Коросов, Горбач, 2021].

Получение оценок общего числа прокармливающихся на мелких млекопитающих личинок и нимф Ixodes persulcatus

Общий алгоритм обработки состоял в следующем. Для пяти месяцев (с мая по сентябрь) были рассчитаны средние многолетние

Таблица 1. Характеристика численности мелких млекопитающих и клещей для теплого сезона

Table 1. Characteristics of small mammal and tick abundance during the warm season

Показатель Indicator	Месяц / Month				
	май May	июнь June	июль July	август August	сентябрь September
число дней после 1 января number of days after January 1	135	165	195	225	255
число давилко-суток number of trap-days	19898	14819	15164	22978	5028
число добытых зверьков, экз. number of animals sampled, ind.	259	587	1007	2534	401
численность мелких млекопитающих, экз./100 д-с small mammal abundance, ind./100 trap-days	1,3	4,0	6,6	11,0	8,0
плотность мелких млекопитающих, экз./га small mammal density, ind./ha	5,2	16	26,4	44	32
число обследованных зверьков, экз. number of examined animals, ind.	86	265	390	813	412
число личинок, экз. number of larvae, ind.	162	754	202	257	100
число нимф, экз. number of nymphs, ind.	83	124	50	40	17
число личинок на зверьке, экз./экз. number of larvae per animal, ind./ind.	1,88	2,85	0,52	0,36	0,22
число нимф на зверьке, экз./экз. number of nymphs per animal, ind./ind.	0,98	0,39	0,18	0,1	0,05

значения численности зверьков всех видов и их плотности на 1 га (табл. 1, рис. 2). Для тех же пяти месяцев рассчитали средние многолетние значения числа личинок и нимф на одном зверьке (индекс обилия). Умножение значений плотности зверьков на среднюю численность личинок или нимф дает для каждого месяца значения числа личинок и нимф, сидящих на зверьках, населяющих один гектар. Далее с помощью линейной и степенной регрессии рассчитали число личинок и нимф, сидящих на зверьках в каждый день этого периода (со 135-го по 255-й дни с начала года).

Принимая, что длительность питания личинки и нимфы клеща на животном в среднем составляет 4 дня, в расчетах учитывали только данные в каждый четвертый день. Эти значения представляют собой число личинок и нимф, напитавшихся и отпавших от зверьков в данную пятидневку (через 4 дня). Сумма этих значений за весь теплый период дает количество личинок и нимф, прокармливающих на одном гектаре. Мы исключили вероятность повторного прикрепления недокормленных клещей, которая возможна вследствие гибели их хозяина [Nakaо, Sato, 1996].

Результаты

Видовой состав мелких млекопитающих – прокормителей личинок и нимф *Ixodes persulcatus*

Видовой состав мелких млекопитающих в районе исследования представлен 9 видами (табл. 2) из отрядов: Eulipotyphla – обыкновенная

кутора (*Neomys fodiens*), обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus*), малая бурозубка (*S. minutus*), равнозубая бурозубка (*S. isodon*), средняя бурозубка (*S. caecutiens*) и Rodentia – рыжая полевка (*Myodes glareolus*), пашенная полевка (*Microtus agrestis*), полевка-экономка (*M. oeconomus*) и лесная мышовка (*Sicista betulina*). Наиболее массовыми в уловах были обыкновенная бурозубка (44 %) и рыжая полевка (46 %).

Личинки *I. persulcatus* отмечены на 8 видах (за исключением полевки-экономки), нимфы – на четырех (обыкновенная и равнозубая бурозубки, пашенная и рыжая полевки). Высокие показатели зараженности личинками отмечены у рыжей полевки, обыкновенной мышовки и средней бурозубки (табл. 2). Рыжая полевка была основным прокормителем нимф клеща, встречаемость и индекс обилия которых составили 16,5 % и 0,3 соответственно.

Сезонные изменения зараженности мелких млекопитающих личинками и нимфами *Ixodes persulcatus*

В районе исследования личинок и нимф *I. persulcatus* на мелких млекопитающих отмечали с начала мая (рис. 3). Самые высокие показатели относительной численности иксодовых клещей приходились на май (нимфы) и июнь (личинки). В этот период встречаемость и индекс обилия для личинок и нимф на мелких млекопитающих составляли 50 %, 2,8 и 55 %, 1,2 соответственно. Питающихся на зверьках личинок и нимф отмечали до сентября-октября (рис. 3). Зимой, в начале весны и в конце осени личинки и нимфы *I. persulcatus* на мелких млекопитающих не обнаружены.

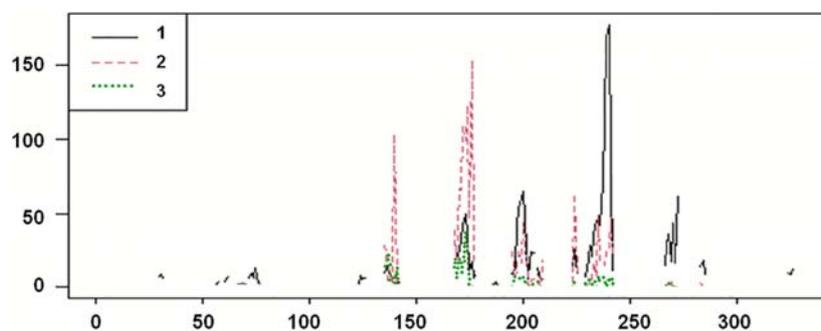


Рис. 2. Число особей мелких млекопитающих (1), личинок (2) и нимф *I. persulcatus* (3), добытых в разные дни (за период 2012–2023 гг.); по оси абсцисс – число дней, прошедших с 1 января

Fig. 2. Number of individuals of small mammals (1), *I. persulcatus* larvae (2) and nymphs (3) sampled on different days (over the 2012–2023 period); abscissa – number of days since January 1

Таблица 2. Встречаемость и индекс обилия личинок и нимф *I. persulcatus* у разных видов мелких млекопитающих в районе исследования (2012–2023 гг.)

Table 2. Prevalence and abundance index of *I. persulcatus* larvae and nymphs on different small mammal species in the study area (2012–2023)

Вид Species	число зверьков number of animals	личинки larvae			нимфы nymphs		
		N	Встречаемость, % [95%ДИ] Prevalence, % [95%CI]	Индекс обилия, [95%ДИ] Abundance index, [95%CI]	N	Встречаемость, % Prevalence, %	Индекс обилия Abundance index
насекомоядные / insectivores							
<i>Sorex araneus</i>	891	281	10,9 [8,9–13,1]	0,32 [0,23–0,43]	19	1,7 [0,9–2,8]	0,02 [0,01–0,03]
<i>S. isodon</i>	30	17	16,7 [5,6–34,7]	0,57 [0,17–1,74]	1	3,3 [0,1–17,2]	0,03 [0–0,1]
<i>S. caecutiens</i>	10	11	20	1,1	0		
<i>S. minutus</i>	51	5	7,8 [2,2–18,9]	0,1 [0,02–0,21]	0		
<i>Neomys fodiens</i>	6	1	17	0,17	0		
грызуны / rodents							
<i>Sicista betulina</i>	15	6	20 [2,5–56]	1,1 [0–2,9]	0		
<i>Microtus agrestis</i>	87	7	5,7 [1,9–12,9]	0,08 [0,02–0,22]	4	4,6 [1,3–11,4]	0,05 [0,01–0,09]
<i>M. oeconomus</i>	1	0			0		
<i>Myodes glareolus</i>	933	1124	27 [24–30]	1,2 [0,98–1,64]	279	16,5 [14,2–19]	0,3 [0,25–0,36]
Всего Total	2024	1452			303		

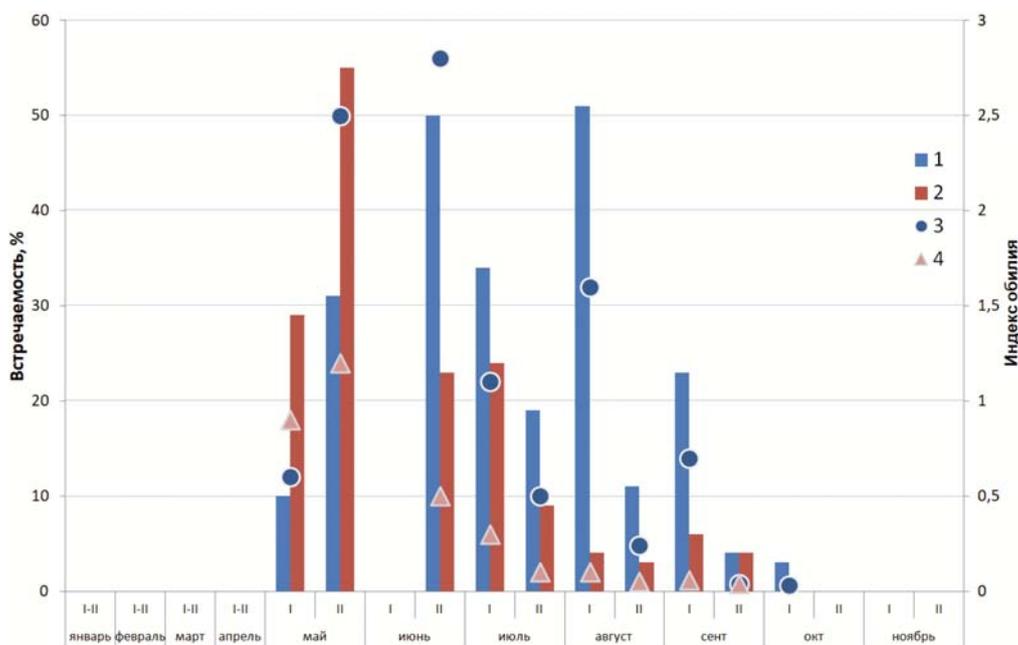


Рис 3. Сезонные изменения показателей зараженности мелких млекопитающих личинками и нимфами *I. persulcatus* (1 – встречаемость личинок, 2 – встречаемость нимф, 3 – индекс обилия личинок, 4 – индекс обилия нимф)

Fig 3. Seasonal variations in *I. persulcatus* larvae and nymph infection rates on small mammals (1 – prevalence of larvae, 2 – prevalence of nymphs, 3 – abundance index of larvae, 4 – abundance index of nymphs)

Оценка общего числа прокармливающихся на мелких млекопитающих личинок и нимф Ixodes persulcatus

Отловы животных со сбором эктопаразитов выполнялись один-два раза в месяц со смещением самих дат, что обусловило характер распределения животных по датам и временные интервалы обобщения данных. Данные были усреднены по месяцам, в качестве конкретной даты выбрали середину каждого месяца: например, 135-й день с начала года – это середина мая (рис. 2). После объединения данных с шагом один месяц получили суммарные характеристики по числу хозяев и их паразитов и рассчитали относительные показатели по встречаемости клещей на хозяине и относительную численность микромаммалий в природе (табл. 2).

Представленные данные использовали для расчета уравнений регрессии, призванных интерполировать значения для каждого дня изучаемого периода (135–255-й день с начала года,

май–сентябрь). Для расчетов использовались уравнения линейной и степенной регрессии (табл. 3). Приводить значимость параметров этих уравнений не имеет смысла, поскольку они призваны только аппроксимировать точки, а не оценивать реальность закономерностей.

Использование представленных уравнений позволило рассчитать оценки численности мелких млекопитающих, личинок и нимф *I. persulcatus* для каждого дня изучаемого периода (рис. 4). Умножив численность зверьков на коэффициент 4, получаем примерные значения их плотности.

В свою очередь, взаимное умножение рядов для мелких млекопитающих и клещей позволило рассчитать абсолютное число личинок и нимф таежного клеща на 1 га изучаемой территории (рис. 5, А). В результате суммирования этих значений получаем, что в среднем на 1 га исследуемой территории на мелких млекопитающих прокармливается 656 личинок и 146 нимф (рис. 5, Б).

Таблица 3. Коэффициенты уравнений регрессии для интерполяции данных

Table 3. Regression equation coefficients for data interpolation

Исходные данные (уравнение) Initial data (equation)	a0	a1
число личинок <i>I. persulcatus</i> в мае–июне ($y = a_0 + x \cdot a_1$) number of <i>I. persulcatus</i> larvae in May–June	-2,444	0,032
число личинок в июне–июле ($y = a_0 + x \cdot a_1$) number of larvae in June–July	15,64	-0,077
число личинок в июле–сентябре ($y = a_0 + x \cdot a_1$) number of larvae in July–September	1,3911	-0,004
число нимф <i>I. persulcatus</i> в мае–сентябре ($y = a_0 \cdot x^{a_1}$) number of <i>I. persulcatus</i> nymphs in May–September	0,0000000051	-4,56
численность мелких млекопитающих в мае–августе ($y = a_0 + x \cdot a_1$) small mammal abundance in May–August	-13,38	0,106
численность мелких млекопитающих в августе–сентябре ($y = a_0 + x \cdot a_1$) small mammal abundance in August–September	33,9	-0,102

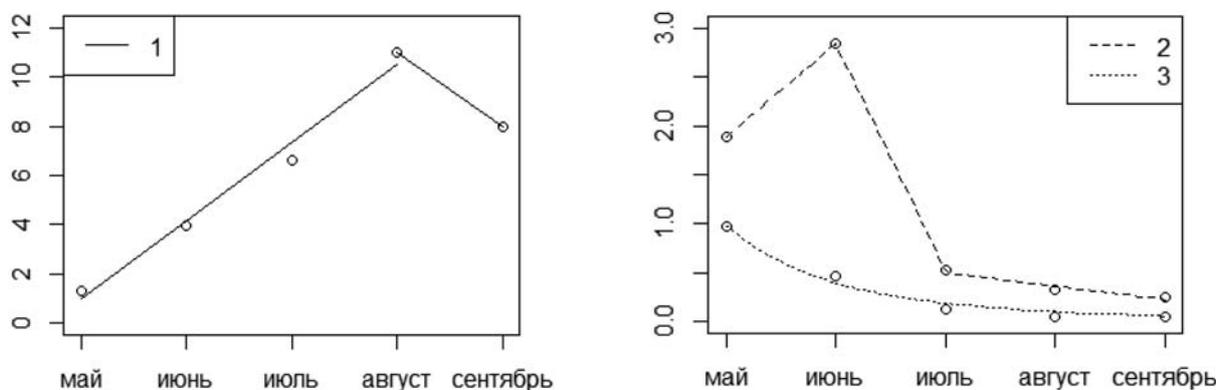


Рис. 4. Регрессионная аппроксимация относительной численности мелких млекопитающих (экз./100 д-с) (1), числа личинок (2) и нимф (3) *I. persulcatus* на одном зверьке (экз./экз.) в течение теплого сезона

Fig. 4. Regression approximation of the relative abundance of small mammals (ind./100 trap-days) (1), number of *I. persulcatus* larvae (2) and nymphs (3) per animal (ind./ind.) during the warm season

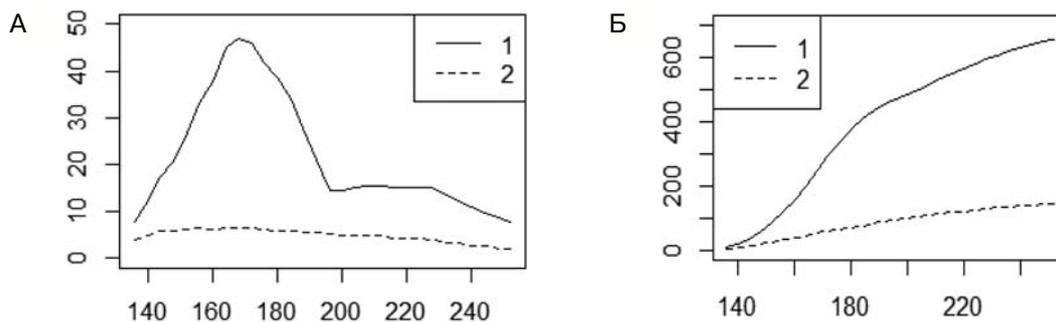


Рис. 5. Число личинок (1) и нимф (2) *I. persulcatus* на площади в 1 га (А) и кривая накопления количества прокормившихся на мелких млекопитающих личинок и нимф в течение сезона (Б); по оси ординат – экз. клещей, по оси абсцисс – число дней, прошедших с 1 января

Fig. 5. Number of *I. persulcatus* larvae (1) and nymphs (2) within a hectare during the season (А) and the accumulation curve for the number of larvae and nymphs feeding on small mammals (Б); ordinate – number of tick individuals, abscissa – number of days since January 1

Обсуждение

В районе мониторинга основными хозяевами личинок и нимф таежного клеща были *M. glareolus* и *S. araneus*. За весь период исследования с этих видов собрано 97 % личинок и 98 % нимф *I. persulcatus*.

Сезонная динамика численности мелких млекопитающих имеет типичный для Карелии характер [Ивантер, 1975]. В мае численность зверьков минимальна, до августа растет, после – снижается. Встречаемость личинок и нимф *I. persulcatus* на мелких млекопитающих в течение сезона согласуется с данными по другим территориям [Бабенко, 1985]. Максимальные значения относительной численности клеща наблюдаются в конце весны (нимфы) и в первой половине лета (личинки), а затем постепенно снижаются. Таким образом, в течение одного сезона высокая численность *I. persulcatus* приходится на период низкой численности мелких млекопитающих. В годы депрессии численности основных прокормителей в мае–июне она может составлять менее одной особи на 100 ловушко-суток [Ивантер, 1975; Коросов и др., 2007; Гусева и др., 2014].

Ранее было показано, что число личинок и нимф *I. persulcatus*, прокармливающих на мелких млекопитающих за сезон, может значительно различаться как в разных районах, так и в разных биотопах [Лабзин, 1985]. Принятая методология расчетов сходна с нашей и основывается на получении ежемесячных оценок плотности животных-прокормителей и их зараженности (индексе обилия) личинками и нимфами *I. persulcatus*. Большинство полученных оценок значительно превышают рассчитанные

значения для Карелии. Так, в Красноярском крае (Кемчугское нагорье) в пересчете на 1 га землеройки прокармливают 1,3 тыс. личинок и 676 тыс. нимф, а мышевидные грызуны – 10 тыс. личинок и 1,4 тыс. нимф *I. persulcatus*. В Удмуртии значения чуть ниже – 6,5 тыс. личинок и 1,4 тыс. нимф прокармливаются на всех видах мелких млекопитающих в течение одного сезона [Коротков, Кисленко, 2001; Коротков, 2004]. Наши данные на порядок ниже – 656 личинок и 146 нимф *I. persulcatus*, при этом соотношение числа нимф и личинок, характеризующее выживаемость клещей при переходе на следующую фазу развития, сходно.

Безусловно, эта ситуация отражает общую невысокую численность *I. persulcatus* в Карелии (северная периферия ареала вида) по сравнению с районами юга Сибири и Дальнего Востока [Коренберг, 1979]. Тем не менее основная причина столь низких рассчитанных значений численности личинок и нимф *I. persulcatus* в нашем исследовании связана с крайне низкой численностью мелких млекопитающих. Территория, где проводятся исследования, представляет собой мозаику разнотипных биотопов. Преобладают по площади вырубки на разной стадии зарастания и молодые мелколиственные леса, а спелые елово-сосновые представлены отдельными куртинами. Ранее было показано, что некоторые открытые станции могут выступать своеобразными ловушками, приводящими в зимний период к высокой смертности животных, заселяющих их в конце лета [Гусева, 2012].

В районе нашего исследования на протяжении более 20 лет ведется мониторинг численности взрослых клещей *I. persulcatus* [Bugmyrin et al., 2019; Bugmyrin, Bespyatova, 2023].

По результатам эксперимента с мечением иксодовых клещей и повторным отловом показано, что в течение одного сезона на 1 га может находиться до 2 тыс. активных самцов и самок *I. persulcatus* [Bugmyrin, Gorbach, 2022]. Рассчитанные максимальные значения плотности взрослых клещей были получены для лесных дорог (троп), которые являются местом повышенной их концентрации вследствие положительного свето- и хемотаксиса [Балашов, 1998]. Учитывая, что «дорога» может определять направленное к ней движение *I. persulcatus* на расстоянии до 10 метров [Балашов, 1958], численность клещей вне троп будет ниже на порядок и более, что сопоставимо с нашими оценками численности личинок и нимф.

Известно, что *I. persulcatus* имеет широкий круг хозяев. Нимфы этого вида могут встречаться как на многих видах мелких и средних млекопитающих, так и на птицах и пресмыкающихся [Филиппова, 1977]. Наши оценки базировались только на данных по мелким млекопитающим и не учитывали долю нимф, прокармливающих на других группах животных, вклад которых может быть весьма существенен, особенно в годы депрессии численности мышевидных грызунов [Наумов, 1985]. Также надо принимать во внимание недоучет личинок и нимф иксодовых клещей вследствие их сползания с тела погибшего хозяина [Наумов, 1958]. Ранее нами было показано, что при длительном нахождении животного в ловушке (давилка типа Геро) зараженность мелких млекопитающих *I. persulcatus* значительно снижается, до 3-4 раз при однократной проверке линии ловушек [Кочерова и др., 2022].

Выводы

1. Результаты исследований показали, что в условиях среднетаежной подзоны Карелии на площади 1 га на мелких млекопитающих прокармливается 656 личинок и 146 нимф *Ixodes persulcatus*.

2. Полученные значения характеризуют невысокую численность популяции *I. persulcatus*, обитающей на северной периферии ареала, по сравнению с районами юга Сибири и Дальнего Востока.

3. Одна из причин полученных оценок низкой численности иксодовых клещей в районе исследований связана с низкой численностью их прокормителей – мелких млекопитающих.

Авторы признательны студентам-биологам Петрозаводского государственного университета, в разные годы принимавшим участие в сборе биологического материала.

Литература

Аниканова В. С., Бугмырин С. В., Иешко Е. П. Методы сбора и изучения гельминтов мелких млекопитающих: учебное пособие. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2007. 145 с.

Бабенко Л. В. Сезонные изменения активности // Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae) / Отв. ред. Н. А. Филиппова. Л.: Наука, 1985. С. 220–230.

Балашов Ю. С. Иксодовые клещи – паразиты и переносчики инфекций. СПб.: Наука, 1998. 287 с.

Балашов Ю. С. К вопросу об активных горизонтальных перемещениях таежного клеща // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 1958. Т. 4. С. 481–484.

Балашов Ю. С. Кровососущие клещи (Ixodoidea) – переносчики болезней человека и животных. Л.: Наука, 1967. 319 с.

Беспятова Л. А., Бугмырин С. В. Иксодовые клещи Карелии (распространение, экология, клещевые инфекции). Учеб.-метод. пособие. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. 100 с.

Беспятова Л. А., Бугмырин С. В. Иксодовые клещи (Parasitiformes: Ixodidae) мелких млекопитающих при лесовозобновлении в таежных экосистемах Европейского Севера // Паразитология. 2015. Т. 49, № 5. С. 376–390.

Беспятова Л. А., Бугмырин С. В., Кутенков С. А., Никонорова И. А. Численность иксодовых клещей (Acari: Ixodidae) на мелких млекопитающих в лесных биотопах среднетаежной подзоны Карелии // Паразитология. 2019. Т. 53, № 6. С. 463–473. doi: 10.1134/S0031184719060036

Беспятова Л. А., Иешко Е. П., Ивантер Э. В., Бугмырин С. В. Межгодовая динамика численности иксодовых клещей и формирование очага клещевого энцефалита в условиях средней тайги // Экология. 2006. № 5. С. 360–364.

Бугмырин С. В., Беспятова Л. А., Аниканова В. С., Иешко Е. П. Численность личинок и нимф таежного клеща *Ixodes persulcatus* (Acari: Ixodidae) у мелких млекопитающих на вырубках среднетаежной подзоны Карелии // Паразитология. 2009. Т. 43, № 4. С. 338–346.

Бугмырин С. В., Поутонен Т. Б., Пахомова Т. Н., Беспятова Л. А., Чевская В. Е., Кочерова Н. А. Иксодовые клещи и переносимые ими инфекции в Карелии: анализ клещей, поступивших от населения в республиканский центр гигиены и эпидемиологии в Республике Карелия (г. Петрозаводск) // Паразитология. 2023. Т. 57, № 1. С. 3–19. doi: 10.31857/S0031184723010015

Васильева И. С., Никифоров Л. П. Личинки и нимфы таежного клеща и их связь с мелкими млекопитающими Кемчугского стационара // Вопросы эпидемиологии клещевого энцефалита и биологические закономерности в его природном очаге / Ред. М. В. Поспелова-Штром, М. Г. Рашина. М.: Медицина, 1968. С. 168–188.

Григорьева Л. А. Особенности развития таежного клеща *Ixodes persulcatus* Sch. (Parasitiformes: Ixodidae) в условиях природных биотопов Ленинградской

области // Труды Зоологического института РАН. 2015. Т. 319, № 2. С. 269–281. doi: 10.31610/trudyzin/2015.319.2.269

Гусева Т. Л. Динамика населения обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*, Linnaeus 1758) на заболоченном лугу // Принципы экологии. 2012. № 3. С. 67–73. doi: 10.15393/j1.art.2012.1401

Гусева Т. Л., Коросов А. В., Беспятова Л. А., Аниканова В. С. Многолетняя динамика биотопического размещения обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* Linnaeus 1758) в мозаичных ландшафтах Карелии // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2014. № 8-2(145). С. 13–20.

Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.

Коренберг Э. И. Биохорологическая структура вида (на примере таежного клеща). М.: Наука, 1979. 66 с.

Коренберг Э. И. Границы ареала и его тип // Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae) / Отв. ред. Н. А. Филиппова. Л.: Наука, 1985. С. 188–193.

Коренберг Э. И., Помелова В. Г., Осин Н. С. Природноочаговые инфекции, передающиеся иксодовыми клещами. М.: Комментарий, 2013. 463 с.

Коросов А. В., Бугмырин С. В., Бурдова Т. Л., Киреева М. Л., Лапина С. А. Информационная система для изучения позвоночных: опыт создания и использования // Труды Карельского научного центра РАН. 2022. № 8. С. 123–133. doi: 10.17076/esc1614

Коросов А. В., Горбач В. В. Практическое введение в среду Р. Петрозаводск: ПетрГУ, 2021. 117 с. URL: <https://disk.yandex.ru/i/skOj2DT4UTIWQG> (дата обращения: 20.08.2023).

Коросов А. В., Матросова Ю. М., Бугмырин С. В., Аниканова В. С., Беспятова Л. А. ГИС-анализ факторов территориального размещения рыжей полевки в мозаичном ландшафте южной Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2007. № 11. С. 70–84.

Коротков Ю. С., Кисленко Г. С. Демографическая структура популяции таежного клеща (Ixodidae) в долинных темнохвойных лесах Кемчугского нагорья по состоянию на 1986–1991 гг. // Паразитология. 2001. Т. 35, № 4. С. 265–274.

Коротков Ю. С. Методы оценки демографической структуры таежного клеща (Ixodidae) по результатам стандартных паразитологических наблюдений // Паразитология. 2004. Т. 38, № 6. С. 492–502.

Кочерова Н. А., Беспятова Л. А., Бугмырин С. В. К вопросу о потере эктопаразитов мелких млекопитающих при отлове ловушками Геро // Паразитология. 2022. Т. 56, № 2. С. 126–138. doi: 10.31857/S003118472202003X

Лабзин В. В. Паразитирование на млекопитающих // Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae) / Отв. ред. Н. А. Филиппова. Л.: Наука, 1985. С. 291–307.

Лутта А. С., Хейсин Е. М., Шульман Р. Е. Иксодовые клещи КАССР и меры борьбы с ними. Петрозаводск: Гос. изд. Карельской АССР, 1959. 68 с.

Наумов Р. Л. Взаимоотношения личинок и нимф таежного клеща с птицами Кемчугского стационара

// Вопросы эпидемиологии клещевого энцефалита и биологические закономерности в его природном очаге / Ред. М. В. Поспелова-Шторм, М. Г. Рашина. М.: Медицина, 1968. С. 188–204.

Наумов Р. Л. О сползании клещей с грызунов // Зоологический журнал. 1958. Т. 37, № 7. С. 1100–1101.

Наумов Р. Л. Оценка роли позвоночных в прокормлении таежного клеща // Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae) / Отв. ред. Н. А. Филиппова. Л.: Наука, 1985. С. 127–129.

Никифоров Л. П. Опыт абсолютного учета численности мелких млекопитающих в лесу // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов / Ред. А. Н. Формозов, Ю. А. Исаков. М.: АН СССР, 1963. С. 237–243.

Новиков Г. А. Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных. М.: Совет. наука, 1949. 602 с.

Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae) / Ред. Н. А. Филиппова. Л.: Наука, 1985. 416 с.

Тупикова Н. В., Суворова Л. Г., Коренберг Э. И. К оценке значения отдельных видов мелких млекопитающих в прокормлении личинок и нимф таежного клеща // Фауна и экология грызунов. Вып. 14. М., 1980. С. 158–176.

Филиппова Н. А. Фауна СССР. Новая серия, № 114. Паукообразные. Т. 4. Вып. 4. Иксодовые клещи подсем. Ixodinae. Л.: Наука, 1977. 396 с.

Хейсин Е. М., Павловская О., Малахова Р. П., Рыбак В. Ф. Продолжительность цикла развития *Ixodes persulcatus* в природных условиях Карело-Финской ССР // Труды Карело-Фин. ун-та. 1954. Т. 6. С. 102–123.

Bugmyrin S. V., Bespyatova L. A., Korotkov Y. S. Long-term dynamics of *Ixodes persulcatus* (Acari: Ixodidae) abundance in the north-west of its range (Karelia, Russia) // Exp. Appl. Acarol. 2019. Vol. 77, no. 2. P. 229–240. doi: 10.1007/s10493-019-00342-y

Bugmyrin S. V., Bespyatova L. A. Seasonal activity of adult ticks *Ixodes persulcatus* (Acari, Ixodidae) in the north-west of the distribution area // Animals. 2023. Vol. 13. Art. 3834. doi: 10.3390/ani13243834

Bugmyrin S. V., Gorbach V. V. Mark-release-recapture of ticks: A case study of estimating the abundance of *Ixodes persulcatus* (Acari, Ixodidae) // Med. Vet. Entomol. 2022. Vol. 36, no. 2. P. 185–193. doi: 10.1111/mve.12565

Bugmyrin S. V., Romanova L. Y., Belova O. A., Kholodilov I. S., Bespyatova L. A., Chernokhaeva L. L., Gmyl L. V., Klimentov A. S., Ivannikova A. Y., Polienko A. E., Yakovlev A. S., Ieshko E. P., Gmyl A. P., Karganova G. G. Pathogens in *Ixodes persulcatus* and *Ixodes ricinus* ticks (Acari, Ixodidae) in Karelia (Russia) // Ticks Tick Borne Dis. 2022. Vol. 13, no. 6. Art. 102045. doi: 10.1016/j.ttbdis.2022.102045

Nakao M., Sato Y. Refeeding activity of immature ticks of *Ixodes persulcatus* and transmission of Lyme disease spirochete by partially fed larvae // J. Parasitol. 1996. Vol. 82, no. 4. P. 669–672. doi: 10.2307/3283804

R Core Team. The R Project for Statistical Computing // CRAN. URL: <https://www.r-project.org/> (дата обращения: 20.08.2023).

Reiczigel J., Marozzi M., Fabian I., Rozsa L. Bio-statistics for parasitologists – a primer to Quantitative Parasitology // Trends Parasitol. 2019. Vol. 35, no. 4. P. 277–281. doi: 10.1016/j.pt.2019.01.003

References

- Anikanova V. S., Bugmyrin S. V., Ieshko E. P. Methods for collecting and studying helminths in small mammals: a textbook. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2007. 145 p. (In Russ.)
- Babenko L. V. Seasonal variations of activity. *Taezhnyi kleshch Ixodes persulcatus Schulze (Acarina, Ixodidae) = Taiga tick Ixodes persulcatus Schulze (Acarina, Ixodidae)*. Leningrad: Nauka; 1985. P. 220–230. (In Russ.)
- Balashov Yu. S. Blood-sucking ticks (Ixodoidea) are carriers of human and animal diseases. Leningrad: Nauka; 1967. 319 p. (In Russ.)
- Balashov Yu. S. Ixodid ticks are parasites and vectors of diseases. St. Petersburg: Nauka; 1998. 287 p. (In Russ.)
- Balashov Yu. S. To the question of active horizontal migrations of the taiga tick *Ixodes persulcatus* P. Sch. *Meditsinskaya parazitologiya i parazitarnye bolezni = Medical parasitology and parasitic diseases*. 1958;4:481–484. (In Russ.)
- Bespyatova L. A., Bugmyrin S. V. Ixodid ticks of Karelia (distribution, ecology, the main tick-borne infections): a study guide. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2012. 100 p. (In Russ.)
- Bespyatova L. A., Bugmyrin S. V. Ixodid ticks (Parasitiformes: Ixodidae) from small mammals in reforesting boreal habitats of northern European Russia. *Entomol. Rev.* 2015;95:1308–1316. doi: 10.1134/S0013873815090183
- Bespyatova L. A., Bugmyrin S. V., Kutenkov S. A., Nikonorova I. A. Abundance of ixodid ticks (Acari: Ixodidae) on small mammals in forest biotopes of the middle taiga subzone of Karelia. *Entomol. Rev.* 2021;101(2):273–281. doi: 10.1134/S0013873821020147
- Bespyatova L. A., Ieshko E. P., Ivanter E. V., Bugmyrin S. V. Long-term population dynamics of ixodid ticks and development of tick-borne encephalitis foci under conditions of the middle taiga subzone. *Russian Journal of Ecology*. 2006;37:325–329. doi: 10.1134/S1067413606050055
- Bugmyrin S. V., Bespyatova L. A., Anikanova V. S., Ieshko E. P. Abundance of larvae and nymphs of the taiga tick *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae) on small mammals in deforested areas in the middle taiga subzone of Karelia. *Entomol. Rev.* 2010;90:116–122. doi: 10.1134/S0013873810010094
- Bugmyrin S. V., Bespyatova L. A., Korotkov Y. S. Long-term dynamics of *Ixodes persulcatus* (Acari: Ixodidae) abundance in the north-west of its range (Karelia, Russia). *Exp. Appl. Acarol.* 2019;77(2):229–240. doi: 10.1007/s10493-019-00342-y
- Bugmyrin S. V., Bespyatova L. A. Seasonal activity of adult ticks *Ixodes persulcatus* (Acari, Ixodidae) in the north-west of the distribution area. *Animals*. 2023;13:3834. doi: 10.3390/ani13243834
- Bugmyrin S. V., Gorbach V. V. Mark-release-recapture of ticks: A case study of estimating the abundance of *Ixodes persulcatus* (Acari, Ixodidae). *Med. Vet. Entomol.* 2022;36(2):185–193. doi: 10.1111/mve.12565
- Bugmyrin S. V., Poutonen T. B., Pakhomova T. N., Bespyatova L. A., Chevskaya V. E., Kocherova N. A. Ticks and tick-borne pathogens in Karelia: analysis of ticks brought by citizens to be tested at the center for hygiene and epidemiology in the Republic of Karelia (Petrozavodsk). *Entomol. Rev.* 2024;104(7):462–473. doi: 10.1134/S0013873824070042
- Bugmyrin S. V., Romanova L. Y., Belova O. A., Kholodilov I. S., Bespyatova L. A., Chernokhaeva L. L., Gmyl L. V., Klimentov A. S., Ivannikova A. Y., Polienko A. E., Yakovlev A. S., Ieshko E. P., Gmyl A. P., Karganova G. G. Pathogens in *Ixodes persulcatus* and *Ixodes ricinus* ticks (Acari, Ixodidae) in Karelia (Russia). *Ticks Tick Borne Dis.* 2022;13(6):102045. doi: 10.1016/j.ttbdis.2022.102045
- Filippova N. A. Fauna of the USSR. New series, No. 114. Arachnoides. Vol. 4, iss. 4. Ixodid ticks of the subfamily Ixodinae. Leningrad: Nauka; 1977. 396 p. (In Russ.)
- Filippova N. A. (ed.). Taiga tick *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae). Leningrad: Nauka; 1985. 416 p. (In Russ.)
- Grigor'eva L. A. Peculiarities of taiga tick *Ixodes persulcatus* Sch. (Parasitiformes: Ixodidae) development in natural biotopes in the Leningrad Region. *Trudy Zoologicheskogo instituta RAN = Proceedings of the Zoological Institute RAS*. 2015;319:269–281. (In Russ.). doi: 10.31610/trudyzin/2015.319.2.269
- Guseva T. L., Korosov A. V., Bespyatova L. A., Anikanova V. S. Long-term dynamics of biotopical distribution of a common shrew (*Sorex araneus*, Linnaeus 1758) in Karelian mosaic landscape. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta = Proceedings of Petrozavodsk State University*. 2014;145:13–20. (In Russ.)
- Guseva T. L. The population dynamics of the common shrew (*Sorex araneus*, Linnaeus 1758) in a swampy meadow. *Printsipy ekologii = Principles of the Ecology*. 2012;(3):67–73. (In Russ.). doi: 10.15393/j1.art.2012.1401
- Ivanter E. V. Population ecology of small mammals of the taiga Northwest of the USSR. Leningrad: Nauka; 1975. 246 p. (In Russ.)
- Kheisin E. M., Pavlovskaya O. E., Malakhova R. P., Rybak V. F. Duration of the life cycle of *Ixodes persulcatus* in natural conditions of the Karelo-Finnish SSR. *Trudy Karelo-Fin. un-ta = Proceedings of Karelian-Finnish State University*. 1954;6:102–123. (In Russ.)
- Kocherova N. A., Bespyatova L. A., Bugmyrin S. V. On the loss of ectoparasites of small mammals captured in snap traps. *Entomol. Rev.* 2022;102:199–206. doi: 10.1134/S001387382202004X
- Korenberg E. I. Biochorological structure of the species (using the taiga tick as an example). Moscow: Nauka; 1979. 66 p. (In Russ.)
- Korenberg E. I. Borders and type of the area. *Taezhnyi kleshch Ixodes persulcatus Schulze (Acarina, Ixodidae) = Taiga tick Ixodes persulcatus Schulze (Acarina, Ixodidae)*. Leningrad: Nauka; 1985. P. 188–193. (In Russ.)

Korenberg E. I., Pomelova V. G., Osin N. S. Infections with natural focality transmitted by ixodid ticks. Moscow: Kommentarii; 2013. 463 p. (In Russ.)

Korosov A. V., Bugmyrin S. V., Burdova T. L., Kireeva M. L., Lapina S. A. Information system for studying vertebrates: an example of development and application. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2022;(8):123–133. (In Russ.). doi: 10.17076/eco1614

Korosov A. V., Gorbach V. V. Practical introduction to the R environment. Petrozavodsk: PetrSU; 2021. 117 p. URL: <https://disk.yandex.ru/i/skOj2DT4UTIWGQ> (accessed: 20.08.2023). (In Russ.)

Korotkov Yu. S., Kislenko G. S. Demographic structure of the taiga tick population (Ixodidae) in coniferous forests of the Kemchug Upland in 1986–1991. *Parazitologiya = Parasitology*. 2001;35(4):265–274. (In Russ.)

Korosov A. V., Matrosova Yu. M., Bugmyrin S. V., Anikanova V. S., Bespyatova L. A. The analysis of factors affecting territorial distribution of bank vole (*Clethrionomys glareolus*) in mosaic landscapes of Southern Karelia. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2007;11:70–84. (In Russ.)

Korotkov Yu. S. Methods for estimating the demographic structure of the taiga tick (Ixodidae) based on results of standard parasitological observations. *Parazitologiya = Parasitology*. 2004;38(6):492–502. (In Russ.)

Labzin V. V. Parasitizing on mammals. *Taizhnyi kleshch Ixodes persulcatus Schulze (Acarina, Ixodidae) = Taiga tick Ixodes persulcatus Schulze (Acarina, Ixodidae)*. Leningrad: Nauka; 1985. P. 188–193. (In Russ.)

Lutta A. S., Kheisin E. M., Shul'man R. E. Ixodid ticks of the KASSR and measures to combat them. Petrozavodsk: Gos. izd. Karelskoi ASSR; 1959. 68 p. (In Russ.)

Nakao M., Sato Y. Refeeding activity of immature ticks of *Ixodes persulcatus* and transmission of Lyme disease spirochete by partially fed larvae. *J. Parasitol.* 1996. Vol. 82, no. 4. P. 669–672. doi: 10.2307/3283804

Naumov R. L. Assessment of the role of vertebrates in feeding taiga tick. *Taizhnyi kleshch Ixodes*

persulcatus Schulze (Acarina, Ixodidae) = Taiga tick Ixodes persulcatus Schulze (Acarina, Ixodidae). Leningrad: Nauka; 1985. P. 127–129. (In Russ.)

Naumov R. L. On the slipping dawn of ticks from the rodents those latter being caught in killing traps. *Zoologicheskii zhurnal*. 1958;37(7):1100–1101. (In Russ.)

Naumov R. L. Relationships between larvae and nymphs of the taiga tick and birds of the Kemchug Station. *Voprosy epidemiologii kleshchevogo entsefalita i biologicheskie zakonomernosti v ego prirodnom ochage = Issues of the epidemiology of tick-borne encephalitis and biological patterns in its natural focus*. Moscow: Meditsina; 1968. P. 188–204. (In Russ.)

Nikiforov L. P. Experience of absolute census of small mammals in the forest. *Organizatsiya i metody ucheta ptits i vrednykh gryzunov = Organization and methods of census of birds and harmful rodents*. Moscow: AN SSSR; 1963. P. 237–243. (In Russ.)

Novikov G. A. Field studies of the ecology of terrestrial vertebrates. Moscow: Sovet. nauka; 1949. 602 p. (In Russ.)

R Core Team. The R Project for Statistical Computing. CRAN. URL: <https://www.r-project.org/> (accessed: 20.08.2023).

Reiczigel J., Marozzi M., Fabian I., Rozsa L. Biostatistics for parasitologists – a primer to Quantitative Parasitology. *Trends Parasitol.* 2019;35(4):277–281. doi: 10.1016/j.pt.2019.01.003

Tupikova N. V., Suvorova L. G., Korenberg E. I. On the evaluation of the importance of different small mammals species as host of larvae and nymphs of *Ixodes persulcatus*. *Fauna i ekologiya gryzunov = Fauna and Ecology of the Rodents*. Iss. 14. Moscow; 1980. P. 158–176. (In Russ.)

Vasil'eva I. S., Nikiforov L. P. Larvae and nymphs of the taiga tick and their relationship with small mammals of the Kemchug stationary. *Voprosy epidemiologii kleshchevogo entsefalita i biologicheskie zakonomernosti v ego prirodnom ochage = Issues of the epidemiology of tick-borne encephalitis and biological patterns in its natural focus*. Moscow: Meditsina; 1968. P. 168–188. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 28.11.2024; принята к публикации / accepted: 01.04.2025.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Бугмырин Сергей Владимирович

канд. биол. наук, ведущий научный сотрудник
лаборатории паразитологии животных и растений

e-mail: sbugmyr@mail.ru

Коросов Андрей Викторович

д-р биол. наук, профессор кафедры зоологии и экологии
Института биологии, экологии и агротехнологий

e-mail: korosov@petrsu.ru

Беспятова Любовь Алексеевна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник
лаборатории паразитологии животных и растений

e-mail: gamasina@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Bugmyrin, Sergey

Cand. Sci. (Biol.), Leading Researcher

Korosov, Andrey

Dr. Sci. (Biol.), Professor

Bespyatova, Lyubov

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Лютикова Наталья Алексеевна

аспирант, инженер-исследователь лаборатории
паразитологии животных и растений

e-mail: tasha_dein@mail.ru

Бурдова Татьяна Леонидовна

аспирант

e-mail: tan86276066@yandex.ru

Лапина Софья Александровна

студентка

e-mail: akella.keidg@yandex.ru

Lyutikova, Natalya

Doctoral Student, Research Engineer

Burdova, Tatyana

Doctoral Student

Lapina, Sofya

Student

УДК 639.111.16 : 612.11

ВОЗРАСТНЫЕ РАЗЛИЧИЯ НЕКОТОРЫХ ПАРАМЕТРОВ ЭРИТРОЦИТОВ У САМЦОВ КАБАНА *SUS SCROFA* (LINNAEUS, 1758) В КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ

М. А. Перевозчикова*, А. А. Сергеев, И. А. Домский,
А. В. Экономов, М. А. Долгих, **А. В. Долгих**

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

Такие показатели крови, как количество эритроцитов, содержание гемоглобина, гематокрит и морфометрические параметры эритроцитов, могут служить важным инструментом оценки состояния здоровья, экологического и популяционного статуса млекопитающих, однако до сих пор недостаточно изучены ввиду многообразия условий существования животных, сложности отбора и сохранения проб. Целью исследования явилось определение морфометрических параметров эритроцитов кабана – одного из наиболее значимых охотничьих видов России, играющего при этом важную роль в распространении многих опасных болезней и паразитов, включая классическую и африканскую чуму свиней, туберкулез, бруцеллез, ящур, болезнь Ауески, эхинококкоз, альвеококкоз, трихинеллез и др. Образцы крови получены от взрослых ($n = 25$) и молодых ($n = 21$) самцов, добытых в центральной части Кировской области. Исследования проведены на автоматическом анализаторе MicroCC-20 Plus. Окрашенные мазки исследовали с помощью светового микроскопа MEIJI TECHNO. Площадь эритроцитов измерялась с использованием программного обеспечения Vision Bio (Epi). В результате проведенных исследований впервые установлены и статистически проанализированы морфологические характеристики эритроцитов в зависимости от возраста самцов. Достоверные различия ($p < 0,05$) между молодыми и взрослыми самцами найдены в количестве эритроцитов (молодые $5,30 \pm 0,87 \cdot 10^{12}/л$, взрослые $6,32 \pm 1,47 \cdot 10^{12}/л$), их площади (молодые $26,42 \pm 2,37$ мкм², взрослые $28,79 \pm 1,68$ мкм²), концентрации гемоглобина (молодые $115,00 \pm 22,28$ г/л, взрослые $154,00 \pm 31,72$ г/л) и гематокрите (молодые $32,10 \pm 7,20$ %, взрослые $42,95 \pm 12,02$ %). Посредством однофакторного дисперсионного анализа установлено достоверное ($p < 0,05$) влияние факторов возраста и массы тела на гематокрит, который выше у взрослых самцов, имеющих значительно большую массу тела. Референсные интервалы эритроцитарных параметров, определенные в этом исследовании, служат основой для интерпретации гематологических результатов у самцов кабана разного возраста при оценке ветеринарных рисков и могут способствовать оптимизации управления ресурсами этого вида.

Ключевые слова: кабан; *Sus scrofa*; эритроциты; гемоглобин; гематокрит

Для цитирования: Перевозчикова М. А., Сергеев А. А., Домский И. А., Экономов А. В., Долгих М. А., Долгих А. В. Возрастные различия некоторых параметров эритроцитов у самцов кабана *Sus scrofa* (Linnaeus, 1758) в Кировской области // Труды Карельского научного центра РАН. 2025. № 3. С. 112–125. doi: 10.17076/eb1999

Финансирование. Работа выполнена на базе Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства имени профессора Б. М. Житкова» при поддержке Программы ФНИ государственных академий наук FSZZ-2019-0001 (AAAA-A19-119020190132-5) и FNWS-2022-0002 (ГЗ № 075-00802-22-00 от 27.12.2021, рег. номер 1021051202080-2-4.2.1).

M. A. Perevozchikova*, A. A. Sergeev, I. A. Domskiy, A. V. Economov, M. A. Dolgikh, A. V. Dolgikh. AGE-SPECIFIC ERYTHROCYTE PARAMETERS IN MALE WILD BOARS *SUS SCROFA* (LINNAEUS, 1758)

Professor B. M. Zhitkov Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming (79 Preobrazhenskaya St., 610000 Kirov, Russia), *mperevozchikova@mail.ru

Erythrocytes, hemoglobin, hematocrit and morphometric parameters of erythrocytes can be an important tool for assessing the health, ecological and population status of mammals, but they have not been sufficiently studied yet due to the variety of living conditions of animals, difficulties in collecting and preserving samples. The aim of this study was to determine the parameters of erythrocytes in wild boars – one of the most significant game species in Russia, which also plays an important role in the spread of many dangerous diseases and parasites, including classical and African swine fever, tuberculosis, brucellosis, foot-and-mouth disease, Aujeszky's disease, echinococcosis, alveococcosis, trichinosis, etc. Blood samples were collected from adult ($n = 25$) and young ($n = 21$) males taken in the central part of the Kirov Region. MicroCC-20 Plus automatic analyzer was used. Stained smears were examined under MEIJI TECHNO light microscope. The area of erythrocytes was measured using Vision Bio (Epi) software. Age-specific morphological parameters of male boar erythrocytes were for the first time established and statistically analyzed. Reliable differences ($p < 0.05$) were found between young and adult males in the number of erythrocytes (young $5.30 \pm 0.87 \cdot 10^{12}/l$, adults $6.32 \pm 1.47 \cdot 10^{12}/l$), their area (young $26.42 \pm 2.37 \mu\text{m}^2$, adults $28.79 \pm 1.68 \mu\text{m}^2$), hemoglobin concentration (young $115.00 \pm 22.28 \text{ g/l}$, adults $154.00 \pm 31.72 \text{ g/l}$), and hematocrit (young $32.10 \pm 7.20 \%$, adults $42.95 \pm 12.02 \%$). Testing by ANOVA revealed a significant ($p < 0.05$) effect of age and body weight on the hematocrit, which was higher in the much heavier adult males. The reference intervals determined in this study provide a basis for interpreting hematological results in male wild boars of different ages when assessing veterinary risks and may help optimize the management of the resources of this species.

Keywords: wild boar; *Sus scrofa*; erythrocytes; hemoglobin; hematocrit

For citation: Perevozchikova M. A., Sergeev A. A., Domskiy I. A., Economov A. V., Dolgikh M. A., Dolgikh A. V. Age-specific erythrocyte parameters of in male wild boars *Sus scrofa* (Linnaeus, 1758). *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2025. No. 3. P. 112–125. doi: 10.17076/eb1999

Funding. The studies were partially supported by the Basic Research Program of State Academies of Sciences FSZZ-2019-0001 (AAAA-A19-119020190132-5) and FNWS-2022-0002 (№ 075-00802-22-00 27.12.2021; 1021051202080-2-4.2.1).

Введение

Одним из наиболее значительных ограничений для мониторинга болезней различной этиологии в дикой природе является сложность отбора проб [OIE..., 2008; Geffre et al., 2009].

В случае с дикими животными возникает множество трудностей, особенно при работе с крупными и агрессивными особями, которые по соображениям безопасности нуждаются в анестезии или ограничении свободы. Кроме того, введение лекарственных веществ и стрессовые

реакции могут повлиять на результаты исследований [Marco, Lavin, 1999; Casas-Diaz et al., 2011]. В нашей работе мы использовали кровь от 46 кабанов, взятую сразу после их отстрела.

Гематологические параметры крови считаются важными инструментами для диагностики состояния здоровья диких животных, оценки воздействия инфекционных и паразитарных болезней, эффективности их лечения, пищевого и иммунного статуса, особенно когда другие исследования недоступны [Mazet et al., 2000; Shender et al., 2002; López-Olvera et al., 2006; Trumble et al., 2006; Карпеева, Ильина, 2013; Arenas-Montes et al., 2013; Casas-Diaz et al., 2015; Baeza et al., 2021].

Существует ряд факторов, потенциально влияющих на гематологические показатели: недостаток пищи, травмы, инфекции, сезонность, стресс [Casas-Diaz et al., 2015].

В доступной нам литературе имеются немногочисленные примеры исследований показателей крови диких кабанов [Tušek et al., 1994; Vitic et al., 1994; Wolkers et al., 1994a; Harapin et al., 2003; López-Olvera et al., 2006; Vidal et al., 2006; Кухаренко и др., 2011a; Barasona et al., 2013; Casas-Diaz et al., 2015]. При этом представлены малые выборки [Wolkers et al., 1994a; Кухаренко и др., 2011a], без разделения по полу и возрасту [Shender et al., 2002; Harapin et al., 2003; López-Olvera et al., 2006; Кухаренко и др., 2011a; Casas-Diaz et al., 2015], определено небольшое число переменных [Barasona et al., 2013]. В некоторых работах показатели крови применялись лишь для диагностики дефицита питания, наличия паразитов [Shender et al., 2002; López-Olvera et al., 2006] или взятие биоматериала проведено с применением анестезии [Casas-Diaz et al., 2015]. Представленные показатели не могут быть репрезентативными в полном объеме, но тем не менее представляют существенную научную ценность.

В России обитает пять подвидов кабана (европейский, кавказский, среднеазиатский, сибирский, уссурийский). Явных границ между подвидами не существует, что обусловлено естественным расселением животных, сезонными кочевками, кормовыми ресурсами, паводками, динамикой высоты снегового покрова, высотными миграциями и т. д. Изменения их генетической структуры связаны с процессами акклиматизации. Данные анализа генетической структуры кабанов выявили четкую дифференциацию, определяющую формирование двух кластеров – западного и восточного. Первый включает животных из Центральной России, Кавказа, Урала и Западной Сибири, второй –

из Хабаровского края и Иркутской области [Зиновьева и др., 2013].

На территории Российской Федерации кабан (*Sus scrofa* (L., 1758)) является одним из наиболее важных охотничьих видов, численность которого снижается на протяжении последних лет [Есономов et al., 2020; Экономов и др., 2022]. В условиях активно растущего интереса к охоте ресурсы кабана требуют объективного управления. Биотехнические мероприятия включают в себя охрану охотничьих угодий, подкормку, регулирование численности хищников, перемещение особей, что сопряжено с санитарными рисками [Vicente et al., 2004; López-Olvera et al., 2006]. Проблема обостряется распространением на территории страны африканской чумы свиней и других болезней, многие из которых опасны для животных и человека. В условиях дичеразведения ветеринарное обслуживание становится необходимым в связи с возможными вспышками заболеваний или для предотвращения рисков, связанных с переносом паразитов или патогенов в нативные популяции [Fernández de Mera et al., 2003; Höfle et al., 2004]. Неправильное кормление и управление воспроизводством оказывают негативное влияние на метаболизм животных. Метаболические изменения, которые чаще всего трудно диагностировать, могут увеличить смертность и снизить плодовитость, продуктивность и продолжительность жизни кабанов, понижая продуктивность стада [Žvorc et al., 2006; Baeza et al., 2021].

В настоящее время сферой растущего интереса стало решение экологических вопросов с использованием физиологических инструментов. Подобные подходы используются для постановки фундаментальных вопросов об отношениях вида с окружающей средой или движущих силах, лежащих в основе жизненного цикла. Важными критериями оценки состояния организма животных являются параметры эритроцитов, особенно концентрация гемоглобина крови и гематокрит [Johnstone et al., 2017; Perri et al., 2017].

Мониторинг показателей крови позволяет выявить скрытые патологические процессы и предусмотреть меры по их устранению. Доверительные диапазоны изучаемых параметров предоставляют ценные исходные данные в случае разведения в полувольных условиях, искусственной среде обитания, акклиматизации или при сокращении численности популяции и развитии эпизоотий. По этим причинам вопрос установления референсных значений гематологических параметров кабанов с учетом пола,

возраста, а также состояния организма сохраняет свою актуальность.

Цель исследования: установление референсных значений параметров эритроцитов самцов кабана двух возрастных групп.

Материалы и методы

В угодьях научно-опытного охотничьего хозяйства ФГБНУ ВНИИОЗ им. проф. Б. М. Житкова площадью 66 250 га, расположенного в центральной части Кировской области, на территории Слободского, Белохолуницкого и Зуевского районов (N58.502270°, E50.835894°), в результате научного отстрела добыто 46 кабанов: 21 молодой самец (до года) и 25 взрослых самцов (старше одного года). Животные добыты в сезон охоты 2017–2023 гг. в период с октября по декабрь. Климат в угодьях континентальный с умеренно холодной зимой и теплым летом. Все животные являлись дикими и свободно передвигались в пределах хозяйства, питаются местной растительностью. Кабаны находились в хорошем физическом состоянии без видимых признаков патологий. Сопутствующие заболевания в каждом конкретном случае не установлены.

Масса тела ($M \pm SD$) кабанов составила 30,00–64,50 кг ($47,43 \pm 11,35$ кг) у молодых и 80,00–211,00 кг ($127,50 \pm 40,97$ кг) у взрослых особей.

В качестве материала для исследования использована периферическая кровь. В настоящее время для определения параметров крови у диких животных в основном используют венозную кровь, полученную из крупных сосудов после отстрела животного. Данный метод позволяет получить большое количество образцов высокого качества. Его можно рассматривать как простой, быстрый, надежный, чистый и безопасный метод сбора образцов крови, в том числе и у дикого кабана. Кровь взята путем перерезания яремной вены (*v. jugularis*) сразу после отстрела животного в вакуумные пробирки UNIVAC по 4 мл с антикоагулянтом дикалий этилендиаминтетрауксусная кислота (K_2 ЭДТА). Отбор, взятие, хранение и подготовку биоматериала осуществляли согласно регламенту, изложенному в приказе Минздравсоцразвития от 12.05.2010 № 346н [Приказ..., 2010], адаптированному к диким животным [Кошурникова, Домский, 2022].

Пробирки хранились в холодильнике до отправки в лабораторию.

Исследования проводили через 1–3 дня [Wu et al., 2017] на автоматическом анализаторе MicroCC-20 Plus, ветеринарная версия

High Tehcnology, Inc. (США). Определены следующие гематологические параметры: общее количество эритроцитов, концентрация гемоглобина и гематокрит.

Мазки крови высушивали на воздухе и окрашивали красителем-фиксатором эозинном метиленовым синим по Май-Грюнвальду и красителем азур-эозином по Романовскому (ООО «МиниМед-М-Г», Россия). Каждый окрашенный мазок исследовали с помощью светового микроскопа MEIJI TECHNO (Япония) под иммерсионной системой с объективом 100×. Для определения площади эритроцитов из каждого мазка крови анализировали 10–20 четких полей зрения с адекватной морфологией. Параметры измерялись с использованием программного обеспечения для обработки изображений для медицины и биологии Vision Bio (Epi) (Австрия). Всего исследованы параметры более 13 000 эритроцитов.

Статистический анализ проводился с использованием программного обеспечения MS Excel (Office 2019) и Statgraphics (19-X64) общепринятыми методами [Ивантер, Коросов, 2005]. Результаты представлены как среднее значение (M), стандартное отклонение (SD), медиана (Me), 25% и 75% процентиля. Данные прошли проверку распределения на нормальность с использованием W -критерия Шапиро – Уилка. Для сравнения показателей между группами применяли параметрический анализ – t -критерий Стьюдента. Корреляционный анализ проводили с использованием корреляции Пирсона. Для оценки влияния факторов «возраст» и «масса тела» на гематологические показатели использовали однофакторный дисперсионный анализ. Влияние фактора считалось достоверно значимым при $p < 0,05$.

Результаты и обсуждение

Установленные эритроцитарные параметры, в том числе общее количество эритроцитов, гемоглобин, гематокрит, площадь эритроцитов, представлены на рис. 1–4.

Установлены достоверные различия ($p < 0,05$) между молодняком и взрослыми животными по количеству эритроцитов, их площади, концентрации гемоглобина и гематокриту. Посредством однофакторного дисперсионного анализа установлено достоверное ($p < 0,05$) влияние факторов возраста и массы тела на гематокрит.

Корреляционный анализ вышеуказанных параметров с массой тела кабанов представлен в табл. 1.

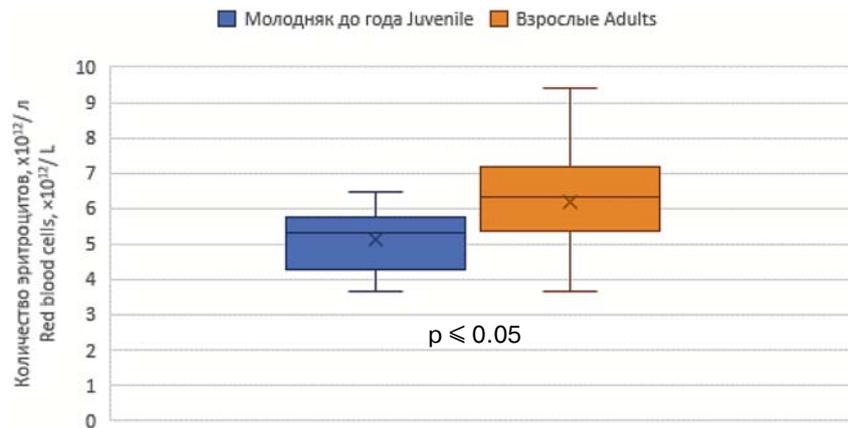


Рис. 1. Количество эритроцитов у молодняка и взрослых особей кабана. Здесь и на рис. 2–4: x – среднее значение; горизонтальная линия – медиана; вертикальная линия – минимальное и максимальное значения; прямоугольник – нижний (25%) и верхний (75%) квантили

Fig. 1. Red blood cell count in juvenile and adult wild boar. Here and in Fig. 2–4: x – mean; horizontal lines – median; vertical lines – minimum and maximum values; rectangle – lower (25%) and upper (75%) quartiles

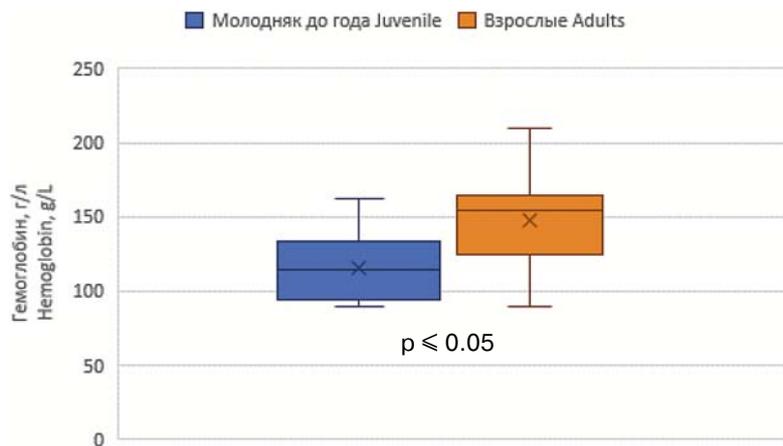


Рис. 2. Содержание гемоглобина у молодняка и взрослых особей кабана

Fig. 2. Hemoglobin in juvenile and adult wild boar

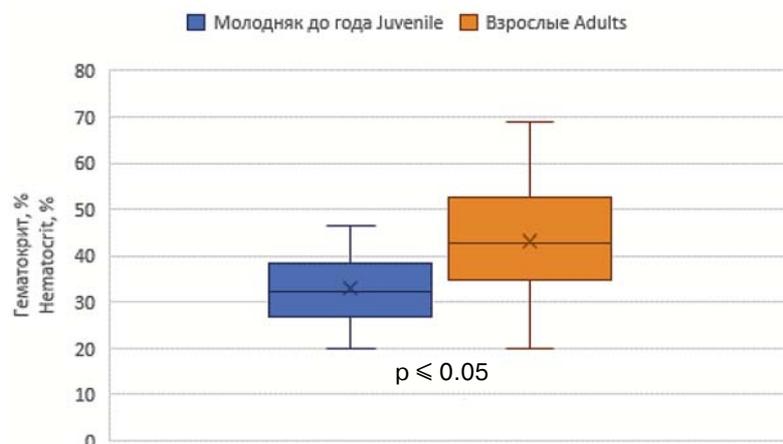


Рис. 3. Гематокрит у молодняка и взрослых особей кабана

Fig. 3. Hematocrit in juvenile and adult wild boar

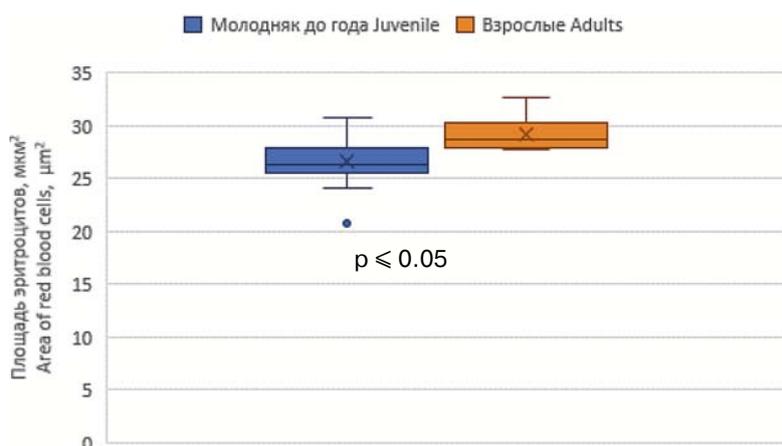


Рис. 4. Площадь эритроцитов у молодняка и взрослых особей кабана

Fig. 4. Area of red blood cells in juvenile and adult wild boar

Таблица 1. Корреляционный анализ параметров эритроцитов и массы тела кабанов

Table 1. Correlation analysis of red blood cell parameters and body weight of wild boars

Пары признаков Pairs of parameters	r	p
Молодняк Juvenile		
количество эритроцитов – площадь эритроцитов red blood cell count – area of red blood cells	-0,70	0,00
количество эритроцитов – гемоглобин red blood cell count – hemoglobin	0,71	0,00
количество эритроцитов – гематокрит red blood cell count – hematocrit	0,85	0,00
гемоглобин – гематокрит hemoglobin – hematocrit	0,66	0,01
гемоглобин – масса тела hemoglobin – body weight	-0,57	0,04
гематокрит – масса тела hematocrit – body weight	-0,33	0,26
площадь эритроцитов – масса тела area of red blood cells – body weight	0,38	0,18
Взрослые Adult		
количество эритроцитов – площадь эритроцитов red blood cell count – area of red blood cells	0,81	0,01
количество эритроцитов – гемоглобин red blood cell count – hemoglobin	0,62	0,00
количество эритроцитов – гематокрит red blood cell count – hematocrit	0,89	0,00
гемоглобин – гематокрит hemoglobin – hematocrit	0,52	0,01
гемоглобин – масса тела hemoglobin – body weight	-0,61	0,10
гематокрит – масса тела hematocrit – body weight	-0,28	0,49
площадь эритроцитов – масса тела area of red blood cells – body weight	-0,40	0,31

Различия корреляционных значений между количеством и площадью эритроцитов взрослых и молодых самцов могут определяться возрастными особенностями размеров эритроцитов,

связанными с интенсивными процессами роста и развития молодых животных.

Сравнительный анализ собственных результатов с данными литературы представлен в табл. 2.

Таблица 2. Количество и площадь эритроцитов, концентрация гемоглобина и гематокрит у кабанов в различных регионах

Table 2. Red blood cell count, red blood cell area, hemoglobin and hematocrit in wild boars in different regions

Место добычи / взятия Sampling site	Группа Group	Статистические параметры Statistical parameters	Количество эритроцитов, $\times 10^{12}/л$ Red blood cell count, $\times 10^{12}/l$	Гемоглобин, г/л Hemoglobin, g/l	Гематокрит, % Hematocrit, %	Площадь эритроцитов, μm^2 Area of red blood cells, μm^2	Источник Source
Кировская область, РФ Kirov Region, RF	молодняк до года juvenile up to one year old	M	5,12	115,77	33,00	26,60	Собственные данные Authors' data
		Me	5,30	115,00	32,10	26,42	
		SD	0,87	22,28	7,20	2,37	
		m	0,25	6,43	2,08	0,61	
Амурская область, РФ Amur Region, RF	взрослые adult	M	6,18	147,10	43,07	29,20	Кухаренко и др., 2011a Kukharensko et al., 2011a
		Me	6,32	154,00	42,95	28,79	
		SD	1,47	31,72	12,02	1,68	
		m	0,34	7,28	2,76	0,63	
Днепропетровская область, Украина Dnepropetrovsk Region, Ukraine	молодняк до года juvenile up to one year old	M	5,6(↑)	115,00	36,40(↑)	нд	Kobeza, 2014
		m	0,00	0,60	0,78		
Хорватия Croatia	взрослые adult	M	5,30(↓)	99,00(↓)	36,40(↓)	нд	Harapin et al., 2003
		m	0,42	5,00	1,72		
Испания Spain	взрослые adult	M	4,50(↓)	83,80 (↓)	20,26(↓)	нд	López-Olvera et al., 2006
		m	0,11		4,66		
		SD	0,68	156,60	60,98(↑)	4,20	
Испания Spain	молодняк до года juvenile up to one year old	M	8,00(↑)	нд	44,00(↑)	нд	Casas-Diaz et al., 2015
		SD	0,96		6,00		
		M	нд	126,87(↑)	36,00(↑)	нд	
Испания Spain	молодняк до года juvenile up to one year old	M	нд	126,87(↑)	36,00(↑)	нд	Casas-Diaz et al., 2015
		SD		15,16	4,00		
Испания Spain	взрослые adult	M	нд	140,29(↓)	38,00(↓)	нд	Casas-Diaz et al., 2015
		SD		13,24	3,00		

Примечание. Повышенные (↑) или пониженные (↓) параметры по сравнению с собственными данными; нд – нет данных.

Note. Exceeding (↑) or decreasing (↓) parameters compared to the authors' data; нд – no data.

На территории Российской Федерации изучение гематологических показателей у диких кабанов проводилось на территории Амурской области Н. С. Кухаренко с соавторами [2011a]. В данной работе отсутствуют разграничения животных по полу. Авторами высказывается предположение, что для кабанов Амурской области характерна анемия, которая выражается снижением количества эритроцитов, гемоглобина и гематокрита. Наблюдается резко выраженный пойкилоцитоз, большинство эритроцитов звездчатой (23 %) и неопределенной формы (35,3 %), клетки красной крови представлены микроцитами, что может быть показателем дисфункции костного мозга при анемиях. По мнению авторов, анемия является одной из причин сокращения поголовья дикого кабана на территории Амурской области,

однако убедительных обоснований причин ее распространения в популяции диких кабанов не приводится [Кухаренко и др., 2011б].

У кабанов в возрасте от одного до двух лет, содержащихся в условиях неволи в степной зоне Украины [Kobeza, 2014], установлены пониженные содержание эритроцитов, гемоглобин и гематокрит по сравнению с кабанам из Кировской области. Автор отмечает патологические нарушения в системе красной крови, которые приводят к различным видам анемии и аноксемии тканей и органов, что создает неблагоприятную клиническую картину в популяции в целом.

Более высокие, по сравнению с характерными для Кировской области, количество эритроцитов и гематокрит зарегистрированы у взрослых кабанов в Хорватии [Harapin et al., 2003];

количество эритроцитов, гемоглобин и гематокрит – у молодняка в Испании [López-Olvera et al., 2006; Casas-Díaz et al., 2015]. Данные исследования также проводились без учета пола животных. Следует отметить, что кабаны были анестезированы с использованием комбинации тилетамин–золазепам (6 мг/кг) и ксилазин (3 мг/кг) [Casas-Díaz et al., 2015].

Вероятно, что отличия гематологических параметров связаны с условиями среды, включая абсолютную географическую высоту местообитаний кабанов. Так, высота местообитаний при отборе проб в Амурской области [Кухаренко и др., 2011а] составляла 250 метров над уровнем моря, в Испании [López-Olvera et al., 2006] – 400–1140 м над ур. м., в Хорватии [Harapin et al., 2003] – более 500 м над ур. м. В местах добычи кабанов в Кировской области абсолютные высоты составляли 160–200 м.

Отметим, что механизмы адаптации к различной высоте связаны с трансформацией в системе транспорта кислорода. Поскольку парциальное давление кислорода в воздухе на большой высоте недостаточно для насыщения крови, происходит адаптивное увеличение общего количества циркулирующего гемоглобина, а также способность к диссоциации оксигемоглобина, что достигается путем увеличения концентрации 2,3-ДФГ в эритроцитах [Хочачка, Сомеро, 1977].

Кроме разности высот при сопоставлении данных следует учитывать и климатические условия. Так, проанализированные нами параметры крови получены от животных, находящихся в различных климатических зонах: от средиземноморской на Пиренейском полуострове до резко континентальной в Алтайском крае РФ.

В работе С. Ваеза с соавторами [2021] отмечено, что гематокрит снижался с увеличением возраста животных ($p = 0,00$). У особей с недостатком веса установлены более низкие показатели гематокрита, гемоглобина ($p = 0,02$), чем у особей с нормальным весом. У самых молодых животных процент гематокрита выше, чем у особей более старшего возраста, и это может быть обусловлено, во-первых, тем, что значения гематокрита, как правило, выше у молодых, поскольку костный мозг активно функционирует, что способствует усилению кроветворения [Estienne et al., 2020]. В зрелом возрасте в трубчатых костях кроветворение снижается и красный костный мозг заменяется жировой тканью [Estienne et al., 2020]. Во-вторых, молодые животные, как правило, более восприимчивы к стрессу [Stockham, Scott, 2013]. В сообщении

А. R. W. Elbers с соавторами [1994] также указывается на физиологическое снижение выработки эритроцитов за счет меньшего количества клеток красного костного мозга в зависимости от возраста.

В работе Т. J. Brown с соавторами [2021] указано, что одним из недостаточно используемых маркеров состояния организма является гематокрит. Этот параметр связан с кислородной емкостью и вязкостью крови, а также с индивидуальной выносливостью.

Следует отметить, что показатель гематокрита соответствует главным образом количеству эритроцитов, что достоверно для случаев, когда размер эритроцитов в норме. При увеличении количества эритроцитов нормального размера повышается и гематокрит. Напротив, при дефиците железа эритроциты уменьшаются и гематокрит будет снижен, однако количество эритроцитов в единице крови может быть в норме или немного выше.

По данным N. A. Mouseenko [2002], изучавшей параметры крови лосей, для молодых животных, по сравнению со взрослыми, считается нормой физиологическая анемия, что характеризуется сниженным количеством эритроцитов, гемоглобина, гематокрита. Наши исследования также показывают более низкие параметры эритроцитов у молодых особей кабана. Больше количество эритроцитов у самцов по сравнению с самками можно объяснить тем, что тестостерон усиливает эритропоэз. Это происходит за счет увеличения чувствительности клеток-предшественниц эритроидного ряда к эритропоэтину, что делает эритропоэз более интенсивным. Так, у самцов ярко выражено увеличение объема крови к сезону гона и поединков за самок [Иржак, 1964; Марма, 1967]. Происходит увеличение процента эритроцитарной массы и количества гемоглобина. Колебание гематокрита также может быть вызвано повышенным водопотреблением, кишечными расстройствами и другими явлениями [Марма, 1967]. Е. Casas-Díaz с соавторами [2015] отмечают у взрослых кабанов более высокие концентрации гемоглобина, значения гематокрита, среднее содержание и концентрацию гемоглобина в эритроците, что также подтверждается нашими данными.

К. V. Brenner и Н. Gurtler [1981] установили на домашних свиньях, что стресс и повышенная потребность в кислороде могут вызвать сокращение селезенки и увеличение гематокрита на 10 % и более. Также происходит увеличение общего количества эритроцитов и гемоглобина.

J. Wolkers с соавторами [1994b] указывают на снижение концентрации гемоглобина и гематокрита у кабанов при значительной потере веса.

J. Payne и S. Payne [1987] установили, что эти гематологические показатели изменяются только на более поздней стадии недостаточного питания, вероятно, из-за дефицита питательных веществ. Данный результат согласуется с выводами J. Wolkers с соавторами [1993]. В этом же исследовании обнаружена сильная корреляция между содержанием жира в костном мозге и концентрациями гемоглобина, гематокритом, а также мочевины и щелочной фосфатазы. Так, у дикого кабана почечные механизмы и, возможно, рециркуляция азотистых отходов способствуют сохранению азота при недостаточном питании, что приводит к эффективному увеличению разложения жировых запасов.

Таким образом, различия параметров крови у кабанов из разных регионов могут объясняться популяционными особенностями изучаемого вида, определяемыми природно-климатическими условиями и кормовой базой. Установлено, что у диких животных имеется зависимость картины крови от сезона года. Так, эритроцитарные показатели осенью выше, чем весной, что связано с подготовкой организма к зиме [Марма, 1967].

Также не следует забывать о различиях в параметрах гематологических анализаторов, лабораторных методов диагностики и даже температуры воздуха при отборе проб [Казакова и др., 2012]. Кроме того, задержка более 72 часов между моментом сбора образцов крови и моментом анализа приводит к значительным изменениям параметров крови [Bleul et al., 2002].

Поскольку в литературе данные о гематологических показателях у здоровых диких кабанов немногочисленны, результаты наших исследований проанализированы в сравнении с физиологическими значениями не только кабанов, но и домашних свиней.

Более высокое количество эритроцитов (на 20,90 % у молодняка) при более низкой концентрации гемоглобина (на 21,88 % у взрослых животных) и гематокрита (на 14,13 % выше у молодняка и на 11,85 % ниже у взрослых особей) отмечалось у одичавших свиней в штате Техас, США [Shender et al., 2002].

Сравнительный анализ, проведенный с домашними свиньями (*Sus scrofa domesticus* (Linnaeus, 1758)), показал, что на территории Амурской области РФ [Кухаренко и др., 2011б] количество эритроцитов у молодых свиней выше наших данных на 8,62 %, у взрослых – ниже на 11,39 %, при этом гемоглобин ниже на 20,00 и 41,56 % соответственно. Гематокрит у молодняка выше наших данных на 12,54 %, а у взрослых – ниже на 14,09 %.

У домашних свиней породы ландрас Алтайского края РФ [Семенова и др., 2013] также отмечено более высокое количество эритроцитов (на 39,92 %) и концентрация гемоглобина (на 5,51 %) у молодых самцов, при этом у взрослых самцов меньше количество эритроцитов (на 3,48 %), концентрация гемоглобина (на 23,18 %) по сравнению с кабаном из Кировской области.

В отличие от результатов наших исследований, по данным И. Д. Семеновой с соавторами [2013], общей особенностью возрастной динамики у свиней разных половозрастных групп является снижение уровня гемоглобина на 5,90–6,00 % с возрастом, а половые различия менее выражены.

У домашних свиней крупной белой породы [Гимадеева и др., 2015] на территории европейской части РФ отмечены более высокие количество эритроцитов и гематокрит при более низких концентрациях гемоглобина крови по сравнению с нашими результатами. Кроме того, установлено, что у взрослых самцов количество эритроцитов, концентрация гемоглобина и гематокрит выше, чем у самок. В группе хряков-производителей наблюдалось превышение содержания эритроцитов на 33,6 % по сравнению с холостыми свиноматками, на 21,4 % – со свиноматками в первую половину супоросности, на 20,9% – со свиноматками во вторую половину супоросности. Минимальное количество эритроцитов (3,43 на $10^{12}/л$), гемоглобина (24,86 г/л) и низкий гематокрит (8,71 %) выявлены в крови подсосных поросят. В период активного роста в крови возрастают количество эритроцитов, гемоглобин, гематокрит, что указывает на интенсивность окислительно-восстановительных процессов, протекающих в организме свиней.

У молодняка йоркширских свиней [Dimitrakakis et al., 2022] в штате Массачусетс, США, анестезированных внутримышечно инъекциями атропина (0,04 мг/кг), тилетамин–золазепам (4,4 мг/кг) и ксиалзина (2,2 мг/кг), количество эритроцитов выше на 16,93 %, а показатель гематокрита не отличался от наших данных.

Особенности гематологических параметров домашних свиней могут быть связаны с пониженной двигательной активностью в условиях стойлового содержания, однообразием кормов, поведенческим стрессом, связанным с высокой плотностью, и другими причинами. Так, по сведениям I. Nagarin с соавторами [2003], значения гематокрита у диких кабанов выше верхнего физиологического предела домашних свиней. Более высокие значения гемоглобина, гематокрита и среднего объема эритроцита

у кабанов, по сравнению с домашними свиньями, говорят о большей потребности их в кислороде [Tušek et al., 1994].

Результаты проведенного нами исследования крови кабанов двух возрастных групп позволили установить их отличия по эритроцитарным показателям. Различия с данными других авторов обусловлены влиянием экологических, физиологических факторов, а также domestikации.

Выводы

1. В ходе исследований на территории Кировской области установлены следующие эритроцитарные параметры самцов кабана двух возрастных групп: количество эритроцитов (молодые: $5,30 \pm 0,87 \cdot 10^{12}/л$, взрослые: $6,32 \pm 1,47 \cdot 10^{12}/л$), их площадь (молодые: $26,42 \pm 2,37 \text{ мкм}^2$, взрослые: $28,79 \pm 1,68 \text{ мкм}^2$), концентрация гемоглобина (молодые: $115,00 \pm 22,28 \text{ г/л}$, взрослые: $154,00 \pm 31,72 \text{ г/л}$), гематокрит (молодые: $32,10 \pm 7,20 \%$, взрослые: $42,95 \pm 12,02 \%$). Выявлены достоверные различия ($p < 0,05$) между молодыми и взрослыми самцами по всем изученным показателям.

2. Статистически подтверждено ($p < 0,05$) влияние факторов возраста и массы тела на гематокрит.

3. Референсный диапазон эритроцитарных параметров, определенный в этом исследовании, служит основой для интерпретации гематологических результатов у самцов кабана разного возраста.

4. Выявленные различия эритроцитарных параметров кабанов в разных регионах, вероятно, обусловлены неодинаковыми условиями существования, кормовыми базами, возрастом и полом животных.

Авторы выражают благодарность охотничьему коллективу института за помощь в сборе биоматериала.

Литература

Гимадеева Л. С., Гусев И. В., Рыжков В. А., Рыков Р. А. Сравнительная оценка гематологических показателей свиней разных технологических групп // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2015. № 5. С. 148–151.

Зиновьева Н. А., Костюнина О. В., Экономов А. В., Шевнина М. С., Домский И. А., Гладырь Е. А., Брем Г. Полиморфизм генов, ассоциированных с локусами количественных признаков, у кабана (*Sus scrofa* L., 1758), обитающего на территории России // Сельскохозяйственная биология. 2013. № 2. С. 77–82. doi: 10.15389/agrobiol.2013.2.77rus

Ивантер Э. В., Коросов А. В. Элементарная биометрия. Петрозаводск: ПетрГУ, 2005. 104 с.

Иржак Л. И. Дыхательная функция крови в индивидуальном развитии млекопитающих. М.-Л.: Наука, 1964. 183 с.

Казакова М. С., Луговская С. А., Долгов В. В. Референсные значения показателей общего анализа крови взрослого работающего населения // Клиническая лабораторная диагностика. 2012. № 6. С. 43–49.

Карпеева Е. А., Ильина Н. А. Изменение морфометрических показателей эритроцитов крови свиней в условиях инвазии *Balantidium coli* – *Candida* spp. // Фундаментальные исследования. 2013. № 10(8). С. 1745–1748.

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

Кухаренко Н. С., Кухаренко А. А., Ковальчук И. В. Анемия – причина сокращения поголовья дикого кабана в Амурской области // Вестник КрасГАУ. 2011а. № 10. С. 177–180.

Кухаренко Н. С., Кухаренко А. А., Ковальчук И. В. Сравнительная характеристика показателей крови домашних и диких свиней в Амурской области // Актуальные вопросы ветеринарной биологии. 2011б. № 3(11). С. 7–10.

Марма Б. Б. Ветеринарные и физиологические наблюдения над лосями в условиях зоосада // Труды Печоро-Илычского государственного заповедника. Сыктывкар: Коми книжное изд-во, 1967. Вып. 12. С. 74–86.

Приказ Министерства здравоохранения и социального развития РФ от 12 мая 2010 г. № 346н «Об утверждении Порядка организации и производства судебно-медицинских экспертиз в государственных судебно-экспертных учреждениях Российской Федерации».

Семенова И. Д., Рудишин О. Ю., Бурцева С. В., Клемин В. П. Гематологические показатели свиней различных половозрастных групп создаваемого типа породы ландрас // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2013. № 10(108). С. 90–92.

Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации: Пер. с англ. Ю. И. Лашкевича / Под ред. акад. Е. М. Крепса. М.: Мир, 1977. 398 с.

Экономов А. В., Колесников В. В., Долинин В. В., Сергеев А. А. Ресурсы кабана (*Sus scrofa* L., 1758) в ареале амурского тигра (*Panthera tigris* L., 1758) на Дальнем Востоке Российской Федерации // Дальневосточный аграрный вестник. 2022. № 2(62). С. 98–107. doi: 10.22450/19996837_2022_2_98

Arenas-Montes A., García-Bocanegra I., Paniagua J., Franco J. J., Miró F., Fernández-Morente M., Carbonero A., Arenas A. Blood sampling by puncture in the cavernous sinus from hunted wild boar // Eur. J. Wildl. Res. 2013. Vol. 59. P. 299–303. doi: 10.1007/s10344-013-0701-3

Baeza C., Gädicke P., Ruiz A. Determination of new hematologic reference intervals for sows with optimal

reproductive performance, according to reproductive stage, parity and body condition: A cohort study // Research Square. 2021. P. 1–16. doi: 10.21203/rs.3.rs-317100/v1

Barasona J., Lopez-Olvera J., Beltran-Beck B., Gortazar C., Vicente J. Trap-effectiveness and response to tiletamine-zolazepam and medetomidine anaesthesia in Eurasian wild boar captured with cage and corral traps // BMC Vet. Res. 2013. Vol. 9. P. 107. doi: 10.1186/1746-6148-9-107

Bleul U., Sorbiraj A., Bostedt H. Effects of duration and storage temperature on cell counts of bovine blood samples as determined by an automated haematology analyser // Comp. Clin. Pathol. 2002. Vol. 11. P. 211–216. doi: 10.1007/s005800200021.

Brenner K. V., Gurtler H. Further investigations on metabolic and hematological reactions of pigs restraint by means of a rope round the upper jaw // Journal of Experimental Veterinary Medicine. 1981. Vol. 35. P. 401–407.

Brown T. J., Hammers M., Taylor M., Dugdale H. L., Komdeur J., Richardson D. S. Hematocrit, age, and survival in a wild vertebrate population // Ecol. Evol. 2021. Vol. 11. P. 214–226. doi: 10.1002/ece3.7015

Casas-Diaz E., Marco I., Lopez-Olvera J., Menta-berre G., Lavin S. Comparison of xylazine–ketamine and medetomidine–ketamine anaesthesia in the Iberian ibex (*Capra pyrenaica*) // Eur. J. Wildl. Res. 2011. Vol. 57. P. 887–893. doi: 10.1007/s10344-011-0500-7

Casas-Diaz E., Closa-Sebastia F., Marco I., Lavin S., Bach-Raich E., Cuenca R. Hematologic and biochemical reference intervals for Wild Boar (*Sus scrofa*) captured by cage trap // Vet. Clin. Pathol. 2015. Vol. 44, no. 2. P. 215–222. doi: 10.1111/vcp.12250

Dimitrakakis N., Waterhouse A., Lightbown S., Leslie D. C., Jiang A., Bolgen D. E., Lightbown K., Cascio K., Aviles G., Pollack E., Jurek S., Donovan K., Hicks-Berthet J. B., Imaizumi K., Super M., Ingber D. E., Nedder A. Biochemical and hematologic reference intervals for anesthetized, female, juvenile Yorkshire swine // J. Am. Assoc. Lab. Anim. Sci. 2022. Vol. 61, no. 1. P. 21–30. doi: 10.30802/AALAS-JAALAS-21-000014

Economov A. V., Kolesnikov V. V., Mashkin V. I., Lisovsky A. A. Using spatial data on habitat suitability in estimation of wild boar (*Sus scrofa* L.) resources in Russia // Baltic Forestry. 2020. Vol. 26(2). Art. 486. doi: 10.46490/BF486

Elbers A. R. W., Geudeke M. J., van Rossem H., Kroon M. C., Couston C. H. M. Haematology and biochemistry reference values for sows kept under modern management conditions // Vet. Quart. 1994. Vol. 16. P. 127–130. doi: 10.1080/01652176.1994.9694433

Estienne M., Clark-Deener S., Williams K. Growth performance and hematology characteristics in pigs treated with iron at weaning as in uenced by nursery diets supplemented with copper // J. Swine Health Prod. 2020. Vol. 28, no. 4. P. 190–203.

Fernández de Mera I. G., Gortázar C., Vicente J., Höfle U., Fierro Y. Wild boar helminths: risks in animal translocations // Vet. Parasitol. 2003. Vol. 115. P. 335–341. doi: 10.1016/s0304-4017(03)00211-5

Geffre A., Friedrichs K., Harr K., Concordet D., Trumel C., Braun J.-P. Reference values: a review

// Vet. Clin. Pathol. 2009. Vol. 38. P. 288–298. doi: 10.1111/j.1939-165X.2009.00179.x

Harapin I., Bedrica Lj., Hahn V., Sostaric B., Gracner D. Haematological and biochemical values in blood of wild boar (*Sus scrofa ferus*) // Veterinarski arhiv. 2003. Vol. 73. P. 333–343.

Höfle U., Vicente J., Nagore D., Hurtado A., Peña A., de la Fuente J., Gortázar C. The risk of translocating wildlife. Pathogenic infection with *Theileria* sp. and *Elaeophora elaphi* in an imported red deer // Vet. Parasitol. 2004. Vol. 126. P. 387–395. doi: 10.1016/j.vetpar.2004.07.026

Johnstone C. P., Lill A., Reina R. D. Use of erythrocyte indicators of health and condition in vertebrate eco-physiology: a review and appraisal // Biol. Rev. 2017. Vol. 92, no. 1. P. 150–168. doi: 10.1111/brv.12219

Kobeza P. Blood parameters of wild boar *Sus scrofa* on the territory of the steppe zone of Ukraine // Natural Sciences. 2014. Vol. 1. P. 45–53.

López-Olvera J. R., Höfle U., Vicente J., Fernández-de-Mera I. G., Gortázar C. Effects of parasitic helminths and ivermectin treatment on clinical parameters in the European wild boar (*Sus scrofa*) // Parasitol. Res. 2006. Vol. 98. P. 582–587. doi: 10.1007/s00436-005-0099-2

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. doi: 10.1053/rvsc.1998.0248

Mazet J. K., Gardner I. A., Jessup D. A., Lowenstine L. J., Boyce W. M. Evaluation of changes in hematologic and clinical biochemical values after exposure to petroleum products in mink (*Mustela vison*) as a model for assessment of sea otters (*Enhydra lutris*) // Am. J. Vet. Res. 2000. Vol. 61. P. 1197–1203. doi: 10.2460/ajvr.2000.61.1197.

Moyseenko N. A. Components of red blood in young moose // Alces. 2002. Vol. 2. P. 93–97.

OIE Terrestrial Manual Chapter 1.1.1. Collection and shipment of diagnostic specimens. 2008.

Payne J. M., Payne S. The metabolic profile test. Oxford: Oxford University Press, 1987. 179 p.

Perri A. M., O'Sullivan T. L., Harding J. C. S., Wood R. D., Friendship R. M. Hematology and biochemistry reference intervals for Ontario commercial nursing pigs close to the time of weaning // Can. J. Vet. Res. 2017. Vol. 58. P. 371–376.

Shender L. A., Botzier R. G., George T. L. Analysis of serum and whole blood values in relation to helminth and ectoparasites infections of feral pigs in Texas // J. Wildl. Dis. 2002. Vol. 38. P. 385–394. doi: 10.7589/0090-3558-38.2.385.

Stockham S. L., Scott M. A. Fundamentals of veterinary clinical pathology. Ames Iowa: John Wiley & Sons, 2013. 928 p.

Trumble S. J., Castellini M. A., Mau T. L., Castellini J. M. Dietary and seasonal influences on blood chemistry and hematology in captive harbor seals // Mar. Mam. Sci. 2006. Vol. 22. P. 104–123. doi: 10.1111/j.1748-7692.2006.00008.x

Tusek T., Mihelic D., First L., Janicki Z., Opancar D. Komparativni prikaz crvene krvne slike divlje i domace evropske svinje // Veterinarska Stanica. 1994. Vol. 25. P. 81–84.

Vicente J., Segalés J., Höfle U., Balasch M., Planadurán J., Domingo M., Gortázar C. Epidemiological study on porcine circovirus type 2 (PCV2) infection in the European wild boar (*Sus scrofa*) // *Vet. Res.* 2004. Vol. 35. P. 243–253. doi: 10.1051/VETRES:2004008

Vidal D., Naranjo V., Mateo R., Gortazar C., de la Fuente J. Analysis of serum biochemical parameters in relation to Mycobacterium bovis infection of European wild boars (*Sus scrofa*) in Spain // *Eur. J. Wildl. Res.* 2006. Vol. 52. P. 301–304. doi: 10.1007/s10344-006-0062-2

Vitic J., Tosić L., Stevanović J. Comparative studies of the serum lipoproteins and lipids in domestic swine and wild boar // *Acta Veterinaria.* 1994. Vol. 44. P. 49–56.

Wolkers J., Wensing T., Groot Bruinderink G. W. T. A., Schonewille J. Th. Nutritional status of wild boar: II. Body fat reserves in relation to haematological and clinical chemical variables z // *Comp. Biochem. Physiol.* 1993. Vol. 105A. P. 539–542.

Wolkers J., Wensing T., Groot Bruinderink G. W. Sedation of wild boar (*Sus scrofa*) and red deer (*Cervus elaphus*) with medetomidine and the influence on some haematological and serum biochemical variables // *Vet. Quart.* 1994a. Vol. 16. P. 7–9. doi: 10.1080/01652176.1994.9694406

Wolkers J., Wensing T., Groot Bruinderink G. W. T. A., Schonewille J. Th. The effect of undernutrition on haematological and serum biochemical variables in wild boar (*Sus scrofa*) // *Comp. Biochem. Physiol.* 1994b. Vol. 108A. P. 431–437. doi: 10.1016/0300-9629(94)90115-5

Wu D., Li Y., Wang F. How long can we store blood samples: A systematic review and meta-analysis // *EBioMed.* 2017. Vol. 24. P. 277–285. doi: 10.1016/j.ebiom.2017.09.024

Žvorc Z., Mrljak V., Sušić V., Pompe Gotal J. Haematological and biochemical parameters during pregnancy and lactation in sows // *Veterinarski arhiv.* 2006. Vol. 76. P. 245–253.

References

Arenas-Montes A., García-Bocanegra I., Paniagua J., Franco J. J., Miró F., Fernández-Morente M., Carbonero A., Arenas A. Blood sampling by puncture in the cavernous sinus from hunted wild boar. *Eur. J. Wildl. Res.* 2013;59:299–303. doi: 10.1007/s10344-013-0701-3

Baeza C., Gädicke P., Ruiz A. Determination of new hematologic reference intervals for sows with optimal reproductive performance, according to reproductive stage, parity and body condition: A cohort study. *Research Square.* 2021:1–16. doi: 10.21203/rs.3.rs-317100/v1

Barasona J., Lopez-Olvera J., Beltran-Beck B., Gortazar C., Vicente J. Trap-effectiveness and response to tiletamine-zolazepam and medetomidine anaesthesia in Eurasian wild boar captured with cage and corral traps. *BMC Vet. Res.* 2013;9:107. doi: 10.1186/1746-6148-9-107

Bleul U., Sorbiraj A., Bostedt H. Effects of duration and storage temperature on cell counts of bovine blood samples as determined by an automated haematology analyser. *Comp. Clin. Pathol.* 2002;11:211–216. doi: 10.1007/s005800200021

Brenner K. V., Gurtler H. Further investigations on metabolic and hematological reactions of pigs restrained by means of a rope round the upper jaw. *J. Exp. Vet. Med.* 1981;35:401–407.

Brown T. J., Hammers M., Taylor M., Dugdale H. L., Komdeur J., Richardson D. S. Hematocrit, age, and survival in a wild vertebrate population. *Ecol. Evol.* 2021;11:214–226. doi: 10.1002/ece3.7015

Casas-Díaz E., Marco I., Lopez-Olvera J., Menta-berre G., Lavin S. Comparison of xylazine–ketamine and medetomidine–ketamine anaesthesia in the Iberian ibex (*Capra pyrenaica*). *Eur. J. Wildl. Res.* 2011;57:887–893. doi: 10.1007/s10344-011-0500-7

Casas-Díaz E., Closa-Sebastiá F., Marco I., Lavin S., Bach-Raich E., Cuenca R. Hematologic and biochemical reference intervals for Wild Boar (*Sus scrofa*) captured by cage trap. *Vet. Clin. Pathol.* 2015;44(2):215–222. doi: 10.1111/vcp.12250

Dimitrakakis N., Waterhouse A., Lightbown S., Leslie D. C., Jiang A., Bolgen D. E., Lightbown K., Cascio K., Aviles G., Pollack E., Jurek S., Donovan K., Hicks-Berthet J. B., Imaizumi K., Super M., Ingber D. E., Nedder A. Biochemical and hematologic reference intervals for anesthetized, female, juvenile Yorkshire swine. *J. Am. Assoc. Lab. Anim. Sci.* 2022;61(1):21–30. doi: 10.30802/AALAS-JAALAS-21-000014

Economov A. V., Kolesnikov V. V., Mashkin V. I., Lissovsky A. A. Using spatial data on habitat suitability in estimation of wild boar (*Sus scrofa* L.) resources in Russia. *Baltic Forestry.* 2020;26(2):1–9. doi: 10.46490/BF486

Ekonomov A. V., Kolesnikov V. V., Dolinin V. V., Sergeev A. A. Wild boar (*Sus scrofa* L., 1758) resources in the range of the Amur tiger (*Panthera tigris* L., 1758) in the Far East of the Russian Federation. *J. Far East. Agr.* 2022;2(62):98–107. (In Russ.). doi: 10.22450/19996837_2022_2_98

Elbers A. R. W., Geudeke M. J., van Rossem H., Kroon M. C., Counotte C. H. M. Haematology and biochemistry reference values for sows kept under modern management conditions. *Vet. Quart.* 1994;16:127–130. doi: 10.1080/01652176.1994.9694433

Estienne M., Clark-Deener S., Williams K. Growth performance and hematology characteristics in pigs treated with iron at weaning as in uenced by nursery diets supplemented with copper. *J. Swine Health Prod.* 2020;28(4):190–203.

Fernández de Mera I. G., Gortázar C., Vicente J., Höfle U., Fierro Y. Wild boar helminths: risks in animal translocations. *Vet. Parasitol.* 2003;115:335–341. doi: 10.1016/s0304-4017(03)00211-5

Geffre A., Friedrichs K., Harr K., Concordet D., Trumel C., Braun J.-P. Reference values: a review. *Vet. Clin. Pathol.* 2009;38:288–298. doi: 10.1111/j.1939-165X.2009.00179.x

Gimadeeva L. S., Gusev I. V., Ryzhkov V. A., Rykov R. A. Comparative assessment of hematological parameters of pigs of different technological groups. *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta = Izvestia Orenburg State Agrarian University.* 2015;5:148–151. (In Russ.)

Harapin I., Bedrica Lj., Hahn V., Sostarić B., Gracner D. Haematological and biochemical values in blood

of wild boar (*Sus scrofa ferus*). *Veterinarski arhiv*. 2003;73:333–343.

Hochachka P., Somero G. Strategies of biochemical adaptation. Moscow: Mir; 1977. 398 p. (In Russ.)

Höfle U., Vicente J., Nagore D., Hurtado A., Peña A., de la Fuente J., Gortázar C. The risk of translocating wildlife. Pathogenic infection with *Theileria* sp. and *Elaeophora elaphi* in an imported red deer. *Vet. Parasitol.* 2004;126:387–395. doi: 10.1016/j.vetpar.2004.07.026

Irzhak L. I. Respiratory function of blood in the individual development of mammals. Moscow-Leningrad: Nauka; 1964. 183 p. (In Russ.)

Ivanter E. V., Korosov A. V. Elementary biometrics. Petrozavodsk: PetrGU; 2005. 104 p. (In Russ.)

Johnstone C. P., Lill A., Reina R. D. Use of erythrocyte indicators of health and condition in vertebrate ecophysiology: a review and appraisal. *Biol. Rev.* 2017;92(1):150–168. doi: 10.1111/brv.12219

Karpeeva E. A., Il'ina N. A. Change of morphometric indicators of erythrocytes of pigs blood in the conditions of *Balantidium coli* – *Candida* spp. *Fundamental'nye issledovaniya = Fundamental Research*. 2013;10(8):1745–1748. (In Russ.)

Kazakova M. S., Lugovskaya S. A., Dolgov V. V. The reference values of indicators of total blood analysis of adult working population. *Klinicheskaya laboratornaya diagnostika = Russian Clinical Laboratory Diagnostics*. 2012;6:43–49. (In Russ.)

Kobeza P. Blood parameters of wild boar *Sus scrofa* on the territory of the steppe zone of Ukraine. *Natural Sciences*. 2014;1:45–53.

Koshurnikova M. A., Domsii I. A. Sample collection, storage and laboratory analysis of biological material derived from hunter harvested wild animals. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2022;7:75–84. (In Russ.). doi: 10.17076/eb1515

Kukhareno N. S., Kukhareno A. A., Koval'chuk I. V. Anemia as the reason for wild boar livestock reduction in the Amur Region. *Vestnik KrasGAU = Bulletin of KrasGAU*. 2011;10:177–180. (In Russ.)

Kukhareno N. S., Kukhareno A. A., Koval'chuk I. V. Comparative analysis of hematological parameters of wild boars and pigs in the Amur Region. *Aktual'nye voprosy veterinarnoi biologii = Actual Questions of Veterinary Biology*. 2011;3(11):7–10. (In Russ.)

López-Olvera J. R., Höfle U., Vicente J., Fernández-de-Mera I. G., Gortázar C. Effects of parasitic helminths and ivermectin treatment on clinical parameters in the European wild boar (*Sus scrofa*). *Parasitol. Res.* 2006;98:582–587. doi: 10.1007/s00436-005-0099-2

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. doi: 10.1053/rvsc.1998.0248

Marma B. B. Veterinary and physiological observations of moose in a zoo. *Trudy Pechoro-Ilychskogo gosudarstvennogo zapovednika = Proceedings of the Pechora-Ilych State Reserve*. Iss. 12. Syktyvkar: Komi kn. Izd-vo, 1967. P. 74–86. (In Russ.)

Mazet J. K., Gardner I. A., Jessup D. A., Lowentstine L. J., Boyce W. M. Evaluation of changes in

hematologic and clinical biochemical values after exposure to petroleum products in mink (*Mustela vison*) as a model for assessment of sea otters (*Enhydra lutris*). *Am. J. Vet. Res.* 2000;61:1197–1203. doi: 10.2460/ajvr.2000.61.1197

Moyseenko N. A. Components of red blood in young moose. *Alces*. 2002;2:93–97.

OIE Terrestrial Manual Chapter 1.1.1. Collection and shipment of diagnostic specimens. 2008.

Order of the Ministry of Public Health and Social Development of the Russian Federation of May 12, 2010 No. 346n 'On approval of the Procedure for organizing and conducting forensic medical examinations in state forensic institutions of the Russian Federation'. (In Russ.)

Payne J. M., Payne S. The metabolic profile test. Oxford: Oxford University Press; 1987. 179 p.

Perri A. M., O'Sullivan T. L., Harding J. C. S., Wood R. D., Friendship R. M. Hematology and biochemistry reference intervals for Ontario commercial nursing pigs close to the time of weaning. *Can. J. Vet. Res.* 2017;58:371–376.

Semenova I. D., Rudishin O. Yu., Burtseva S. V., Klemin V. P. Hematological indicators of pigs of different age and sex groups of the created type of landrace breed. *Vestnik Altaiskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta = Bulletin of Altai State Agricultural University*. 2013;10(108):90–92. (In Russ.)

Shender L. A., Botzier R. G., George T. L. Analysis of serum and whole blood values in relation to helminth and ectoparasites infections of feral pigs in Texas. *J. Wildl. Dis.* 2002;38:385–394. doi: 10.7589/0090-3558-38.2.385

Stockham S. L., Scott M. A. Fundamentals of veterinary clinical pathology. Ames Iowa: John Wiley & Sons; 2013. 928 p.

Trumble S. J., Castellini M. A., Mau T. L., Castellini J. M. Dietary and seasonal influences on blood chemistry and hematology in captive harbor seals. *Mar. Mam. Sci.* 2006;22:104–123. doi: 10.1111/j.1748-7692.2006.00008.x

Tusek T., Mihelic D., First L., Janicki Z., Opancar D. Comparative analysis of the red blood indices of the wild boar. 1994;25:81–84. (In Slov.)

Vicente J., Segalés J., Höfle U., Balasch M., Plana-Durán J., Domingo M., Gortázar C. Epidemiological study on porcine circovirus type 2 (PCV2) infection in the European wild boar (*Sus scrofa*). *Vet. Res.* 2004;35:243–253. doi: 10.1051/VETRES:2004008

Vidal D., Naranjo V., Mateo R., Gortazar C, de la Fuente J. Analysis of serum biochemical parameters in relation to *Mycobacterium bovis* infection of European wild boars (*Sus scrofa*) in Spain. *Eur. J. Wildl. Res.* 2006;52:301–304. doi: 10.1007/s10344-006-0062-2

Vitic J., Tosic L., Stevanovic J. Comparative studies of the serum lipoproteins and lipids in domestic swine and wild boar. *Acta Veterinaria*. 1994;44:49–56.

Wolkers J., Wensing T., Groot Bruinderink G. W. T. A., Schonewille J. Th. Nutritional status of wild boar: II. Body fat reserves in relation to haematological and clinical chemical variables z. *Comp. Biochem. Physiol.* 1993. Vol. 105A. P. 539–542.

Wolkers J., Wensing T., Groot Bruinderink G. W. Sedation of wild boar (*Sus scrofa*) and red deer (*Cervus elaphus*) with medetomidine and the influence on some haematological and serum biochemical variables. *Vet. Quart.* 1994;16:7–9. doi: 10.1080/01652176.1994.9694406

Wolkers J., Wensing T., Groot Bruinderink G. W. T. A., Schonewille J. Th. The effect of undernutrition on haematological and serum biochemical variables in wild boar (*Sus scrofa*). *Comp. Biochem. Physiol.* 1994;108A: 431–437. doi: 10.1016/0300-9629(94)90115-5

Wu D., Li Y., Wang F. How long can we store blood samples: A systematic review and meta-analysis.

EBioMed. 2017;24:277–285. doi: 10.1016/j.ebiom.2017.09.024

Zinov'eva N. A., Kostyunina O. V., Ekonomov A. V., Shevnina M. S., Domskii I. A., Gladyr' E. A., Brem G. Polymorphism of genes associated with the quantitative trait loci in wild boar (*Sus scrofa* L., 1758) in Russia. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya = Agricultural Biology.* 2013;2:77–82. (In Russ.). doi: 10.15389/agrobiology.2013.2.77rus

Žvorc Z., Mrljak V., Sušić V., Pompe Gotal J. Haematological and biochemical parameters during pregnancy and lactation in sows. *Veterinarski arhiv.* 2006;76:245–253.

Поступила в редакцию / received: 21.11.2024; принята к публикации / accepted: 30.04.2025.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Перевозчикова Мария Александровна

канд. вет. наук, старший научный сотрудник
лаборатории ветеринарии

e-mail: mperevozchikova@mail.ru

Сергеев Алексей Анатольевич

канд. биол. наук, заместитель директора
по научной работе

e-mail: metalbird@mail.ru

Домский Игорь Александрович

член-корр. РАН, д-р вет. наук, профессор, директор,
главный научный сотрудник

e-mail: igordomsky@mail.ru

Экономов Александр Вячеславович

канд. биол. наук, старший научный сотрудник
отдела охотничьего ресурсосведения
и экологии животных

e-mail: aconom86@mail.ru

Долгих Михаил Александрович

охотовед

e-mail: dolgixe@mail.ru

Долгих Александр Владимирович

старший охотовед

CONTRIBUTORS:

Perevozchikova, Maria

Cand. Sci. (Vet.), Senior Researcher

Sergeev, Alexey

Cand. Sci. (Biol.), Deputy Director for Science

Domskiy, Igor

RAS Corr. Fellow, Dr. Sci. (Vet.), Professor, Director,
Chief Researcher

Ekonomov, Alexander

Cand. Sci. (Vet.), Senior Researcher

Dolgikh, Mikhail

Game and Wildlife Management Specialist

Dolgikh, Alexander

Game and Wildlife Management Specialist

УДК 598.288.6 : 591.551 (470.21)

EXTRA-PAIR PATERNITY RATE OF WILLOW WARBLERS ON KOLA PENINSULA

M. V. Matantseva*, **S. A. Simonov**, **A. Yu. Kretova**

*Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
(11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *MariaMatantseva@gmail.com*

The study of extra-pair paternity (EPP) provides valuable insights into the evolutionary and ecological factors that shape reproductive strategies in birds. The Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* (Linnaeus 1758), a predominantly socially monogamous species, has been a focal point for EPP research; however, its geographic and interannual variability in EPP frequencies remains underexplored. In this study, we re-assessed EPP frequencies in Willow Warblers at the Luvenga outpost of the Kandalaksha Nature Reserve (southern Kola Peninsula, northwestern Russia), replicating methodologies from prior surveys conducted in 2015. In 2023, DNA samples from 104 nestlings and 54 adult individuals from 17 broods were analyzed using microsatellite markers for parentage verification. The 2023 findings revealed an unexpectedly low frequency of EPP, with only 2.9 % of chicks being extra-pair young (EPY) and 17.6 % of broods experiencing EPP. This contrasts significantly with 2015 data from the same site, where higher EPP levels were reported in Willow Warblers (37.5 % EPP frequency and 83.3% of nests containing EPY). Our results underscore pronounced interannual intraspecific fluctuation in EPP frequency within a single geographic location. These findings emphasize the importance of long-term, multi-site studies to elucidate the temporal and spatial variability of EPP in avian populations, cautioning against overgeneralization from short-term data and reinforcing the need for continued examination of both genetic and ecological drivers.

Keywords: birds; breeding biology; extra-pair paternity; molecular-genetic techniques; *Phylloscopus trochilus*

For citation: Matantseva M. V., Simonov S. A., Kretova A. Yu. Extra-pair paternity rate of willow warblers on Kola Peninsula. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2025. № 3. С. 126–131. doi: 10.17076/eb1992

Funding. The paper was prepared during the implementation of a project supported by a grant from the Russian Science Foundation (project No. 23-24-00092, <https://rscf.ru/project/23-24-00092/>).

М. В. Матанцева*, С. А. Симонов, А. Ю. Кретова. УРОВЕНЬ ЭКСТРАПАРНОГО ОТЦОВСТВА ПЕНОЧКИ-ВЕСНИЧКИ НА КОЛЬСКОМ ПОЛУОСТРОВЕ

*Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11,
Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910), *MariaMatantseva@gmail.com*

Изучение экстрапарного отцовства (ЭПО) предоставляет важные данные для понимания эволюционных и экологических факторов, влияющих на репродуктивные

стратегии у птиц. Пеночка-весничка *Phylloscopus trochilus* (Linnaeus, 1758), преимущественно социально моногамный вид, является важным объектом исследований ЭПО, однако географическая и межгодовая изменчивость частоты ЭПО у этого вида остается недостаточно изученной. В настоящем исследовании проведена повторная оценка частоты ЭПО у пеночек-весничек в окрестностях кордона «Лувеньга» Кандалакшского заповедника (юг Кольского полуострова, северо-запад России) с применением методик, аналогичных использованным в исследованиях 2015 года. В 2023 г. для проверки отцовства были проанализированы образцы ДНК 104 птенцов и 54 взрослых особей из 17 семей с использованием микросателлитных маркеров. Результаты 2023 года показали неожиданно низкую частоту ЭПО: экстрапарное потомство составило лишь 2,9 % от общего числа птенцов и было отмечено только в 17,6 % выводков. Эти данные существенно отличаются от результатов 2015 года для того же района, где был зафиксирован более высокий уровень ЭПО пеночки-веснички (37,5 % ЭПО и 83,3 % гнезд, содержащих экстрапарное потомство). Наши результаты подчеркивают выраженную межгодовую внутривидовую изменчивость частоты ЭПО в пределах одной географической зоны. Это свидетельствует об актуальности проведения долгосрочных исследований в разных регионах для выявления временной и пространственной изменчивости ЭПО в популяциях птиц, предостерегая от обобщений на основе краткосрочных данных и подтверждая необходимость дальнейшего изучения как генетических, так и экологических факторов, влияющих на ЭПО.

Ключевые слова: птицы; гнездовая биология; экстрапарное отцовство; молекулярно-генетические методы; *Phylloscopus trochilus*

Для цитирования: Матанцева М. В., Симонов С. А., Кретова А. Ю. Уровень экстрапарного отцовства пеночки-веснички на Кольском полуострове // Труды Карельского научного центра РАН. 2025. № 3. Р. 126–131. doi: 10.17076/eb1992

Финансирование. Сообщение подготовлено в ходе реализации работ по проекту, поддержанному грантом Российского научного фонда (№ 23-24-00092, <https://rscf.ru/project/23-24-00092/>).

Introduction

The study of extra-pair paternity (EPP) is critical for understanding the evolutionary and ecological factors that shape reproductive strategies in living organisms [Bennett, Owens, 2002; Brouwer, Griffith, 2019]. Research on EPP in birds has made substantial contributions to broader evolutionary theories, such as sperm competition, sexual selection, and the maintenance of genetic diversity within populations [Petrie, Kempenaers, 1998; Neodorf, 2004]. Investigating this phenomenon reveals complex behavioral, genetic, and ecological interactions that influence reproductive success and adaptation, underscoring its significance in evolutionary biology [Arnold, Owens, 2002; Westneat, Stewart, 2003].

Despite substantial interest in this topic, interspecific variation in EPP remains understudied, highlighting the importance of assessing EPP levels across different populations within the same species [Brouwer, Griffith, 2019]. Among birds, the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* (Linnaeus 1758) stands out as one of the first predominantly socially monogamous species in which EPP was documented [Bjørnstad, Lifjeld, 1997;

Fridolfsson et al., 1997]. However, data on EPP in Willow Warblers from various geographic regions remain sparse, with relatively few investigations conducted [Bjørnstad and Lifjeld, 1997; Fridolfsson et al., 1997; Prøven, 2005; Gil et al., 2007; Lapshin et al., 2017].

In European Russia, EPP frequency estimates have been derived from surveys carried out between 2006–2008 and 2015–2017 in the Murmansk and Pskov Regions, Karelia, and Mordovia [Lapshin et al., 2017]. These studies reported notably high EPP frequencies in the northernmost surveyed area – the Luvenga outpost within the Kandalaksha Nature Reserve on the southern Kola Peninsula (Murmansk Region) – while lower rates were observed in more southerly regions [Lapshin et al., 2017]. This geographic variation prompted the hypothesis that EPP frequency may increase toward the northern edge of the species' breeding range [Lapshin et al., 2018]. The current study aims to re-evaluate EPP frequencies in Willow Warblers at the Luvenga site using methodologies consistent with prior research [Lapshin et al., 2017], with the objective of generating supplementary data on EPP variation and facilitating interannual comparisons within the same study region.

Material and methods

The Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* (Linnaeus, 1758) is a small passerine bird, which is considered predominantly monogamous with rare cases of polygyny and extra-pair paternity [reviewed by Lapshin et al., 2017]. The species name is given here according to the Bird Checklists of the World [Avibase..., 2019].

We carried out surveys of EPP in Willow Warblers in May – July 2023 at the Luvenga outpost of the Kandalaksha Nature Reserve (67°10'N, 32°69'E) situated on the shore of the Gulf of Kandalaksha, White Sea (southern Kola Peninsula, Northwest Russia) (Fig.). We found 19 nests in the study area. All the nests were regularly checked. We captured parent females with an nest box trap while they were feeding 7–8-day-old nestlings and putative parent males with mist nets using playback of conspecific songs. With the same method, we also trapped all other males appearing at the study plot. We took blood samples (~3µl) from all the captured adults by clipping off 2 mm tips of their claws. This technique was chosen as a safer method instead of puncturing the brachial vein – *Phylloscopus* Warbler claws fully regrow within several weeks, and such operations are not known to have ever caused negative consequences [Lapshin et al., 2017; our data]. Nestlings from 17 nests (which were not preyed) were sampled at 7–8 days of age. We collected 1–2 growing greater coverts

as samples from nestlings. The samples were stored in centrifuge tubes with 0.5 ml of 75 % Ethanol in a refrigerator at 4 °C for 1–2 weeks. After field work, the samples were stored in the laboratory at – 20 °C. A total of 158 individuals were used in parentage analyses: 104 chicks and 54 adults (17 females and 37 males).

DNA was isolated using Proteinase K digestion and extracted using DNA-Extran-2 reagent kit (NPK Syntol). Three Willow Warbler microsatellites (Table) were used for paternity exclusion and assignment: Phtr1, Phtr2, and Phtr3 [Fridolfsson et al., 1997]. PCR amplifications were performed on a Maxygene thermal cycler (Axygene, USA). Screen Mix-HS reaction mixture (Eurogen, Russia) of 25µl volume contained 5 µl of PCR mix, 1 pmol of forward and reverse primers (Table), and ~50 ng of DNA. The primer annealing temperature was +55 °C.

The PCR products were separated in 8 % polyacrylamide gel with Tris-acetate buffer. Putative parents were run with their nestlings on the same gel. Phtr3 is sex-linked in the Z chromosome, so females have only one allele. However, we could distinguish between male homozygotes and females by sexing the chicks using a sex-linked gene CHD [Griffiths et al., 1998]. The amount of extra-pair paternity was estimated in PROBMAX program [Danzmann, 1997]. We also tried to reveal the paternity of other than the social male by searching the genotype database for males that could be



Kola Peninsula: asterisk – study area

consistent with the paternally inherited genotypes of the given extra-pair nestling.

Results and discussion

We sampled parents and nestlings of 17 broods to identify extra-pair young (EPY). Of these broods, 17.6 % contained EPY (3 out of 17, in all cases one EPY in the nest), and only 2.9 % of all chicks were EPY (3 out of 104). No instances of intra-specific brood parasitism, where offspring were unrelated to both parents, were observed. Additionally, we found no evidence of kinship between EPY and other tested males.

In contrast, surveys conducted in the same area using identical methods in 2015 showed a notably higher EPP level among Willow Warblers, with a 37.5 % EPP frequency and 83.3 % of nests containing EPY [Lapshin et al., 2017]. Comparatively lower proportions of families with EPY were documented in Karelia and the Pskov Region (North-west Russia) – 67–68 %, and in Mordovia (central European Russia) – 75 %. The EPP frequencies were reported as 15.3 % in Karelia, 11.8 % in the Pskov Region, and 18.4 % in Mordovia [Lapshin et al., 2017]. Furthermore, one instance of intra-specific brood parasitism was detected in both Karelia and Mordovia [Matantseva et al., 2021]. Similar to our 2023 results, no fathers of the EPY were identified among the males tested [Lapshin et al., 2017; Matantseva et al., 2021].

In Europe, the first attempt to detect EPP in a Swedish Willow Warbler population found no EPY at all [Gyllensten et al., 1990]. The absence of EPY could have resulted from either a genuinely low EPP level or from the limited sensitivity of earlier methodologies. Since the advent of species-specific genetic markers [Fridolfsson et al., 1997], also employed in this study, EPP detection rates in European populations have generally been higher. Recorded EPP frequencies range from 24 % to 28 % in Sweden and 33 % to 40 % in Norway,

with 47–58 % of nests containing EPY [Bjørnstad, Lifjeld, 1997; Fridolfsson et al., 1997; Prøven, 2005; Gil et al., 2007].

Variability in EPP levels within species across different regions and years has also been documented in other bird populations, although the underlying causes remain insufficiently understood [Brouwer and Griffith, 2019]. The factors contributing to the low EPP levels observed in the studied population in 2023 are not yet clear. EPP rates are primarily associated with population density [Westneat, Sherman, 1997], breeding synchrony [Stutchbury, Morton, 1995; Brouwer, Griffith, 2019], and sex ratio within the population [Lapshin et al., 2017]. However, data on these relationships can be contradictory [Griffith et al., 2002; Brouwer, Griffith, 2019]. In our study, these parameters were comparable between 2015 and 2023, yet the EPP estimates differed significantly. This discrepancy indicates that additional factors, such as environmental changes, individual variation in mate choice, mate-guarding behaviors, parental investment strategies, or changes in genetic compatibility, may also play a role in influencing EPP rates [e.g., Hamilton, 1990; Tregenza, Wedell, 2000; Arnold, Owens, 2002; Arct et al., 2015]. While our 2023 data are limited in assessing the specific factors that drive EPP variation, they offer additional evidence of the significant variability in EPP within this species.

Conclusions

In 2023, we reassessed the frequency of extra-pair paternity (EPP) in Willow Warblers (*Phylloscopus trochilus*) at the Luvenga outpost on the southern Kola Peninsula and compared these results to data collected in 2015 at the same site. Our analysis revealed an unexpectedly low EPP frequency in 2023, markedly lower than the levels observed in 2015 for this population and below those reported from other regions of Euro-

Primer sequences (F – forward, R – reverse) and other characteristics of the microsatellite loci used in the study [Fridolfsson et al., 1997]

Locus	Primer sequences 5'...3'	Repeat motif	Access number in NCBI*
Phtr1	F: CTGGGAGAAGACTCTAAGCCTT R: CTACTTTTAAATGTGAGATCCAAACT	(CA)9	AM056069.1
Phtr2	F: CGCAGGCTCAGAAATACTTGA R: GCCCACAGCTCAATAGTCTT	(CA)12	EF621527.1
Phtr3	F: ATTTGCATCCAGTCTTCAGTAATT R: CTCAAAGA AGTGCATAG AGATTTTCAT	(CA)23	AM056070.1

Note. * NCBI – National Center for Biotechnology Information.

pean Russia and Northern Europe. These findings highlight that EPP rates within a species can demonstrate substantial interannual variability within the same region, as well as across different geographic locations. Consequently, researchers should interpret EPP data with caution when based on short-term studies. This study underscores the critical need for longitudinal research across multiple sites to gain a comprehensive understanding of the temporal and spatial dynamics of EPP in avian populations.

We are grateful to the Kandalaksha Nature Reserve administration and staff, first of all Elena V. Shutova, for the opportunity to do research in the Luvenga outpost area. The data were analyzed at the Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (KarRC RAS) using equipment of the KarRC RAS Core Facility. Finally, we thank Olga Kislova for translating our manuscript into English and two reviewers for their valuable recommendations.

References

- Arct A., Drobnik S. M., Cichoń M. Genetic similarity between mates predicts extra-pair paternity – A meta-analysis of bird studies. *Behav. Ecol.* 2015;26(4): 959–968. doi: 10.1093/beheco/arv004
- Arnold K. E., Owens I. P. F. Extra-pair paternity and egg dumping in birds: life history, parental care, and the risk of retaliation. *Proc. Biol. Sci.* 2002;269(1497): 1263–1269. doi: 10.1098/rspb.2002.2013
- Avibase. Bird checklists of the world. Europe. 2019. URL: <https://avibase.bsc-eoc.org/checklist.jsp?region=EUR> (accessed: 17.10.2024).
- Bennett P. M., Owens I. P. F. Evolutionary ecology of birds: life history, mating systems and extinction. Oxford: Oxford University Press; 2002. 296 p.
- Bjørnstad G., Lifjeld J. High frequency of extra-pair paternity in a dense and synchronous population of willow warblers *Phylloscopus trochilus*. *Journal of Avian Biology.* 1997;28:319–324. doi:10.2307/3676945
- Brouwer L., Griffith S. C. Extra-pair paternity in birds. *Mol. Ecol.* 2019;28:4864–4882. doi: 10.1111/mec.15259
- Danzmann R. G. PROBMAX: A computer program for assigning unknown parentage in pedigree analysis from known genotypic pools of parents and progeny. *J. Hered.* 1997;88(4):333. doi: 10.1093/oxfordjournals.jhered.a023112
- Fridolfsson A.-K., Gyllensten U. B., Jakobsson S. Microsatellite markers for paternity testing in the willow warbler *Phylloscopus trochilus*: high frequency of extra-pair young in an island population. *Hereditas.* 1997;126: 127–132. doi: 10.1111/j.1601-5223.1997.00127.x
- Gil D., Slater P. J. B., Graves J. A. Extra-pair paternity and song characteristics in the willow warbler *Phylloscopus trochilus*. *Journal of Avian Biology.* 2007;38(5):291–297. doi: 10.1111/j.2007.0908-8857.03868.x
- Griffiths R., Double M. C., Orr K., Dawson R. J. ADNA test to sex most birds. *Mol. Ecol.* 1998;7(8):1071–1075. doi: 10.1046/j.1365-294x.1998.00389.x
- Griffith S. C., Owens I. P. F., Thuman K. A. Extra-pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Mol. Ecol.* 2002;11(11):2195–2212. doi: 10.1046/j.1365-294X.2002.01613.x
- Gyllensten U. B., Jakobsson S., Temrin H. No evidence for illegitimate young in monogamous and polygynous warblers. *Nature.* 1990;343:168–170. doi: 10.1038/343168a0
- Hamilton W. D. Mate choice near and far. *Am. Zool.* 1990;30:341–352.
- Lapshin N. V., Matantseva M. V., Simonov S. A., Topchieva L. V., Rendakov N. L. Facultative polygamy and extra-pair paternity of willow warblers in different parts of the species range. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta = Proceedings of Petrozavodsk State University.* 2017;8:59–64. (In Russ.). doi: 10.24412/Fem6eH0sfmg
- Lapshin N. V., Matantseva M. V., Simonov S. A., Topchieva L. V., Rendakov N. L. Frequency of extra-pair paternity and polygyny level of the willow warbler *Phylloscopus trochilus* in the European part of Russia. *Russkii ornitologicheskii zhurnal = The Russian Journal of Ornithology.* 2018;27(1609):2280–2282. (In Russ.)
- Matantseva M. V., Simonov S. A., Lapshin N. V. Cases of conspecific brood parasitism in the willow warbler (*Phylloscopus trochilus*, Passeriformes). *Biol. Bull.* 2021;48(7):1075–1078. doi: 10.1134/S106235902107020
- Neodorf D. L. H. Extra-pair paternity in birds: understanding variation among species. *The Auk.* 2004;121(2):302–307. doi: 10.1093/auk/121.2.302
- Petrie M., Kempenaers B. Extra-pair paternity in birds: explaining variation between species and populations. *Trends Ecol. Evol.* 1998;13(2):52–58. doi: 10.1016/s0169-5347(97)01232-9
- Prøven M. P. Factors influencing the amount of extra-pair young in a willow warbler population *Phylloscopus trochilus*. 2005. URL: <http://urn.nb.no/URN:NBN:no-11931> (accessed: 05.09.2024).
- Stutchbury B. J. M., Morton E. S. The effect of breeding synchrony on extra-pair mating systems in songbirds. *Behaviour.* 1995;132(1):675–690.
- Tregenza T., Wedell N. Genetic compatibility, mate choice and patterns of parentage: an invited review. *Mol. Ecol.* 2000; 9:1013–1027. doi: 10.1046/j.1365-294x.2000.00964.x
- Westneat D. F., Sherman P. W. Density and extra-pair fertilizations in birds: a comparative analysis. *Behav. Ecol. and Sociobiol.* 1997;41:205–215.
- Westneat D. F., Stewart I. R. K. Extra-pair paternity in birds: causes, correlates, and conflict. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2003;34(1):365–396. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132439

Поступила в редакцию / received: 07. 11.2024; принята к публикации / accepted: 11. 11.2024.
 Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:**Матанцева Мария Валерьевна**

канд. биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: MariaMatantseva@gmail.com

Симонов Сергей Александрович

канд. биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: SSaves@gmail.com

Кретова Анна Юрьевна

стажер-исследователь

e-mail: anna.kretova.1995@mail.ru

CONTRIBUTORS:**Matantseva, Maria**

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Simonov, Sergey

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Kretova, Anna

Intern Researcher

УДК 571.27 : 616.3

БАЛАНС TREG- И TH17-КЛЕТОК В ПЕРИФЕРИЧЕСКОЙ КРОВИ БОЛЬНЫХ ЯЗВЕННЫМ КОЛИТОМ

Д. А. Аторин^{1*}, Г. А. Жулай¹, Л. В. Топчиева¹, И. В. Курбатова¹,
О. П. Дуданова²

¹ Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»
(ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910),
*atorin98@mail.ru

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

Т-хелперы 17 (Th17) и Т-регуляторные лимфоциты (Treg) играют важную роль в поддержании иммунного гомеостаза. Нарушение баланса этих клеток может привести к воспалительным заболеваниям кишечника, в том числе и к язвенному колиту (ЯК). Целью исследования являлась оценка баланса Th17/Treg-клеток в периферической крови у больных ЯК по их содержанию и по уровню транскриптов генов *FOXP3* и *RORC*. В исследование были включены условно здоровые люди и пациенты с диагнозом язвенный колит. Всего обследовано 40 человек, из которых 18 больных ЯК. Тотальную РНК выделяли из лейкоцитов периферической крови. Уровень транскриптов генов изучали методом полимеразной цепной реакции в режиме реального времени. Относительное содержание Treg-клеток по фенотипу CD4⁺CD25⁺CD127^{lo/-} и Th17-клеток по фенотипу CD4⁺CD161⁺ оценивали методом проточной цитометрии. Исследования показали, что в периферической крови больных ЯК содержание транскриптов генов *FOXP3* и *RORC* было выше, чем у доноров из контрольной группы ($p = 0,0093$ и $0,0008$ соответственно). Соотношение транскриптов генов *FOXP3* и *RORC* в лейкоцитах периферической крови здоровых людей было 2,57, у больных ЯК – 1,91. Значимых различий в количестве Treg-клеток и Th17-клеток не обнаружено. Таким образом, повышенный уровень транскриптов генов *FOXP3* и *RORC* в лейкоцитах периферической крови больных ЯК свидетельствует, на наш взгляд, об активации Т-клеточного звена адаптивного иммунитета. Различия в транскрипционной активности генов, характеризующих Treg- и Th17-клетки, и их отсутствие в количестве CD4⁺CD25⁺CD127^{lo/-} и CD4⁺CD161⁺ клеток у индивидов из групп исследования связаны, вероятно, с разнообразием субпопуляций эффекторных и регуляторных Т-лимфоцитов, экспрессирующих указанные транскрипционные факторы.

Ключевые слова: Treg-клетки; Th17; *FOXP3*; *RORC*; иммунный баланс; язвенный колит

Для цитирования: Аторин Д. А., Жулай Г. А., Топчиева Л. В., Курбатова И. В., Дуданова О. П. Баланс Treg- и Th17-клеток в периферической крови больных язвенным колитом // Труды Карельского научного центра РАН. 2025. № 3. С. 132–141. doi: 10.17076/eb1977

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (FMEN- 2022-0009).

**D. A. Atorin^{1*}, G. A. Zhulai¹, L. V. Topchieva¹, I. V. Kurbatova¹,
O. P. Dudanova². BALANCE OF TREG AND TH17 CELLS IN PERIPHERAL
BLOOD OF PATIENTS WITH ULCERATIVE COLITIS**

¹ Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
(11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *atorin98@mail.ru

² Petrozavodsk State University (33 Lenin Ave., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia)

T-helper 17 cells (Th17) and T-regulatory lymphocytes (Tregs) play an important role in maintaining immune homeostasis. Disruption of the balance between these cells can lead to inflammatory bowel diseases, including ulcerative colitis (UC). To assess the Th17/Treg balance in the peripheral blood of patients with UC based on the content of the cells and on *FOXP3* and *RORC* gene transcription levels. The study included nominally healthy individuals and patients diagnosed with UC. A total of 40 persons were examined, of which 18 had UC. Whole RNA was isolated from peripheral blood leukocytes. The level of gene transcripts was studied using real-time polymerase chain reaction. The relative content of Treg cells of the CD4⁺CD25⁺CD127^{lo/-} phenotype and Th17 cells of the CD4⁺CD161⁺ phenotype was measured by flow cytometry. It was shown that the content of *FOXP3* and *RORC* gene transcripts in the peripheral blood of UC patients was higher than in people from the control group ($p = 0.0093$, $p = 0.0008$, respectively). The ratio of *FOXP3* and *RORC* gene transcripts in peripheral blood leukocytes was 2.57 in healthy individuals and 1.91 in UC patients. No significant differences were found in the numbers of Tregs and Th17 cells. We suppose the over transcription of the *FOXP3* and *RORC* genes in peripheral blood leukocytes of UC patients indicates an activation of the T-cell component of adaptive immunity. The differences in the transcriptional activity of the genes that characterize Treg and Th17 cells and the lack of differences in the amount of CD4⁺CD25⁺CD127^{lo/-} and CD4⁺CD161⁺ cells in individuals from the study groups are probably associated with the diversity of the effector- and regulatory T-cell subpopulations expressing these transcription factors.

Keywords: Treg; Th17; *FOXP3*; *RORC*; immune balance; ulcerative colitis

For citation: Atorin D. A., Zhulai G. A., Topchieva L. V., Kurbatova I. V., Dudanova O. P. Balance of Treg and Th17 cells in peripheral blood of patients with ulcerative colitis. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2025. No. 3. P. 132–141. doi: 10.17076/eb1977

Funding. The research was supported from the federal budget for the implementation of state assignment to the Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences (FMEN-2022-0009).

Введение

Поддержание иммунного гомеостаза (то есть баланса между иммунологической толерантностью и воспалительными иммунными реакциями) важно для предотвращения чрезмерных воспалительных реакций на патогены и обеспечения толерантности к микробиоте. Неконтролируемое воспаление может привести к дальнейшему повреждению тканей, хронизации процессов воспаления и развитию иммуновоспалительных и аутоиммунных заболеваний с последующей потерей функций органов [Chovatiya et al., 2014], в частности воспалительных заболеваний кишечника (ВЗК). CD4⁺ Т-лимфоциты играют ключевую роль в адаптивном иммунном ответе, способствуя иммунной защите, иммунному надзору и иммунному гомеостазу [Horwitz et al., 2019]. CD4⁺ наивные

Т-клетки при активации дифференцируются в различные субпопуляции Т-хелперных клеток с определенным профилем цитокинов и эффекторными функциями. Th17 характеризуются продукцией провоспалительных цитокинов IL-17A, IL-17F и IL-22, а также экспрессией транскрипционного фактора RAR-related orphan receptor gamma (ROR γ), кодируемого геном *RORC* [Zhou et al., 2020]. В норме Th17 играют ключевую роль в защите слизистой оболочки кишечника, поддерживая баланс иммунного микроокружения [Omenetti, Pizarro, 2015].

CD4⁺ наивные Т-клетки при активации также могут дифференцироваться в регуляторные Т-клетки (Treg). По сравнению с клетками Th17 Т-регуляторные лимфоциты выполняют противовоспалительное действие. Эти клетки подавляют активацию иммунной системы и играют роль в защите от аутоиммунных реакций.

Treg-клетки секретируют противовоспалительные цитокины (IL-10 и TGF- β) и экспрессируют коингибирующие молекулы, например CTLA4 и LAG3. Treg также модулируют активность антигенпрезентирующих клеток [Grover et al., 2021]. Известно, что ключевым транскрипционным фактором для Treg-клеток является forkhead-box P3 (FOXP3), кодируемый геном *FOXP3*. FOXP3 играет важную роль в развитии и функционировании Treg-клеток [Tao et al., 2017].

Клетки Th17 и Treg связаны между собой общим сигнальным путем, опосредованным TGF- β . В присутствии TGF- β и IL-6 или TGF- β и IL-21 наивные CD4⁺ T-клетки дифференцируются в клетки Th17. В отсутствие провоспалительных цитокинов (IL-6 или IL-21) TGF- β способствует их дифференцировке в Treg-клетки [Bettelli et al., 2006]. В работе [Chu et al., 2016] отмечено, что дисбактериоз микробиоты кишечника является основной причиной иммунных нарушений и воспалительных заболеваний кишечника. На дифференцировку наивных T-клеток в Th17 или Treg-клетки могут влиять кишечная микробиота и ее метаболиты [Britton et al., 2019], а также сила сигнала T-клеточного рецептора (TCR) [Kim et al., 2017]. TCR распознает антигены, передает сигналы и определяет дифференцировку T-клеток [Smith-Garvin et al., 2009].

Известно, что при иммуновоспалительных заболеваниях наблюдается дисбаланс эффекторных клеток Th17 и супрессорных Treg в сторону снижения количества последних [Kulkarni et al., 2018]. Нарушение баланса этих клеток может приводить к воспалительным заболеваниям кишечника, в том числе к язвенному колиту (ЯК).

Язвенный колит – хроническое аутоиммунное заболевание толстой кишки неизвестной этиологии и патогенеза, характеризующееся воспалением ее слизистой оболочки. По тяжести течения, частоте осложнений и операций ЯК, который относится к ВЗК, занимает одно из ведущих мест в структуре заболеваний желудочно-кишечного тракта. Основной контингент заболевших – работоспособная возрастная группа от 20 до 40 лет, на ее долю приходится 80 % всех больных ЯК. Это заболевание ухудшает качество жизни и может быть причиной развития онкологии, поэтому так высока социальная значимость изучения этиологии и патогенеза ЯК [Padoan et al., 2023].

В организме больных ЯК по сравнению со здоровыми людьми клетки Th17 усиленно инфильтрируют слизистую оболочку кишечника, а количество провоспалительного цитокина IL-17 увеличивается [Veldhoen et al., 2006]. Однако сведения о количестве Treg-клеток в организме больных ЯК противоречивы.

В работах [Acharya et al., 2018; Yu et al., 2019] на мышинной модели ЯК, вызванного декстраном сульфата натрия (DSS), показано, что количество Treg-клеток уменьшилось, при этом введение Treg-ассоциированных цитокинов, IL-10 и TGF- β , способствовало снижению воспалительного процесса в кишечнике. Некоторые исследователи [Yu et al., 2007; Ma et al., 2016], напротив, отмечают увеличение Treg-клеток у мышей с ЯК, индуцированным DSS. В работе [Sznurkowska et al., 2020] также отмечается увеличение Treg-клеток у молодых пациентов, больных ЯК.

В последние десятилетия обсуждается возможность регулирования дифференцировки клеток Th17 и Treg для лечения или профилактики язвенного колита. Тем не менее роль дисбаланса Th17/Treg в этиологии и патогенезе ЯК все еще остается спорной [Di Sabatino et al., 2015].

В связи с этим цель исследования – оценить баланс Th17/Treg-клеток в периферической крови у больных ЯК по их содержанию и по уровню транскриптов генов *FOXP3* и *RORC*.

Материалы и методы

Исследование проведено на базе ЧУЗ «КБ «РЖД-Медицина» г. Петрозаводск» в 2022–2023 гг. В исследование включены условно здоровые люди и пациенты с диагнозом ЯК (табл. 1). Всего исследовано 40 человек, из которых 18 были больны ЯК. Средний возраст больных ЯК составлял 38 (33–44) лет. Диагноз ЯК устанавливали общепринятыми методами диагностики с учетом комплекса клинических данных и результатов лабораторных, эндоскопических и гистологических исследований. Активность иммуновоспалительного процесса в слизистой толстой кишки оценивалась по данным клинической картины по традиционной шкале Truelove and Witts с учетом частоты стула, примеси крови, температуры и частоты пульса, уровня гемоглобина и скорости оседания эритроцитов [Клинические..., 2020]. Учитывались эндоскопические признаки согласно индексу Шредера – наличие эритемы, контактной кровоточивости, эрозий, язв, спонтанной кровоточивости. При гистологическом исследовании оценивалась степень воспалительной инфильтрации собственной пластинки, наличие нейтрофилов, эозинофилов, крипт-абсцессов, повреждение крипт, уменьшение числа бокаловидных клеток, наличие эрозий и язв. Больные ЯК получали только базисную терапию 5¹-аминосалициловой кислотой (5¹-АСК) – салофальк, сульфасалазин, в дозировке 3–4 г препарата в сутки в зависимости от степени активности ЯК, возраста и клинических показателей.

В контрольную группу были включены 22 условно здоровых человека (группа контроля), средний возраст которых составил 39 (35–47) лет. Возраст индивидов из групп исследования значимо не различался ($p < 0,05$). Критерии исключения из исследования для группы здоровых людей: наличие хронических иммуновоспалительных заболеваний, в том числе сахарного диабета второго типа, злоупотребление алкоголем, курение табака, перенесенные в последние два месяца инфекционные заболевания.

Использовали периферическую кровь, взятую натощак. Тотальную РНК (тотРНК) из лейкоцитов периферической крови выделяли с помощью набора Extract RNA («Евроген», Россия). Фракцию лейкоцитов периферической крови (ЛПК) получали после лизиса клеток крови раствором, содержащим хлорид аммония. ТотРНК обрабатывали ДНКазой (1 е.а.), кДНК синтезировали, используя набор для обратной транскрипции с обратной транскриптазой Magnus («Евроген», Россия). Качество тотРНК оценивали после электрофореза в 1% агарозном геле. Количество тотРНК определяли на спектрофотометре SmartSpec Plus (Bio-Rad, США).

Уровень транскриптов генов изучали методом ПЦР в режиме реального времени на приборе

LightCycler (Roshe, Германия), используя набор PCRmix-HS SYBR («Евроген», Россия). Каждую ПЦР повторяли не менее двух раз. Смесь для ПЦР объемом 20 мкл содержала 1 нгк ДНК, по 50 пкМ прямого и обратного праймеров, 4 мкл реакционной смеси и 13,4 мкл деионизованной воды, свободной от нуклеаз. Протокол ПЦР: денатурация кДНК 5 мин при 95 °С; 45 циклов: денатурация при 95 °С 30 с; отжиг при 58 °С 20 с (для генов *FOXP3* и *RORC*). Ген *18S rRNA* использовали в качестве референсного. Последовательность праймеров дана в таблице 2. Специфичность продуктов амплификации проверяли плавлением ПЦР-фрагментов. Эффективность ПЦР оценивали по стандартной кривой. Относительный уровень транскриптов определяли по ΔCt ($\Delta Ct = 2^{(Ct \text{ референсного гена} - Ct \text{ гена интереса})}$, где Ct – значение порогового цикла) [Livak et al., 2001]. Данные представлены в относительных единицах.

Образцы цельной крови обследуемых лиц также были окрашены антителами для точной цитометрии, затем инкубированы 20 минут при комнатной температуре в темноте, в соответствии с протоколом производителя. Эритроциты лизировали реагентом BD FACS Lysing Solution (BD Biosciences, США).

Таблица 1. Характеристика групп исследования
Table 1. Description of the studied groups of people

Характеристика Description	Контроль Control	ЯК UC
Число обследованных Number of the examined people	22	18
Мужчины Men	10 (45,5 %)	10 (55,5 %)
Женщины Women	12 (54,5 %)	8 (44,5 %)
Возраст, Me ($Q_{0,25} - Q_{0,75}$), лет Age, Me ($Q_{0,25} - Q_{0,75}$), years	39 (35–47)	38 (33–44)
Терапия производными 5'-аминосалициловой кислоты (салофальк, сульфасалазин) Therapy with 5'-aminosalicylic acid derivatives (Salofalk, Sulfasalazine)	-	18 (100 %)
Активность ЯК UC activity		
Высокая High	-	2 (17 %)
Умеренная Moderate	-	4 (22 %)
Слабая Weak	-	12 (61 %)
Форма ЯК UC forms		
Левосторонний Left-side	-	14 (78 %)
Панколит Pancolitis	-	4 (22 %)

Примечание. Данные представлены как доля от общего количества обследованных в группе (%).

Note. Data are presented as the share in the group total (%).

Таблица 2. Последовательности праймеров для определения уровня транскриптов генов

Table 2. Primer sequences for determining gene transcript levels

Ген Gene	Последовательность праймеров 5' - 3' Primers equence 5' - 3'		Размер ПЦР продукта, пар оснований PCR product size, base pairs	Источник Source
	Прямой Foward	Обратный Reverse		
<i>18SrRNA</i>	AGAAACGGCTACCCATCCA	CACCAGACTTGCCCTCCA	119	Собственный дизайн Authors' design
<i>FOXP3</i>	GCCACAACCTGAGTCTGC	GTTCGTCCATCCTCCTTTCC	172	Huang et al., 2013
<i>RORC</i>	CCAAGGCAGGGCTCAATG	GAAGTCCACATCGGTACAGG	123	Huang et al., 2013

В работе использованы следующие моноклональные антитела: CD4-FITC, CD25-PC5, CD127-PC7, CD161-PerCP, а также соответствующие изотипические контроли (eBioscience, США). Результаты получены на цитометре Cytomics FC500 (Beckman Coulter, США). В каждом образце анализировали не менее 30 000 событий в лимфоцитарном гейте, основанном на прямом и боковом светорассеянии. Данные представлены как доля (в %) от популяции CD4⁺ Т-клеток.

Статистическая обработка данных выполнена в пакете программ GraphPad Prism (version 7.0). Нормальность распределения данных проверяли критерием Шапиро – Уилка. Поскольку выборка не соответствовала нормальному распределению, для оценки значимости различий между группами применяли непараметрический критерий Манна – Уитни. Значимыми считались различия при $p < 0,05$. Также проведен однофакторный ANOVA. Данные представлены в виде медианы (Me) и квартилей ($Q_{0,25} - Q_{0,75}$).

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

Результаты и обсуждение

Проанализирован уровень мРНК генов *FOXP3* и *RORC* в ЛПК больных ЯК в сравнении

с условно здоровыми людьми (табл. 3). В ЛПК больных ЯК уровень транскриптов гена *FOXP3* был выше, чем у контрольной группы ($p = 0,0093$), уровень транскриптов гена *RORC* также был значимо выше, чем у контрольной группы ($p = 0,0008$). Соотношение уровня транскриптов генов *FOXP3* и *RORC* в группе здоровых людей было 2,57, в группе больных ЯК – 1,91.

Известно, что уровень мРНК гена *FOXP3* увеличивается в CD4⁺ Т-клетках после их активации. Вероятно, повышение уровня мРНК *FOXP3* у обследованных нами больных ЯК связано с активацией эффекторных Т-клеток, что характерно для данной аутоиммунной патологии. Тем не менее в ЛПК больных ЯК соотношение уровня транскриптов *FOXP3/RORC* было в 1,3 раза ниже, чем у индивидов из контрольной группы. Это, вероятно, может свидетельствовать о преобладании пула провоспалительных эффекторных Т-хелперов 17 в периферической крови больных ЯК.

В связи с этим у больных ЯК и здоровых доноров мы также оценивали относительное содержание Treg-клеток по фенотипу CD4⁺CD25⁺CD127^{lo/-} и Th17-клеток по фенотипу CD4⁺CD161⁺ (табл. 4). В результате анализа нами не обнаружено различий в содержании Th17-клеток и Treg- у больных ЯК и здоровых доноров.

Таблица 3. Уровень транскриптов генов *FOXP3* и *RORC* в периферической крови у больных язвенным колитом и здоровых доноров

Table 3. Level of *FOXP3* and *RORC* gene transcripts in peripheral blood of patients with ulcerative colitis and healthy donors

Ген Gene	Контроль Control	ЯК UC
Уровень транскриптов <i>FOXP3</i> , отн. ед. <i>FOXP3</i> transcript level, relative units	0,018 (0,008–0,056)	0,165* (0,026–0,56)
Уровень транскриптов <i>RORC</i> , отн. ед. <i>RORC</i> transcript level, relative units	0,007 (0,001–1,05)	0,162* (0,004–1,052)

Примечание. Данные представлены в виде медианы (Me) и квартилей ($Q_{0,25} - Q_{0,75}$). *Различия значимы при $p < 0,05$.

Note. Data are presented as median (Me) and quartiles ($Q_{0,25} - Q_{0,75}$). *Differences are significant at $p < 0.05$

Таблица 4. Содержание Т-клеток в периферической крови здоровых людей и больных язвенным колитом
Table 4. T cell content in peripheral blood of healthy people and patients with ulcerative colitis

Фенотип Т-клеток T cell phenotype	Контроль Control	ЯК UC
CD4 ⁺ CD25 ⁺ CD127 ^{lo/-} Treg-клетки, % от CD4 ⁺ Т-клеток CD4 ⁺ CD25 ⁺ CD127 ^{lo/-} Treg cells, % of CD4 ⁺ T cells	3,76 (3,23–5,43)	4,79 (3,43–5,77)
CD4 ⁺ CD161 ⁺ Th17-клетки, % от CD4 ⁺ Т-клеток CD4 ⁺ CD161 ⁺ Th17 cells, % of CD4 ⁺ T cells	14,9 (12,33–16,41)	11,42 (8,64–16,23)

Примечание. Данные представлены в виде медианы (Me) и квартилей ($Q_{0,25} - Q_{0,75}$).

Note. Data are presented as median (Me) and quartiles ($Q_{0,25} - Q_{0,75}$).

Поскольку ген *FOXP3* расположен на X-хромосоме, мы проанализировали уровень транскриптов генов и количество клеток в разных группах исследования у мужчин и женщин (табл. 5).

Уровень транскриптов генов *FOXP3* и *RORC* в ЛПК мужчин, больных ЯК, значимо различался при сравнении с контрольной группой ($p = 0,026$ и $0,00058$ соответственно). У женщин при аналогичном сравнении также обнаружены значимые различия ($p = 0,03$ и $0,008$ соответственно).

Проведен однофакторный ANOVA анализ. Показано, что уровень транскриптов генов *FOXP3* и *RORC* в ЛПК обследованных лиц из контрольной группы и группы больных ЯК не зависел от гендерной принадлежности ($F = 0,12$, $p = 0,73$, $\eta = 0,71$; $F = 0,65$, $p = 0,43$, $\eta = 2,82$ соответственно для контрольной группы и $F = 0,04$, $p = 0,83$, $\eta = 0,24$; $F = 0,97$, $p = 0,34$, $\eta = 3,59$ для

группы больных ЯК). Количество Трег-клеток было связано с половой принадлежностью в группе условно здоровых людей ($F = 7,44$ при $p = 0,016$, $\eta = 43,76$), но не в группе больных ЯК ($F = 0,02$ при $p = 0,88$, $\eta = 0,15$). Количество Трег-клеток в периферической крови здоровых мужчин оказалось больше, чем у здоровых женщин ($p = 0,015$). Количество Th17-клеток не зависело от гендерной принадлежности ни в группе контроля, ни в группе ЯК ($F = 1,07$, $p = 0,32$, $\eta = 6,29$; $F = 0,1$, $p = 0,99$, $\eta = 0,77$).

Таким образом, мы выявили различия в уровне транскриптов генов *FOXP3* и *RORC* в ЛПК условно здоровых людей (контрольная группа) и больных ЯК. Причем эти различия не зависели от гендерной принадлежности обследованных лиц. Количество провоспалительных Th17-клеток и иммуносупрессорных Трег-клеток в периферической крови условно здоровых людей и больных ЯК не различалось.

Таблица 5. Содержание транскриптов генов *FOXP3* и *RORC*, Трег- и Th17-клеток в периферической крови у мужчин и женщин в контрольной группе и в группе больных язвенным колитом

Table 5. The content of *FOXP3* and *RORC* gene transcripts, Treg and Th17 cells in the peripheral blood of men and women in the control group and in the group of patients with ulcerative colitis

Показатель Index	Контроль Control		ЯК UC	
	Мужчины Men	Женщины Women	Мужчины Men	Женщины Women
Уровень транскриптов <i>FOXP3</i> , отн. ед. <i>FOXP3</i> transcript level, relative units	0,024 (0,0061–0,056)	0,016 (0,009–0,044)	0,43 ^a (0,078–0,97)	0,17 ^b (0,040–2,57)
Уровень транскриптов <i>RORC</i> , отн. ед. <i>RORC</i> transcript level, relative units	0,012 (0,0076–0,026)	0,022 (0,0038–0,028)	0,91 ^a (0,056–1,6)	0,062 ^b (0,0014–0,89)
CD4 ⁺ CD25 ⁺ CD127 ^{lo/-} Treg-клетки, % от CD4 ⁺ Т-клеток CD4 ⁺ CD25 ⁺ CD127 ^{lo/-} Treg cells, % of CD4 ⁺ T cells	5,24 (4,62–6,86)	3,42 ^c (2,49–3,63)	4,79 (4,52–5,89)	5,36 (2,71–5,48)
CD4 ⁺ CD161 ⁺ Th17-клетки, % от CD4 ⁺ Т-клеток CD4 ⁺ CD161 ⁺ Th17 cells, % of CD4 ⁺ T cells	14,7 (12,37–15,09)	15,71 (13,03–16,36)	8,64 (6,22–17,29)	11,19 (10,42–14,25)

Примечание. Данные представлены в виде медианы (Me) и квартилей ($Q_{0,25} - Q_{0,75}$). ^a – различия значимы при сравнении группы мужчин, больных ЯК, по сравнению с контрольной группой; ^b – различия значимы при сравнении группы женщин, больных ЯК, по сравнению с контрольной группой; ^c – различия значимы при сравнении женщин и мужчин из контрольной группы.

Note. Data are presented as median (Me) and quartiles ($Q_{0,25} - Q_{0,75}$). ^a – the differences are significant when comparing the group of men with UC compared to the control group; ^b – the differences are significant when comparing the group of women with UC compared to the control group; ^c – the differences are significant when comparing women and men from the control group.

Поскольку предрасположенность мужчин и женщин к иммуновоспалительным заболеваниям может быть связана с особенностями их иммунной системы и гормональным статусом [Klein, Flanagan, 2016; Singh, Bischoff, 2021], мы проанализировали связь количества указанных клеток с гендерной принадлежностью. Нами не выявлено влияния пола на количество Th17- и Treg-клеток в периферической крови больных ЯК. Однако в контрольной группе количество Treg-клеток в периферической крови мужчин было значимо выше, чем у женщин.

Сведения об экспрессии гена *FOXP3* и количестве Treg-клеток в периферической крови при ЯК противоречивы. В работе [Sznurkowska et al., 2020] отмечено, что у молодых пациентов с ЯК количество циркулирующих Treg-клеток, а также Treg-клеток кишечника было значительно выше, чем у группы здоровых людей. Другие авторы, напротив, отмечают снижение пула Treg-клеток в периферической крови при ЯК [Kulkarni et al., 2018]. Эти противоречия можно объяснить значительной гетерогенностью этой популяции. Так, на экспериментальной модели ЯК [Ma et al., 2016] показано, что повышенное содержание Treg-клеток связано с увеличением количества несупрессорных клеток в пуле Treg, фенотип которых $CD4^+CD45RA^+FoxP3^{low}$, а количество самих Treg-клеток с фенотипом $CD4^+CD45RA^+FoxP3^{high}$ было снижено. Кроме того, авторы показали, что $CD4^+CD45RA^+FoxP3^{low}$ -клетки представляют собой потенциальный источник лимфоцитов Th17. Это может способствовать дисбалансу между Treg и Th17 и снижению количества функциональных Treg-клеток [Acharya et al., 2018; Yu et al., 2019]. Тем не менее по результатам нашего исследования количество Treg-лимфоцитов в периферической крови здоровых людей и больных ЯК было практически одинаковым.

Данные литературы относительно уровня экспрессии *RORC* и содержания Th17 не носят такого противоречивого характера. Практически все авторы отмечают увеличение уровня транскриптов *RORC* и Th17 у больных ЯК. В нашем исследовании мы не выявили различий в количестве клеток Th17, но при этом обнаружили повышение уровня транскрипта гена *RORC* в ЛПК больных ЯК по сравнению со здоровыми людьми. Полученные в нашем исследовании данные по экспрессии указанного гена соответствуют данным других авторов. Так, в исследовании [Long et al., 2020] количество Th17-клеток и продукция IL-17 были выше у больных ЯК, чем у здоровых доноров. В работе [Longhi et al., 2014] также показано, что у пациентов с ВЗК количество клеток Th17 как в ЛПК,

так и в собственной пластинке кишечника было значительно выше, чем у здоровых людей.

Заключение

В основе патогенеза многих иммуновоспалительных заболеваний лежит нарушение баланса провоспалительных Th17- и супрессорных Treg-клеток. В представленной работе выявлено, что в ЛПК больных ЯК уровень транскриптов генов транскрипционных факторов Treg-клеток (*FOXP3*) и Th17-клеток (*RORC*) выше по сравнению со здоровыми людьми. На первый взгляд, это могло бы отражать изменения в количестве данного типа клеток у больных. Однако цитометрический анализ не позволил выявить различия в пуле как $CD4^+CD25^+CD127^{lo/-}$, так и $CD4^+CD161^+$ -клеток в группе здоровых индивидов и больных ЯК. Вероятно, это связано с разнообразием субпопуляций эффекторных и регуляторных Т-лимфоцитов, экспрессирующих указанные транскрипционные факторы, функциональные свойства которых могут значительно варьировать в зависимости от активности воспалительного процесса при ЯК. В связи с этим при изучении патогенеза ЯК необходимо анализировать субпопуляции клеток, которые, несмотря на экспрессию транскрипционных факторов *FOXP3* и *RORC*, могут проявлять как супрессорные, так и эффекторные свойства Th17 и Treg.

Таким образом, у больных ЯК при сравнении со здоровыми людьми установлен повышенный уровень транскриптов генов *FOXP3* и *RORC* при отсутствии достоверных изменений в содержании $CD4^+CD25^+CD127^{lo/-}$ Treg-клеток и $CD4^+CD161^+$ Th17-клеток. Полученные результаты могут быть использованы для прогнозирования течения и оценки эффективности терапии ЯК.

Литература

Клинические рекомендации. Язвенный колит. 2020 (22.07.2020). Утверждены Минздравом РФ. 56 с. URL: http://disuria.ru/_ld/9/988_kr20K51mz.pdf?ysclid=m4v0xq7z68486751805 (дата обращения: 10.10.2024).

Acharya S., Timilshina M., Jiang L., Neupane S., Choi D. Y., Park S. W., Lee S. Y., Jeong B. S., Kim J. A., Nam T. G., Chang J. H. Amelioration of experimental autoimmune encephalomyelitis and DSS induced colitis by NTG-A-009 through the inhibition of Th1 and Th17 cells differentiation // Sci. Rep. 2018. Vol. 8, no. 1. Art. 7799. doi: 10.1038/s41598-018-26088-y

Bettelli E., Carrier Y., Gao W., Korn T., Strom T. B., Oukka M., Weiner H. L., Kuchroo V. K. Reciprocal developmental pathways for the generation of pathogenic

- effector Th17 and regulatory T cells // *Nature*. 2006. Vol. 441, no. 7090. P. 235–238. doi: 10.1038/nature04753
- Britton G. J., Contijoch E. J., Mogno I., Vennaro O. H., Llewellyn S. R., Ng R., Li Z., Mortha A., Merad M., Das A., Gevers D., McGovern D. P. B., Singh N., Braun J., Jacobs J. P., Clemente J. C., Grinspan A., Sands B. E., Colombel J. F., Dubinsky M. C., Faith J. J.* Microbiotas from humans with inflammatory bowel disease alter the balance of gut Th17 and ROR γ t⁺ regulatory T cells and exacerbate colitis in mice // *Immunity*. 2019. Vol. 50, no. 1. P. 212–224. doi: 10.1016/j.immuni.2018.12.015
- Chovatiya R., Medzhitov R.* Stress, inflammation, and defense of homeostasis // *Mol. Cell*. 2014. Vol. 54, no. 2. P. 281–290. doi: 10.1016/j.molcel.2014.03.030
- Chu H., Khosravi A., Kusumawardhani I. P., Kwon A. H. K., Vasconcelos A. C., Cunha L. D., Mayer A. E., Shen Y., Wu W. L., Kambal A., Targan S. R., Xavier R. J., Ernst P. B., Green D. R., McGovern D. P. B., Virgin H. W., Mazmanian S. K.* Gene-microbiota interactions contribute to the pathogenesis of inflammatory bowel disease // *Science*. 2016. Vol. 352, no. 6289. P. 1116–1120. doi: 10.1126/science.aad9948
- Di Sabatino A., Lenti M. V., Giuffrida P., Vanoli A., Corazza G. R.* New insights into immune mechanisms underlying autoimmune diseases of the gastrointestinal tract // *Autoimmun. Rev.* 2015. Vol. 14, no. 12. P. 1161–1169. doi: 10.1016/j.autrev.2015.08.004
- Grover P., Goel P. N., Greene M. I.* Regulatory T cells: regulation of identity and function // *Front. Immunol.* 2021. Vol. 12. P. 750542. doi: 10.3389/fimmu.2021.750542
- Horwitz D. A., Fahmy T. M., Piccirillo C. A., La Cava A.* Rebalancing immune homeostasis to treat autoimmune diseases // *Trends Immunol.* 2019. Vol. 40, no. 10. P. 888–908. doi: 10.1016/j.it.2019.08.003
- Huang H., Lu Z., Jiang C., Liu J., Wang Y., Xu Z.* Imbalance between Th17 and regulatory T-cells in sarcoidosis // *Int. J. Mol. Sci.* 2013. Vol. 14. P. 21463–21473. doi: 10.3390/ijms141121463
- Kim H. S., Jang S. W., Lee W., Kim K., Sohn H., Hwang S. S., Lee G. R.* PTEN drives Th17 cell differentiation by preventing IL-2 production // *J. Exp. Med.* 2017. Vol. 214, no. 11. P. 3381–3398. doi: 10.1084/jem.20170523
- Klein S. L., Flanagan K. L.* Sex differences in immune responses // *Nat. Rev. Immunol.* 2016. Vol. 16, no. 10. P. 626–638. doi: 10.1038/nri.2016.90
- Kulkarni N., Meitei H. T., Sonar S. A., Sharma P. K., Mujeeb V. R., Srivastava S., Lal G.* CCR6 signaling inhibits suppressor function of induced-Treg during gut inflammation // *J. Autoimmun.* 2018. Vol. 88. P. 121–130. doi: 10.1016/j.jaut.2017.10.013
- Livak K. J., Schmittgen T. D.* Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the 2^{- $\Delta\Delta$ CT} method // *Methods*. 2001. Vol. 25, no. 4. P. 402–408. doi: 10.1006/meth.2001.1262
- Longhi M. S., Moss A., Bai A., Wu Y., Huang H., Cheifetz A., Quintana F. S., Robson S. C.* Characterization of human CD39⁺ Th17 cells with suppressor activity and modulation in inflammatory bowel disease // *PLoS ONE*. 2014. Vol. 9, no. 2. e87956. doi: 10.1371/journal.pone.0087956
- Long Y., Zhao X., Xia C., Li X., Fan C., Liu C., Wang C.* Upregulated IL-17A secretion and CCR6 coexpression in Treg subsets are related to the imbalance of Treg/Th17 cells in active UC patients // *Scand. J. Immunol.* 2020. Vol. 9, no. 2. e12842. doi: 10.1111/sji.12842
- Ma Y. H., Zhang J., Chen X., Xie Y. F., Pang Y. H., Liu X. J.* Increased CD4⁺ CD45RA⁺ FoxP3^{low} cells alter the balance between Treg and Th17 cells in colitis mice // *World J. Gastroenterol.* 2016. Vol. 22, no. 42. P. 9356–9367. doi: 10.3748/wjg.v22.i42.9356
- Omenetti S., Pizarro T. T.* The Treg/Th17 axis: a dynamic balance regulated by the gut microbiome // *Front. Immunol.* 2015. Vol. 6. P. 639. doi: 10.3389/fimmu.2015.00639
- Padoan A., Musso G., Contran N., Basso D.* Inflammation, autoinflammation and autoimmunity in inflammatory bowel diseases // *CIMB*. 2023. Vol. 45, no. 7. P. 5534–5557. doi: 10.3390/cimb45070350
- Singh R. P., Bischoff D. S.* Sex hormones and gender influence the expression of markers of regulatory T cells in SLE patients // *Front. Immunol.* 2021. Vol. 12. P. 619268. doi: 10.3389/fimmu.2021.619268
- Smith-Garvin J. E., Koretzky G. A., Jordan M. S.* T cell activation // *Annu. Rev. Immunol.* 2009. Vol. 27, no. 1. P. 591–619. doi: 10.1146/annurev.immunol.021908.132706
- Sznurkowska K., Luty J., Bryl E., Witkowski J. M., Hermann-Okoniewska B., Landowski P., Szlagatys-Sidorkiewicz A.* Enhancement of circulating and intestinal T regulatory cells and their expression of helios and neuropilin-1 in children with inflammatory bowel disease // *J. Inflamm. Res.* 2020. Vol. 13. P. 995–1005. doi: 10.2147/jir.s268484
- Tao J. H., Cheng M., Tang J. P., Liu Q., Pan F., Li X. P.* Foxp3, regulatory T cell, and autoimmune diseases // *Inflammation*. 2017. Vol. 40. P. 328–339. doi: 10.1007/s10753-016-0470-8
- Veldhoen M., Hocking R. J., Atkins C. J., Locksley R. M., Stockinger B.* TGF β in the context of an inflammatory cytokine milieu supports de novo differentiation of IL-17-producing T cells // *Immunity*. 2006. Vol. 24, no. 2. P. 179–189. doi: 10.1016/j.immuni.2006.01.001
- Yu Q. T., Saruta M., Avanesyan A., Fleshner P. R., Banham A. H., Papadakis K. A.* Expression and functional characterization of FOXP3⁺CD4⁺ regulatory T cells in ulcerative colitis // *Inflamm. Bowel Dis.* 2007. Vol. 13, no. 2. P. 191–199. doi: 10.1002/ibd.20053
- Yu R., Zuo F., Ma H., Chen S.* Exopolysaccharide-producing *Bifidobacterium adolescentis* strains with similar adhesion property induce differential regulation of inflammatory immune response in Treg/Th17 axis of DSS-colitis mice // *Nutrients*. 2019. Vol. 11, no. 4. Art. 782. doi: 10.3390/nu11040782
- Zhou C., Wu X. R., Liu H. S., Liu X. H., Liu G. H., Zheng X. B., Lan P.* Immunomodulatory effect of urine-derived stem cells on inflammatory bowel diseases via downregulating Th1/Th17 immune responses in a PGE2-dependent manner // *J. Crohn's Colitis*. 2020. Vol. 14, no. 5. P. 654–668. doi: 10.1093/ecco-jcc/jjz200

References

- Acharya S., Timilshina M., Jiang L., Neupane S., Choi D. Y., Park S. W., Lee S. Y., Jeong B. S., Kim J. A., Nam T. G., Chang J. H.* Amelioration of experimental autoimmune encephalomyelitis and DSS induced colitis by NTG-A-009 through the inhibition of Th1 and Th17 cells differentiation. *Sci. Rep.* 2018;8(1):7799. doi: 10.1038/s41598-018-26088-y

- Bettelli E., Carrier Y., Gao W., Korn T., Strom T. B., Oukka M., Weiner H. L., Kuchroo V. K. Reciprocal developmental pathways for the generation of pathogenic effector Th17 and regulatory T cells. *Nature*. 2006;441(7090):235–238. doi: 10.1038/nature04753
- Britton G. J., Contijoch E. J., Mogno I., Vennaro O. H., Llewellyn S. R., Ng R., Li Z., Mortha A., Merad M., Das A., Gevers D., McGovern D. P. B., Singh N., Braun J., Jacobs J. P., Clemente J. C., Grinspan A., Sands B. E., Colombel J. F., Dubinsky M. C., Faith J. J. Microbiotas from humans with inflammatory bowel disease alter the balance of gut Th17 and ROR γ ^t regulatory T cells and exacerbate colitis in mice. *Immunity*. 2019;50(1):212–224. doi: 10.1016/j.immuni.2018.12.015
- Chovatiya R., Medzhitov R. Stress, inflammation, and defense of homeostasis. *Mol. Cell*. 2014;54(2):281–290. doi: 10.1016/j.molcel.2014.03.030
- Chu H., Khosravi A., Kusumawardhani I. P., Kwon A. H. K., Vasconcelos A. C., Cunha L. D., Mayer A. E., Shen Y., Wu W. L., Kambal A., Targan S. R., Xavier R. J., Ernst P. B., Green D. R., McGovern D. P. B., Virgin H. W., Mazmanian S. K. Gene-microbiota interactions contribute to the pathogenesis of inflammatory bowel disease. *Science*. 2016;352(6289):1116–1120. doi: 10.1126/science.aad9948
- Clinical guidelines. Ulcerative colitis. 2020 (22.07.2020). Approved by the Ministry of Health of the Russian Federation. 56 p. (In Russ.). URL: http://disuria.ru/_Id/9/988_kr20K51mz.pdf?ysclid=m4v0xq7z68486751805 (accessed: 10.10.2024).
- Di Sabatino A., Lenti M. V., Giuffrida P., Vanoli A., Corazza G. R. New insights into immune mechanisms underlying autoimmune diseases of the gastrointestinal tract. *Autoimmun. Rev.* 2015;14(12):1161–1169. doi: 10.1016/j.autrev.2015.08.004
- Grover P., Goel P. N., Greene M. I. Regulatory T cells: regulation of identity and function. *Front. Immunol.* 2021;12:750542. doi: 10.3389/fimmu.2021.750542
- Horwitz D. A., Fahmy T. M., Piccirillo C. A., La Cava A. Rebalancing immune homeostasis to treat autoimmune diseases. *Trends Immunol.* 2019;40(10):888–908. doi: 10.1016/j.it.2019.08.003
- Huang H., Lu Z., Jiang C., Liu J., Wang Y., Xu Z. Imbalance between Th17 and regulatory T-cells in sarcoidosis. *Int. J. Mol. Sci.* 2013;14:21463–21473. doi: 10.3390/ijms141121463
- Kim H. S., Jang S. W., Lee W., Kim K., Sohn H., Hwang S. S., Lee G. R. PTEN drives Th17 cell differentiation by preventing IL-2 production. *J. Exp. Med.* 2017;214(11):3381–3398. doi: 10.1084/jem.20170523
- Klein S. L., Flanagan K. L. Sex differences in immune responses. *Nat. Rev. Immunol.* 2016;16(10):626–638. doi: 10.1038/nri.2016.90
- Kulkarni N., Meitei H. T., Sonar S. A., Sharma P. K., Mujeeb V. R., Srivastava S., Lal G. CCR6 signaling inhibits suppressor function of induced-Treg during gut inflammation. *J. Autoimmun.* 2018;88:121–130. doi: 10.1016/j.jaut.2017.10.013
- Livak K. J., Schmittgen T. D. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the 2^{- $\Delta\Delta$ CT} method. *Methods*. 2001;25(4):402–408. doi: 10.1006/meth.2001.1262
- Longhi M. S., Moss A., Bai A., Wu Y., Huang H., Cheifetz A., Quintana F. S., Robson S. C. Characterization of human CD39⁺ Th17 cells with suppressor activity and modulation in inflammatory bowel disease. *PLoS ONE*. 2014;9(2):e87956. doi: 10.1371/journal.pone.0087956
- Long Y., Zhao X., Xia C., Li X., Fan C., Liu C., Wang C. Upregulated IL-17A secretion and CCR6 coexpression in Treg subsets are related to the imbalance of Treg/Th17 cells in active UC patients. *Scand. J. Immunol.* 2020;9(2):e12842. doi: 10.1111/sji.12842
- Ma Y. H., Zhang J., Chen X., Xie Y. F., Pang Y. H., Liu X. J. Increased CD4⁺ CD45RA⁺ FoxP3^{low} cells alter the balance between Treg and Th17 cells in colitis mice. *World J. Gastroenterol.* 2016;22(42):9356–9367. doi: 10.3748/wjg.v22.i42.9356
- Omenetti S., Pizarro T. T. The Treg/Th17 axis: a dynamic balance regulated by the gut microbiome. *Front. Immunol.* 2015;6:639. doi: 10.3389/fimmu.2015.00639
- Padoan A., Musso G., Contran N., Basso D. Inflammation, autoinflammation and autoimmunity in inflammatory bowel diseases. *CIMB*. 2023;45(7):5534–5557. doi: 10.3390/cimb45070350
- Singh R. P., Bischoff D. S. Sex hormones and gender influence the expression of markers of regulatory T cells in SLE patients. *Front. Immunol.* 2021;12:619268. doi: 10.3389/fimmu.2021.619268
- Smith-Garvin J. E., Koretzky G. A., Jordan M. S. T cell activation. *Annu. Rev. Immunol.* 2009;27(1):591–619. doi: 10.1146/annurev.immunol.021908.132706
- Sznurkowska K., Luty J., Bryl E., Witkowski J. M., Hermann-Okoniewska B., Landowski P., Szlagatys-Sidorkiewicz A. Enhancement of circulating and intestinal T regulatory cells and their expression of helios and neuropilin-1 in children with inflammatory bowel disease. *J. Inflamm. Res.* 2020;13:995–1005. doi: 10.2147/jir.s268484
- Tao J. H., Cheng M., Tang J. P., Liu Q., Pan F., Li X. P. Foxp3, regulatory T cell, and autoimmune diseases. *Inflammation*. 2017;40:328–339. doi: 10.1007/s10753-016-0470-8
- Veldhoen M., Hocking R. J., Atkins C. J., Locksley R. M., Stockinger B. TGF β in the context of an inflammatory cytokine milieu supports de novo differentiation of IL-17-producing T cells. *Immunity*. 2006;24(2):179–189. doi: 10.1016/j.immuni.2006.01.001
- Yu Q. T., Saruta M., Avanesyan A., Fleshner P. R., Banham A. H., Papadakis K. A. Expression and functional characterization of FOXP3⁺CD4⁺ regulatory T cells in ulcerative colitis. *Inflamm. Bowel Dis.* 2007;13(2):191–199. doi: 10.1002/ibd.20053
- Yu R., Zuo F., Ma H., Chen S. Exopolysaccharide-producing *Bifidobacterium adolescentis* strains with similar adhesion property induce differential regulation of inflammatory immune response in Treg/Th17 axis of DSS-colitis mice. *Nutrients*. 2019;11(4):782. doi: 10.3390/nu11040782
- Zhou C., Wu X. R., Liu H. S., Liu X. H., Liu G. H., Zheng X. B., Lan P. Immunomodulatory effect of urine-derived stem cells on inflammatory bowel diseases via downregulating Th1/Th17 immune responses in a PGE2-dependent manner. *J. Crohn's Colitis*. 2020;14(5):654–668. doi: 10.1093/ecco-jcc/jjz200

Поступила в редакцию / received: 24.10.2024; принята к публикации / accepted: 03.12.2024.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Аторин Даниил Алексеевич

аспирант лаборатории генетики

e-mail: atorin98@mail.ru

Жулай Галина Анатольевна

канд. биол. наук, научный сотрудник
лаборатории генетики

e-mail: zhgali-111@yandex.ru

Топчиева Людмила Владимировна

канд. биол. наук, ведущий научный сотрудник
лаборатории генетики

e-mail: topchieva67@mail.ru

Курбатова Ирина Валерьевна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник
лаборатории генетики

e-mail: irina7m@yandex.ru

Дуданова Ольга Петровна

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

e-mail: odudanova@gmail.com

CONTRIBUTORS:

Atorin, Daniil

PhD Student, Researcher Assistant

Zhulai, Galina

Cand. Sci. (Biol.), Researcher

Topchieva, Lyudmila

Cand. Sci. (Biol.), Leading Researcher

Kurbatova, Irina

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Dudanova, Olga

Dr. Sci. (Med.), Professor, Head of Department

РИММА УЛЬЯНОВНА ВЫСОЦКАЯ (к 80-летию со дня рождения)



2024 год – юбилейный для заслуженного деятеля науки Республики Карелия, ведущего научного сотрудника лаборатории экологической биохимии Института биологии КарНЦ РАН, доктора биологических наук, профессора Риммы Ульяновны Высоцкой. Римма Ульяновна родилась 29 августа 1944 года в Глубокском районе Витебской области, в Белоруссии. После окончания Сегежской средней школы № 1, где у нее сформировался интерес к химии и, в частности, к химическим основам жизни, она поступила на отделение биологии и химии естественно-географического факультета Карельского государственного педагогического

института (КГПИ, затем КГПУ, КГПА), который с отличием окончила в 1968 году. В студенческие годы проявились ее упорство и самостоятельность, глубокая увлеченность изучаемыми областями науки, интерес к исследовательской работе. Первый опыт научного исследования она приобрела на 3 курсе, во время выполнения работы, посвященной изучению ферментативной активности лишайников. После окончания КГПИ была рекомендована в аспирантуру Института биологии Карельского филиала АН СССР по специальности «Биологическая химия». В 1973 году Р. У. Высоцкая защитила кандидатскую диссертацию на тему «Углеводный, липидный и аминокислотный состав некоторых гельминтов рыб», а в 1999 году – докторскую диссертацию на тему «Лизосомальные ферменты у рыб и влияние на них природных, антропогенных и патогенных факторов».

С 1971 года Р. У. Высоцкая работает в лаборатории биохимии ИБ Карельского филиала АН СССР (в настоящее время – лаборатория экологической биохимии ИБ КарНЦ РАН), прошла все научные должности вплоть до главного научного сотрудника, является одним из ведущих специалистов в области экологической биохимии водных организмов. Основная область ее научных интересов – фундаментальные и прикладные аспекты биохимии, ихтиологии, биологии развития, токсикологии и экологии животных. Успешная научно-исследовательская работа в указанных направлениях биологической науки позволила Р. У. Высоцкой внести значительный вклад в их развитие. Ее исследования направлены на изучение механизмов биохимической адаптации животных, главным образом рыб, их гельминтов, водных беспозвоночных, в том числе объектов аквакультуры. Сравнительное изучение биохимического состава паразитических червей

и их хозяев показало высокую степень взаимной адаптации, выработанной в процессе длительной эволюции. Адаптивные перестройки в метаболизме животных изучаются на организменном, клеточном и субклеточном уровне. Главное направление исследований Р. У. Высоцкой – экологическая биохимия лизосом, лизосомальных, микросомальных и некоторых других ферментов. Сравнительно-эволюционные исследования ферментов лизосом у организмов разной таксономической принадлежности позволили понять закономерности эволюции этой ферментной системы. Выявлена активная роль лизосом в механизмах клеточной защиты при воздействии на гидробионтов токсических веществ, при развитии разного рода заболеваний. Показано участие лизосомальных ферментов в перестройках обмена веществ у животных в процессе онтогенеза, при переходе на эндогенное питание, при изменении температуры окружающей среды и других абиотических и биотических факторов.

Проводимые Р. У. Высоцкой научные исследования имеют широкое прикладное значение, поскольку позволяют составить рекомендации по оптимизации условий выращивания ценных пород рыб и других морепродуктов, результаты ряда токсикологических экспериментов позволили предложить некоторые методики для системы эколого-биохимического мониторинга и тестирования водоемов.

Р. У. Высоцкая является ответственным исполнителем всех госбюджетных тем лаборатории экологической биохимии Института биологии Карельского научного центра РАН, исполнителем по грантам Президента РФ для ведущих научных школ НШ-894.2003.4 и НШ-4310.2006.4; Программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами»; Программы фундаментальных исследований Президиума РАН на 2012–2014 гг. «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы». Проект «Сравнительный анализ структуры и функции лизосом у представителей различных таксонов эукариот» (№ г.р. 01201262106, 2012–2014 гг.); ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009–2013 гг.». Мероприятие 1.1 «Выполнение исследований коллективами НОЦ», проект «Механизмы адаптации и устойчивости организмов и популяций растений и животных в условиях Севера (физиолого-биохимические и молекулярно-генетические аспекты)» (№ г.р. 01201274586, № соглашения 8050, 2012–2013 гг.) и ряда других проектов. Участвовала в выполнении ФЦП «Интеграция», работ по грантам РФФИ,

хозяйственных договоров и договоров о сотрудничестве с ИБВВ РАН, ММБИ КНЦ РАН, ЗИН РАН, СевНИИРХ, вузами и лабораториями института.

За период работы в институте Р. У. Высоцкая опубликовала 370 работ, в том числе 3 монографии (в соавт.), 2 главы в коллективных монографиях, 6 учебных пособий.

Римма Ульяновна участвовала в десятках конференций всероссийского, регионального и международного уровня, где были представлены результаты исследований в виде устных и стендовых докладов. Ведет экспертную деятельность – являлась членом научно-консультационного совета Межведомственной ихтиологической комиссии по марикультуре и рыбохозяйственной ихтиологии (НКС Федерального государственного учреждения МИК); она эксперт региона РК (согласно классификатору ОКО17-94) по биологическим наукам (код ОКВНК 03.00.00). Выполняет рецензирование статей, направляемых в журналы «Биология внутренних вод», «Паразитология», «Биология моря», «Известия РАН. Серия биологическая», «Труды Карельского научного центра РАН», «Ученые записки Петрозаводского государственного университета», «Принципы экологии». Выступает в качестве официального оппонента на защитах кандидатских и докторских диссертаций, составляет отзывы на диссертации от ИБ КарНЦ РАН как ведущего учреждения. Является рецензентом и научным редактором ряда монографий, материалов научных конференций, тематических сборников статей.

Кроме того, Р. У. Высоцкая осуществляет большую педагогическую деятельность. С 2001 г. она работала в должности профессора кафедры химии КГПУ (КГПА); читала лекции и вела практические занятия по курсам «Биологическая химия», «Биохимия с основами молекулярной биологии», «Биохимия и основы биорегуляции организмов», «Экологическая биохимия». Являлась членом государственной аттестационной комиссии КГПУ по химии, была председателем и членом итоговой аттестационной комиссии магистров и бакалавров ЭБФ ПетрГУ. Руководила учебной и производственной практикой студентов, выполнением дипломных и курсовых проектов. За 14 лет педагогической деятельности под ее руководством студентами ПетрГУ и КГПУ (КГПА) выполнено 29 дипломных проектов, 8 выпускных квалификационных и более 60 курсовых работ. Римма Ульяновна участвует в подготовке студентов в интегрированной образовательной структуре ИБ КарНЦ РАН эколого-биологическом учебно-научном центре (ЭБ УНЦ).

Входит в состав комиссий по приему вступительных экзаменов в аспирантуру, сдаче кандидатских экзаменов по биохимии, по аттестации аспирантов. Участвовала в работе двух диссертационных советов – как член совета по защите кандидатских и докторских диссертаций по биологическим специальностям (Д 212.190.01) при ПетрГУ и заместитель председателя диссертационного совета по защите диссертаций по биохимии и физиологии (ДМ 212.087.01) при КГПУ (КГПА). Являлась научным руководителем семи аспирантов, шесть из которых успешно защитили кандидатские диссертации.

В 1974 году Р. У. Высоцкая стала лауреатом премии комсомола Карелии в области науки. Она также награждена грамотами Президиума РАН, Президиума КарНЦ РАН, Карельского и Всесоюзного общества охраны природы, общества «Знание», памятными медалями общества охраны природы, медалью «Ветеран труда». Ей присвоено почетное звание «Заслуженный деятель науки Республики Карелия» и ученое звание профессора. В 2024 году Римма Ульяновна награждена юбилейной медалью «300 лет Российской академии наук».

Коллектив лаборатории

СПИСОК ОСНОВНЫХ НАУЧНЫХ ТРУДОВ Р. У. ВЫСОЦКОЙ

1973. О содержании липидов у некоторых гельминтов пресноводных рыб // Паразитология. Т. 7, № 1. С. 51–57. (Совместно с В. С. Сидоровым.)

1978. Определение малолетучих эфиров 2,4Д в почве // Химия в сельском хозяйстве. Т. XVI, № 10(180). С. 46–47. (Совместно с А. А. Стрелковой, Е. И. Лизенко, В. С. Сидоровым.)

1979. Влияние абиетиневой кислоты на изолированные лизосомы рыб // Экспериментальные исследования влияния загрязнителей на водные организмы. Апатиты: Кол. фил. АН СССР. С. 122–127. (Совместно с Т. Р. Руоколайнен, М. Ю. Крупновой.)

1980. Активность лизосомальных ферментов у взрослых самок озерного лосося *Salmo salar* L. в период преднерестового созревания // Вопросы ихтиологии. Т. 20, вып. 4(123). С. 713–718. (Совместно с В. С. Сидоровым, Ю. В. Костылевым.)

1981. Участие лизосомального аппарата в ответной реакции организма на воздействие антропогенных факторов внешней среды // Сравнительные аспекты биохимии рыб и

некоторых других животных. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР. С. 5–18. (Совместно с В. С. Сидоровым.)

1983. Влияние смоляных кислот на молекулярную гетерогенность кислой фосфатазы печени форели // Теоретические вопросы биотестирования. Волгоград. С. 60–64. (Совместно с Т. Р. Руоколайнен, В. С. Сидоровым.)

Участие лизосомальных ферментов в температурной адаптации карпов // Материалы по сравнительной физиологии и адаптации животных к абиогенным факторам внешней среды. Ярославль: ЯрГУ. С. 30–34. (Совместно с М. Ю. Крупновой, Т. Р. Руоколайнен.)

1984. Сравнительно-эволюционные исследования лизосом // 16-я конф. ФЕБО. М. С. 245. (Совместно с Т. Р. Руоколайнен.)

Ферменты лизосом в раннем развитии сига: влияние ионов цинка // Реакция гидробионтов на абиотические воздействия. Ярославль: ЯрГУ. С. 54–60. (Совместно с М. Ю. Крупновой, И. П. Мигаловским.)

1985. Изменение ферментного профиля лизосом у форели при голодании // Украинский биохим. журн. Т. 57, № 3. С. 62–65. (Совместно с М. Ю. Крупновой, Т. Р. Руоколайнен.)

О возможной роли лизосомального аппарата в механизмах реакции рыб на поверхностно активные вещества // Экспериментальная водная токсикология. Рига: Зинатне. Вып. 10. С. 103–109. (Совместно с Т. Р. Руоколайнен, Н. Н. Немовой, М. Ю. Крупновой, П. О. Рипатти, В. С. Сидоровым.)

1986. Методические указания по диагностике физиологического состояния личинок и сеголеток карпа. М. 34 с. (Совместно с А. А. Яржомбеком, В. В. Лиманским, Т. В. Щербиной, В. П. Лысенко, Е. Н. Бекиной, В. С. Сидоровым, П. О. Рипатти, Р. А. Поповой, Е. И. Лизенко, Н. Н. Немовой.)

1987. Исследование активности ферментов лизосом у форели при воздействии смоляных кислот // Гидробиол. журн. Т. 23, № 4. С. 82. (Совместно с Т. Р. Руоколайнен, В. С. Сидоровым.)

Биохимическая адаптация к температуре у разных видов рыб // Физиология и биохимия гидробионтов. Ярославль: ЯрГУ. С. 6–12. (Совместно с Т. Р. Руоколайнен.)

1988. Воздействие детергентов на структуру и функционирование лизосом у пресноводных рыб // Физиология и токсикология гидробионтов. Ярославль: ЯрГУ. С. 100–106. (Совместно с П. О. Рипатти.)

Природоохранные аспекты экологической биохимии рыб // Природные ресурсы Карелии, их использование и охрана. Петрозаводск:

Карел. фил. АН СССР. С. 132–144. (Совместно с В. С. Сидоровым.)

Биохимическая характеристика эритроцитов молоди атлантического лосося *Salmo salar* при некрозе плавников // Вопросы ихтиологии. Т. 28, № 6. С. 1042–1045. (Совместно с А. В. Третьяковым, А. И. Груздевым, Ю. А. Шустовым, Ю. А. Смирновым, В. С. Сидоровым.)

1989. Сравнительная биохимия гельминтов рыб: Аминокислоты, белки, липиды. Л.: Наука. (Совместно с В. С. Сидоровым, Л. П. Смирновым, С. Д. Гурьяновой.)

Влияние токсикантов различной химической природы на личинок радужной форели // Физиологические аспекты токсикологии гидробионтов. Ярославль: ЯрГУ. С. 88–96. (Совместно с Р. П. Ивановой, Т. А. Ломаевой, Э. С. Зубкович.)

1994. Изменение активности лизосомальных ферментов печени рыб при действии экологических факторов // Известия РАН. Сер. биол. № 4. С. 611–616. (Совместно с М. В. Лыловой, Ю. Г. Юровицким, В. С. Сидоровым.)

1995. Лизосомальные ферменты в ходе жизненного цикла слепней рода *Hybomitra* // Паразитология. Т. 29, № 5. С. 83–89. (Совместно с В. В. Сорокиной, В. С. Сидоровым.)

1998. Лизосомальные и некоторые другие ферменты в тканях леща *Abramis brama* в период зимовки // Вопросы ихтиологии. Т. 38, № 2. С. 267–272. (Совместно с О. П. Стерлиговой, В. С. Сидоровым.)

2000. Влияние различных солей калия на активность ферментов развивающейся икры радужной форели // Гидробиол. журн. Т. 36, № 6. С. 82–91. (Совместно с Н. В. Кайминой, В. С. Сидоровым.)

2001. Изучение активности гидролитических ферментов в раннем онтогенезе лососевидных в норме и при интоксикации метилизобутилкарбинолом // Проблемы рыболовства. № 1. С. 54–57. (Совместно с Н. Н. Немовой, И. Н. Заличевой.)

Ферментные системы лизосом у рыб при голодании // Экологические проблемы онтогенеза рыб. Физиолого-биохимические аспекты. М.: МГУ. С. 178–187. (Совместно с Т. Р. Руоколайнен, М. Ю. Крупновой.)

2002. Использование биохимических методов при определении ПДК промышленных токсикантов // Прикладная биохимия и микробиология. Т. 38, № 3. С. 354–350. (Совместно с В. С. Сидоровым, Н. Н. Немовой, Ю. А. Фекловым.)

241 Integral biochemical index as a tool for the estimation of fish response to environmental pollution in the North aquatic ecosystems

// Environmental Pollution of the Arctic. Rovaniemi, Finland. P. X17. (Совместно с N. N. Nemova, V. S. Sidorov.)

Эколого-биохимическое тестирование водоемов по состоянию рыб // Научные аспекты экологических проблем России. Т. 1. М.: Наука. С. 215–220. (Совместно с Н. Н. Немовой, В. С. Сидоровым.)

2003. Вариабельность интегрального биохимического индекса у рыб под влиянием техногенных вод горно-обогатительного комбината // Экология. № 4. С. 280–285. (Совместно с В. С. Сидоровым, Н. Н. Немовой, С. А. Такшеевым.)

Сравнительно-биохимические исследования в системе *Schistocephalus solidus* (Cestoda) – колюшка трехиглая *Gasterosteus aculeatus* L. // Паразитология. Т. 37, № 6. С. 503–511. (Совместно с Е. П. Иешко, Н. В. Евсеевой.)

Влияние экологических условий на активность гидролитических ферментов наваги и трески Белого моря // Современные проблемы физиологии и экологии морских животных. Апатиты: КНЦ РАН. С. 299–305. (Совместно с М. Ю. Крупновой, Е. И. Кяйвяряйнен, Н. Н. Немовой, Д. Н. Морозовым, С. А. Такшеевым.)

2004. Биохимическая индикация состояния рыб. М.: Наука. (Совместно с Н. Н. Немовой.)

Биохимическая индикация токсических воздействий на рыб // Актуальные проблемы водной токсикологии / Под ред. д. б. н., проф. Б. А. Флерова. Борок: ИБВВ РАН. С. 81–98. (Совместно с Н. Н. Немовой.)

The effect of Selenium and Tellurium on lysosomal enzymes activity in salmonid specimens // Macro Elements. Mengen und Spurenelemente. Jena: Friedrich Schiller Universität. P. 439–442. (Совместно с N. Nemova, L. Bondareva.)

2006. Контрольные работы по курсу биологической химии: Пособие для студентов педагогических университетов по специальностям химия и биология. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 86 с. (Совместно с И. В. Суховской.)

2007. Активность цитохрома P 450 у сига *Coregonus lavaretus* и щуки *Esox lucius* из водоемов Субарктики при воздействии сточных вод горно-перерабатывающих предприятий // Вопросы ихтиологии. Т. 47, № 1. С. 101–106. (Совместно с Д. Н. Морозовым, Н. Н. Немовой, Н. А. Кашулиным.)

Сравнительное изучение желчно-кислотного состава желчи европейской ряпушки *Coregonus albula* и сига *Coregonus lavaretus* в условиях техногенного загрязнения водоема // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Т. 43, № 5. С. 410–413. (Совместно с Д. Н. Морозовым.)

Сезонные изменения жирнокислотного состава у литоральных гаммарид (*Amphipoda: Gammaridae*) // Современные проблемы науки и образования. 2007. № 5. С. 18–24. (Совместно с Н. П. Ткач, В. Ф. Брызгиным.)

Сравнительное изучение липидного состава амфипод, обитающих в условиях различной солености // Фундаментальные исследования. № 10. С. 89–90. (Совместно с Н. П. Ткач.)

Влияние солености среды обитания на жирнокислотный состав общих липидов амфипод Белого моря // Известия Самарского центра РАН. Т. 1. С. 98–102. (Совместно с Н. П. Ткач, В. Ф. Брызгиным.)

Влияние нефтяного загрязнения на липидный состав амфипод // Фундаментальные исследования. № 12. С. 143–145. (Совместно с Н. П. Ткач.)

Лабораторные работы по биологической химии: учебно-методическое пособие. Петрозаводск: КГПУ. 124 с. (Совместно с А. А. Егоровой.)

2008. Лизосомы и лизосомальные ферменты рыб. М.: Наука. 284 с. (Совместно с Н. Н. Немовой.)

2009. Difference of biochemical responses of subtidal and intertidal mussels to anoxia and salinity stress // Arctic frontiers. The age of the Arctic. Norway, Trømсе. 2009. P. 107. (Совместно с V. S. Amelina.)

2010. Влияние гельминтной инвазии на липидный обмен бокоплавов Белого моря // Паразитология. Т. 44, вып. 2. С. 128–134. (Совместно с Н. П. Ткач, Е. С. Керц.)

Searching of the biologically active substances that mediate intra- and interspecific competition between epibentic organisms. Investigation on the example of the White Sea fouling communities // Current problems of physiology and biochemistry of aquatic organisms. Vol. II. Arctic and Sub-Arctic biological resources – potential for biotechnology // Collected scientific papers of the first international seminar and PhD Workshop. Petrozavodsk: KarRC RAS. P. 32–33. (Совместно с V. V. Khalaman, V. S. Skidchenko, M. A. Daugavet.)

Saltwater mussels (Family Mytilidae) – prospective source of high active hydrolytic enzymes // Current problems of physiology and biochemistry of aquatic organisms. Vol. II. Arctic and Sub-Arctic biological resources – potential for biotechnology // Collected scientific papers of the first international seminar and PhD Workshop. Petrozavodsk: KarRC RAS. P. 100–101. (Совместно с V. S. Skidchenko.)

2011. Биологический синтез белка: учебное пособие. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 22 с. (Совместно с А. А. Егоровой.)

Воздействие экскреторно-секреторных продуктов некоторых беломорских организмов обрастателей на биохимические показатели мидии съедобной *Mytilus edulis* (Mollusca: Bivalvia) // Известия РАН. Сер. биол. № 6. С. 670–683. (Совместно с В. С. Скидченко, М. Ю. Крупновой, В. В. Халаманом.)

2012. Биохимические аспекты паразито-хозяйственных отношений в условиях трансформированных водоемов, на примере паразитов щуки цестод рода *Triaenophorus* // Биота северных озер в условиях антропогенного воздействия. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 88–94. (Совместно с М. Ю. Крупновой.)

Активность лизосомальных ферментов в органах рыб // Биота северных озер в условиях антропогенного воздействия. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 143–150. (Совместно с С. А. Такшеевым, Е. А. Вдовиченко.)

Спектр изоформ кислой дезоксирибонуклеазы в тканях мидий *Mytilus edulis* в условиях модельной интоксикации нефтепродуктами // Труды Карельского научного центра РАН. № 2. С. 131–138. (Совместно с В. С. Скидченко, Н. Н. Немовой.)

Витамины, их роль в процессах жизнедеятельности организмов: учебное пособие. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 136 с. (Совместно с Д. Н. Морозовым.)

2013. Effect of heavy metals and temperature on the activity of some lysosomal enzymes of the White Sea mussels *M. edulis* // The FEBS Journal. Vol. 280, suppl. 1. P. 584. (Совместно с E. Vdovichenko.)

Сравнительная характеристика активности лизосомальных гликозидаз у щук, обитающих в водоемах с разным уровнем антропогенной нагрузки // Фундаментальные исследования. № 4 (часть 5). С. 1134–1138. (Совместно с Е. А. Вдовиченко.)

2014. Влияние техногенных вод Костомукшского горно-обогатительного комбината на активность лизосомальных ферментов плотвы // Труды Карельского научного центра РАН. № 5. С. 167–173. (Совместно с Е. А. Вдовиченко.)

2015. Эколого-биохимические аспекты паразито-хозяйственных отношений в трансформированных водоемах (на примере цестоды *Triaenophorus nodulosus* и ее хозяина щуки обыкновенной *Esox lucius*) // Известия РАН. Сер. биол. № 3. С. 302–309. (Совместно с М. Ю. Крупновой, Е. П. Иешко, Л. В. Аникиевой, Д. И. Лебедевой.)

Lysosomal glycosidases and their role in adaptive responses of marine mollusks to petroleum pollution // Toxicology letters. Vol. 238, no. 2S. P. S364. (Совместно с Е. А. Vdovichenko, I. N. Bakhmet.)

Лизосомальные ферменты в эколого-биохимических адаптациях мидий и амфипод Канда-лакшского залива Белого моря // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Серия Естественные и технические науки. № 6(151). С. 22–27. (Совместно с Г. А. Шкляревич, Е. А. Вдовиченко, В. Ю. Дивненко.)

Активность лизосомальных нуклеаз у молоди лосося *Salmo salar* L. разных возрастных групп // Труды Карельского научного центра РАН. № 11. С. 92–98. (Совместно с Е. А. Вдовиченко, Д. А. Ефремовым, А. Е. Веселовым.)

Биохимический ответ мидий *Mytilus edulis* L. Белого моря на быстрое изменение температуры среды // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Т. 51, № 5. С. 331–339. (Совместно с Н. Н. Фокиной, Л. А. Лысенко, И. В. Суховской, Е. А. Вдовиченко, Е. В. Борвинской, Н. П. Канцеровой, М. Ю. Крупновой, Т. Р. Руоколайнен, Л. П. Смирновым, И. Н. Бахметом, Н. Н. Немовой.)

2016. Активность лизосомальных гидролаз (протеиназы и нуклеазы) в органах лосося (*Salmo salar* L.) из р. Индера // Труды Карельского научного центра РАН. № 11. С. 39–47. (Совместно с М. Ю. Крупновой, Е. А. Вдовиченко, Н. Н. Немовой, Д. А. Ефремовым, А. Е. Веселовым.)

2017. Оценка состояния организма и токсичности веществ по биохимическим показателям // Труды Карельского научного центра РАН. № 9. С. 84–97. (Совместно с А. Л. Рабиновичем, А. Р. Lyubartsev, N. Quirke, V. A. Lobaskin.)

2018. Кислые гидролазы лизосом в приспособительных реакциях сельди *Clupea pallasii marisalbi* Berg (Clupeidae) из разных заливов Белого моря // Принципы экологии. Т. 7, № 4(29). С. 65–76. (Совместно с Е. А. Буэй, С. А. Мурзиной, Н. Н. Немовой.)

2019. The influence of sodium lignosulfonate on the lipid composition in the invasive amphipod *Gmelinoides fasciatus* Stebbing of lake Onego // Inland Water Biology. Vol. 12, no. 2. P. 240–247. (Совместно с N. P. Tkach, N. M. Kalinkina.)

The effect of *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda: Bothriocephalidae) infection on some biochemical parameters of the liver of *Perca fluviatilis* // J. Parasitic Diseases. Vol. 43, iss. 4. P. 566–574. (Совместно с Ekaterina V. Borvinskaya, Irina V. Sukhovskaya, Lev P. Smirnov, Albina A. Kochneva, Aleksey N. Parshukov, Marina Yu. Krupnova, Elizaveta A. Buoy, Maria V. Churova.)

Активность лизосомальных ферментов в органах колюшки трехиглой из разных биотопов Кандалакшского залива Белого моря в период нереста // Труды Карельского научного центра РАН. 2019. № 6. С. 44–56. (Совместно с Е. А. Буэй, Д. Л. Лайусом.)

2021. Lysosomal enzymes in adaptive responses of Cestodes of the genus *Triaenophorus* // Паразитология. Т. 55, № 2. С. 91–100. (Совместно с Е. Р. Ieshko, M. Yu. Krupnova, L. V. Anikieva, D. I. Lebedeva.)

Участие кислых гидролаз в адаптациях молоди трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L. Белого моря // Труды Карельского научного центра РАН. № 11. С. 69–79. (Совместно с Е. А. Буэй, М. Ю. Крупновой, Н. Н. Немовой, Д. Л. Лайусом.)

2022. Активность лизосомальных ферментов в органах беломорских мидий *Mytilus edulis* L. под воздействием сырой нефти в условиях различной солености // Труды Карельского научного центра РАН. № 8. С. 50–64. (Совместно с И. Н. Бахметом, С. А. Мурзиной.)

2023. Участие лизосомальных гликозидаз в адаптивных реакциях мидий *Mytilus edulis* L. к воздействию никеля при изменяющейся солености воды // Труды Карельского научного центра РАН. № 7. С. 61–72. (Совместно с Е. А. Буэй, И. Н. Бахметом, С. А. Мурзиной.)

2025. Сезонная динамика и индивидуальная изменчивость лизосомальных ферментов в органах радужной форели при садковом выращивании // Труды Карельского научного центра РАН. № 3. С. 52–63. (Совместно с С. А. Мурзиной.)

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

(требования к работам, представляемым к публикации
в «Трудах Карельского научного центра Российской академии наук»)

«Труды Карельского научного центра Российской академии наук» (далее – Труды КарНЦ РАН) публикуют результаты завершённых оригинальных исследований в различных областях современной науки: теоретические и обзорные статьи, сообщения, материалы о научных мероприятиях (симпозиумах, конференциях и др.), персоналии (юбилеи и даты, 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 учётом научной значимости и актуальности представленных материалов. Редколлегия серий и отдельных выпусков Трудов КарНЦ РАН оставляет за собой право возвращать без регистрации рукописи, не отвечающие настоящим правилам.

При получении редакцией рукопись регистрируется (в случае выполнения авторами основных правил ее оформления) и направляется на отзыв рецензентам. Отзыв состоит из ответов на типовые вопросы анкеты и может содержать дополнительные расширенные комментарии. Кроме того, рецензент может вносить замечания и правки в текст рукописи. Авторам высылаются электронная версия анкеты и комментарии рецензентов. Доработанный экземпляр автор должен вернуть в редакцию вместе с первоначальным экземпляром и ответом на все вопросы рецензента не позднее чем через месяц после получения рецензии. Перед опубликованием авторам высылаются 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.

Объём рукописи (включая таблицы, список литературы, подписи к рисункам, рисунки) не должен превышать: для обзорных статей – 30 страниц, для оригинальных – 25, для сообщений – 15, для хроники и рецензий – 5–6. Объём рисунков не должен превышать 1/4 объёма статьи. Рукописи большего объёма (в исключительных случаях) принимаются при достаточном обосновании по согласованию с ответственным редактором.

При оформлении рукописи применяется полуторный межстрочный интервал, шрифт Times New Roman, кегль 12, выравнивание по обоим краям. Размер полей страницы – 2,5 см со всех сторон. Все страницы, включая список литературы и подписи к рисункам, должны иметь сплошную нумерацию в нижнем правом углу. Страницы с рисунками не нумеруются.

Рукописи подаются в электронном виде в формате MS Word 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:

УДК 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 клейках (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. 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 картой более мелкого масштаба, 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 Dulldurga:

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. 3, 2025

EXPERIMENTAL BIOLOGY

TABLE OF CONTENTS

REVIEWS

T. G. Shibaeva, A. F. Titov. IS PHOTOPERIOD STRESS ALWAYS HARMFUL? 5

EXPERIMENTAL ARTICLES

M. V. Zaretskaya, O. M. Fedorenko. TRANSCRIPTIONAL ACTIVITY OF THE *CLF* METHYLTRANSFERASE GENE INVOLVED IN THE CONTROL OF FLOWERING TIME DURING THE VERNALIZATION PROCESS OF *ARABIDOPSIS THALIANA* IN NORTHERN POPULATIONS 23

E. S. Kholoptseva, N. M. Kaznina, Yu. V. Batova, A. F. Titov. PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL PARAMETERS OF *SAREPTA MUSTARD* PLANTS UNDER SEPARATE AND SIMULTANEOUS ACTION OF ZINC SURPLUS AND LOW TEMPERATURE 32

I. E. Malysheva, L. V. Topchieva, O. V. Balan, E. L. Tikhonovich. ANALYSIS OF THE EXPRESSION OF THE GENES REGULATING IMMUNE RESPONSE AND INFLAMMATION IN PERIPHERAL BLOOD LEUKOCYTES OF PATIENTS WITH PULMONARY SARCOIDOSIS DURING CHRONIC COURSE OF THE DISEASE 43

R. U. Vysotskaya, S. A. Murzina. SEASONAL DYNAMICS AND VARIABILITY OF LYSOSOMAL ENZYME ACTIVITIES IN ORGANS OF CAGE-REARED RAINBOW TROUT 52

A. E. Yakimova. A STUDY OF SMALL MAMMAL POPULATIONS IN ABANDONED FARMLANDS OF THE REPUBLIC OF KARELIA WITHIN A NATURAL FIELD EXPERIMENT 64

I. I. Okulova, Yu. A. Berezina, M. A. Perevozchikova, I. A. Domsy. MORPHOMETRIC AND MORPHOLOGICAL INDICES IN PARENCHYMATOUS ORGANS AND BLOOD OF AMERICAN MINK (*NEOGALE VISON*) WITH PLASMOCYTOSIS UNDER THE INFLUENCE OF A *BACILLUS SUBTILIS* PROBIOTIC 77

E. M. Matveeva, D. S. Kalinkina, A. A. Sushchuk. TESTING MODERN METHODS FOR POPULATION CONTROL OF THE POTATO CYST NEMATODE – A DANGEROUS POTATO PEST 90

S. V. Bugmyrin, A. V. Korosov, L. A. Bespyatova, N. A. Lyutikova, T. L. Burdova, S. A. Lapina. NUMBERS OF *IXODES PERSULCATUS* (ACARI, IXODIDAE) LARVAE AND NYMPHS FEEDING ON SMALL MAMMALS DURING THE SEASON IN THE MID-BOREAL SUBZONE OF KARELIA 99

M. A. Perevozchikova, A. A. Sergeev, I. A. Domskiy, A. V. Economov, M. A. Dolgikh, A. V. Dolgikh. AGE-SPECIFIC ERYTHROCYTE PARAMETERS IN MALE WILD BOARS *SUS SCROFA* (LINNAEUS, 1758) 112

SHORT COMMUNICATIONS

M. V. Matantseva, S. A. Simonov, A. Yu. Kretova. EXTRA-PAIR PATERNITY RATE OF WILLOW WARBLERS ON KOLA PENINSULA 126

D. A. Atorin, G. A. Zhulai, L. V. Topchieva, I. V. Kurbatova, O. P. Dudanova. BALANCE OF TREG AND TH17 CELLS IN PERIPHERAL BLOOD OF PATIENTS WITH ULCERATIVE COLITIS 132

DATES AND ANNIVERSARIES

Rimma U. Vysotskaya (on the 80th anniversary) 142

INSTRUCTIONS FOR AUTHORS 148

Научный журнал

**Труды Карельского научного центра
Российской академии наук**
№ 3, 2025

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 коммуникаций
Регистрационная запись ПИ № ФС 77-72429 от 28.02.2018 г.

Редактор А. И. Мокеева
Компьютерная верстка Л. Э. Бюркланд

Подписано в печать 23.05.2025. Дата выхода 31.05.2025. Формат 60x84^{1/8}.
Печать офсетная. Уч.-изд. л. 18,1. Усл. печ. л. 18,1.
Тираж 100 экз. Заказ 851. 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
185030, г. Петрозаводск, пр. А. Невского, 50