

Карельский научный центр  
Российской академии наук

# **ТРУДЫ**

## **КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК**

№ 6, 2016

Серия ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ БИОЛОГИЯ

Петрозаводск  
2016

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

Редакционный совет

А. М. АСХАБОВ, академик РАН, д. г.-м. н., проф.; Т. ВИХАВАЙНЕН, доктор истории, проф.; А. В. ВОРОНИН, д. т. н., проф.; С. П. ГРИППА, к. г. н., доцент; Э. В. ИВАНТЕР, член-корр. РАН, д. б. н., проф.; А. С. ИСАЕВ, академик РАН, д. б. н., проф.; А. М. КРЫШЕНЬ (зам. главного редактора), д. б. н.; Е. В. КУДРЯШОВА, д. флс. н., проф.; В. В. МАЗАЛОВ, д. ф.-м. н., проф.; И. И. МУЛЛОНЕН, д. фил. н., проф.; Н. Н. НЕМОВА, член-корр. РАН, д. б. н., проф.; В. В. ОКРЕПИЛОВ, академик РАН, д. э. н.; О. Н. ПУГАЧЕВ, член-корр. РАН, д. б. н.; Ю. В. САВЕЛЬЕВ, д. э. н.; Д. А. СУБЕТТО, д. г. н.; Н. Н. ФИЛАТОВ, член-корр. РАН, д. г. н., проф.; В. В. ЩИПЦОВ, д. г.-м. н., проф.

Editor-in-Chief  
A. F. TITOV, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.

Editorial Council

A. M. ASKHABOV, RAS Academician, DSc (Geol.-Miner.), Prof.; N. N. FILATOV, RAS Corr. Fellow, DSc (Geog.), Prof.; S. P. GRIPPA, PhD (Geog.), Assistant Prof.; A. S. ISAEV, RAS Academician, DSc (Biol.), Prof.; E. V. IVANTER, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.; A. M. KRYSHEN' (Deputy Editor-in-Chief), DSc (Biol.); E. V. KUDRYASHOVA, DSc (Phil.), Prof.; V. V. MAZALOV, DSc (Phys.-Math.), Prof.; I. I. MULLONEN, DSc (Philol.), Prof.; N. N. NEMOVA, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.; V. V. OKREPILOV, RAS Academician, DSc (Econ.); O. N. PUGACHYOV, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.); Yu. V. SAVELIEV, DSc (Econ.); V. V. SHCHIPTSOV, DSc (Geol.-Miner.), Prof.; D. A. SUBETTO, DSc (Geog.); T. VIHAVAINEN, PhD (Hist.), Prof.; A. V. VORONIN, DSc (Tech.), Prof.

Редакционная коллегия серии «ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ БИОЛОГИЯ»

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

Editorial Board of the Experimental Biology Series

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

ISSN 1997-3217 (печатная версия)  
ISSN 2312-4504 (онлайн-версия)

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>

© Карельский научный центр РАН, 2016  
© Институт биологии Карельского  
научного центра РАН, 2016  
© Институт леса Карельского научного  
центра РАН, 2016

## ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 631.6:631.4:061.62 (470.22)

### КОРЗИНСКИЙ НАУЧНЫЙ СТАЦИОНАР – ПОЛВЕКА НА СЛУЖБЕ НАУКЕ

**И. А. Дубровина, Т. В. Богданова**

*Институт биологии Карельского научного центра РАН*

Статья посвящена истории основания Корзинского научного стационара Института биологии Карельского научного центра РАН и научным исследованиям на нем. Освещены основные научные направления работы стационара, наиболее важные результаты комплексных исследований, приведена обширная библиография.

**Ключевые слова:** мелиорация; освоение торфяных почв; многолетние наблюдения; полевой опыт; научный стационар.

#### **I. A. Dubrovina, T. V. Bogdanova. KORZA RESEARCH STATION – HALF A CENTURY AT THE SERVING OF SCIENCE**

The paper dwells upon the foundation history and scientific research at the Korza Research Station of the Institute of Biology, Karelian Research Centre RAS. The station's key research areas and major outcomes of multi-disciplinary research are described; extensive bibliography is provided.

**Keywords:** reclamation; conversion of peat soils; long-term observations; field experiment; research station.

#### **История освоения территории и создания стационара**

Площадь Корзинской низины невелика – около 2000 га. Территория принадлежит ЗАО «Эссойла». До 1992 года это был совхоз «Эссойльский», основанный в 1956 г. По воспоминаниям главного мелиоратора Г. И. Стрелкиной, совхоз был одним из самых отсталых, с бесчисленными мелкими крестьянскими

наделами, разбросанными на десятки километров. А рядом простиралась Корзинская низина с ее местами улучшенными сенокосами и перспективными низинными и переходными болотами и заболоченными минеральными землями. С 1958 года началось предварительное осушение земель Корзинской низины, с 1962 года – планомерное ее осушение и освоение. Работы первого этапа были завершены лишь к 1980 году. Участок осушался

преимущественно открытой сетью дрен (расстояние между дренами составляло 20 и 40 м), а также закрытым дренажем (41 % всех площадей сельхозугодий). Строительная глубина дрен 1,2–1,4 м. Начиная с 1982 года в совхозе были снижены объемы осушения новых площадей, и первоочередное внимание уделялось окультуриванию ранее осушенных земель. На 1984 год общая площадь осушенных земель составила 3670 га, в том числе сельхозугодий – 3070 га, пашни – 2519 га, сенокосов – 440 га, пастбищ – 111 га. В настоящее время ЗАО «Эссойла» – одно из крупнейших сельскохозяйственных предприятий республики, специализируется на производстве продукции животноводства. Осушенные торфяники используются под посевы многолетних трав как основная кормовая база.

Корзинский опытно-мелиоративный научный стационар был организован в 1962 году под руководством д. т. н. И. М. Нестеренко (зав. лаб. мелиорации и агрохимии) на землях совхоза «Эссойльский» при поддержке д. б. н. С. Н. Дроздова (директор Института биологии с 1961 по 1995 год). Это были три домика-вагончика на берегу озера Сямозеро. Первые исследования на Корзинской низине приходятся на начало комплексных работ по проблемам классификации и районирования болот, разработки теоретических основ осушения и освоения мелиоративного фонда Европейского Севера. Инициаторами их проведения стали выдающиеся исследователи болот чл.-корр. АН СССР Н. И. Пьявченко (председатель президиума КФ АН СССР с 1968 по 1976 год) и д. б. н. В. Д. Лопатин (зав. лаб. геоботаники до 1974 г.). Первым научным руководителем Корзинского ОМС была к. с.-х. н. В. А. Бухман (лаб. мелиорации и агрохимии). Осушение и освоение земель Корзинского ОМС на площади 320 га проведено в 1962–1965 годах преимущественно закрытым дренажем. На глинистых почвах первичное осушение и окультуривание проведено ложбинами с последующим переходом на закрытый дренаж. В 1988 году частично была проведена реконструкция дренажной сети [Карпечко, Нестеренко, 1996]. В 1983 году в Эссойле сдали в эксплуатацию целый «академгородок» площадью 1,5 га: лабораторный корпус площадью 240 кв. м, 16 домиков для сотрудников, гараж, склад удобрений, вегетационный домик. Долгие годы заведовал стационаром Э. П. Левонен (с 2003 г. – Е. Э. Кабанен). В комплексных программах исследований принимали участие специалисты лабораторий мелиорации и агрохимии, геоботаники и растительных ресурсов, почвоведения и агрохимии (экологии

и географии почв), паразитологии, болотоведения Института биологии, смежные лаборатории Института леса и Института водных проблем Севера Карельского научного центра РАН. Кроме карельских ученых в научных исследованиях, сборе материалов принимали участие коллеги из Москвы, Санкт-Петербурга, Белоруссии. Посещали стационар и зарубежные исследователи из Финляндии, Швеции, Мексики, Венгрии, США. На Корзинском стационаре проходили почвенные экскурсии Международного конгресса почвоведов (Москва, 1974) [Путеводитель..., 1974] и VI Съезда общества почвоведов им. В. В. Докучаева (Петрозаводск, 2012) [Богданова, Соломатова, 2012].

### **Научные исследования на Корзинском стационаре**

Корзинская низина (болотный массив Льеже-суо; 61°49' с. ш., 33°10' в. д.) расположена в среднетаежной зоне Карелии на северо-западной окраине Шуйско-Сямозерской озерно-ледниковой равнины. Она представляет собой западный сектор Шуйской аккумулятивной озерно-ледниковой впадины, ограниченной с севера южным всхолмленным побережьем Сямозера, а с запада – высоким озем, протягивающимся с севера на юг от Сямозера к Вагатозеру. Водное питание осуществляется за счет грунтовых напорных и безнапорных вод со стороны озер Сямозеро и Ахвенъярви. Основными подстилающими породами служат озерно-ледниковые ленточные глины. В северо-западной части низины, прилегающей к участкам расчлененного рельефа в виде озовых и камовых холмов и моренных гряд, подстилающими породами являются песчаные и супесчаные моренные и флювиогляциальные отложения. На большей части низины эти легкие по механическому составу отложения покрыты глинами мощностью от 2 до 15 метров.

В геоботаническом отношении район относится к округу елово-сосновых лишайниково-зеленомошных лесов Сунско-Шуйского водораздела. Озерная равнина занята сосняками травяно-сфагновыми и смешанным мелколесьем, производным от осоково-долгомошных, хвощево-сфагновых и травяно-болотных ельников. Лугово-болотные массивы расположены по частным обширным понижениям. Они сложены тяжелыми голубыми глинами, как правило, покрытыми маломощной торфяной залежью; наибольшее распространение имеет лесотопяная низинная залежь [Раменская, 1964; Елина, 1977]. Накопление торфа началось 8,5 тыс. лет назад, верхний слой датируется

4,7–2,9 тыс. лет. Залежь сложена преимущественно осоковым и лесотопяным торфом, степень разложения 25–35 %. Зольность верхних слоев 5–9 %, в нижних достигает 27 % (за счет железненных прослоек) [Елина, 1981].

Корзинская низина расположена в южном агроклиматическом районе республики. Это самый теплый район с наиболее благоприятными условиями климата, с мягкой и короткой зимой и наиболее длительным и солнечным вегетационным периодом. Средняя температура воздуха января  $-10...-11^{\circ}\text{C}$ , июля  $+16,0...+16,5^{\circ}\text{C}$ . Продолжительность безморозного периода 105–115 дней, с конца мая до середины сентября. Сумма эффективных температур  $1400-1450^{\circ}\text{C}$ . Количество осадков в год 650–725 мм, за вегетационный период – 200–225 мм. Устойчивый снежный покров залегает 145–155 дней, с конца ноября до середины апреля, высота его 35–55 см, на защищенных участках до 60–70 см. Данные термические условия в сочетании с более мягкой зимой создают в южной части Карелии благоприятные условия для возделывания сельскохозяйственных культур [Романов, 1961; Агроклиматические ресурсы..., 1974; Атлас..., 1989].

С момента освоения научные исследования на стационаре велись сразу в нескольких направлениях. Сотрудники лаборатории мелиорации и агрохимии изучали гидрологические условия почв Корзинской низины. Исследовалось влияние мелиорации на водно-физические свойства почвогрунтов, водный баланс и теплообмен осушенных территорий. Круглогодичные наблюдения проводились операторами-наблюдателями, ежедневно производившими измерения на пунктах. По результатам многолетних наблюдений были разработаны наиболее оптимальные схемы дренажа для различных почвенно-гидрологических условий, мероприятия по регулированию водного режима осушенных территорий. Многоплановые исследования внесли общетеоретический вклад в развитие мелиорации на Севере Нечерноземной зоны [Нестеренко, 1979, 1982; Карпечко, Нестеренко, 1983, 1996; Нестеренко и др., 1983; Карпечко, 1986, 1988].

Первые исследования агрохимических, биохимических свойств и плодородия торфяников Корзинской низины, их изменения под влиянием осушения организовывались под научным руководством к. с.-х. н. В. А. Бухман. В 1963–1966 гг. на Корзинском ОМС ею разрабатывались приемы освоения и повышения плодородия торфяных почв, применение различных схем удобрения, известкования и вспашки. Также изучался вопрос о возможности и целесообразности

возделывания пропашных культур и травосмесей на осушенных торфяниках, введения севооборотов. Было показано, что наиболее рентабельной культурой для освоенных торфяников являются многолетние травы [Бухман, Цыба, 1967]. Это послужило началом большого блока работ по изучению формирования луговых агрофитоценозов на мелиорированных землях, которые осуществлялись специалистами лаборатории геоботаники и растительных ресурсов под руководством д. б. н. В. Д. Лопатина, а затем к. б. н. А. И. Михкиева. Исследовались структура и динамика биогеоценозов сеяных лугов разного возраста и состава, развивающихся в различных экологических и агротехнических условиях. Многолетние стационарные наблюдения выявили закономерности флюктуационных и сукцессионных изменений луговых сообществ, их зависимость от климатических условий, антропогенного воздействия и биологического ритма развития растений [Зайкова, Елисеева, 1978; Ларионова и др., 1978; Елисеева, Козлов, 1981; Ларионова, 1981; Козлов и др., 1982; Ларионова и др., 1985; Козлов, Елисеева, 1985; 1986]. Большое внимание уделялось вопросам продуктивности луговых агроценозов при различных режимах удобрения и многоукосного использования [Козлов, Ларионова, 1978; Елисеева, Козлов, 1982; Калинина и др., 1983; Козлов и др., 1983]. Ввиду того, что химический состав луговых растений является основой для определения их кормового достоинства, изучались показатели кормовой и энергетической ценности фитомассы, а также зольный и микроэлементный состав трав [Михкиев и др., 1978; Михкиев, Козлов, 1979; Егорова и др., 1981; Холопцева и др., 1984; Калинина и др., 1987]. В 1980 году на стационаре был заложен коллекционный питомник, где вели подбор наиболее перспективных видов многолетних трав для осушенных торфяных почв. Производилось сортоиспытание различных видов трав, в том числе местной селекции [Калинина и др., 1982, 1983; Козлов, 1983; Лайдинен, 1988].

Под руководством Г. И. Соловьевой (зав. лаб. паразитологии с 1964 по 1987 год, зав. лаб. фитогельминтологии с 1987 по 1992 год) исследовали сообщества почвенных нематод под сеяными лугами осушенных торфяных почв, их структуру и численность. Показана динамика изменчивости видового состава нематод от смены экологических условий среды. Изучены особенности формирования сообществ почвенных нематод в зависимости от различных агрохимических показателей торфяной почвы [Соловьева и др., 1976, 1978; Макаревская, 1979; Соловьева, Груздева, 1979; Соловьева

и др., 1981; Груздева, 1981, 1983; Груздева, Соловьева, 1985; Груздева и др., 1987]. Впервые был поставлен вопрос о биоиндикационной роли почвенных нематод [Соловьева, 1985], использовании методов многомерного статистического анализа для оценки влияния минеральных удобрений на нематод торфяных почв [Груздева и др., 1985]. С 1992 г. сотрудниками группы фитонематологии, вошедшей в состав лаборатории паразитологии животных и растений, были продолжены мониторинговые исследования изменений, происходящих в сообществах почвообитающих нематод сеяного луга при различных схемах применения удобрений [Груздева, Харин, 1997; Груздева, 2000; Груздева и др., 2007].

Большой вклад в развитие почвенных исследований на Корзинском стационаре внесли сотрудники лаборатории почвоведения и агрохимии (с 1992 г. лаб. экологии и географии почв) под руководством к. б. н. А. А. Стрелковой (зав. лаб. с 1977 по 1996 год). В 1979 году на осушенных и освоенных участках различной степени окультуренности заложены почвенные разрезы на всю глубину торфяной залежи (250–320 см). Одновременно были заложены полевые опыты по схемам многофакторного эксперимента, разработанным в ВИУА. Большое внимание уделялось проведению многолетних полевых, вегетационных и лабораторных опытов и различных стационарных наблюдений за физико-химическими параметрами, газовым составом воздуха торфяных почв и выносом основных биогенов с дренажными, поверхностными и инфильтрационными водами [Синькевич, 1981; Стрелкова и др., 1983а, б; Стрелкова, Кябелева, 1985; Синькевич, Воронин, 1990]. Исследовалось влияние различных доз минеральных удобрений и извести на агрохимические свойства мелиорированных торфяников в краткосрочных и длительных полевых опытах [Синькевич, 1982, 1986; Марченкова, 1985; Стрелкова и др., 1985; Амозова и др., 1986; Кябелева, 1987; Буторина и др., 1988]. Проводились эксперименты с моделированием почвенных процессов и применением стабильных изотопов  $^{15}\text{N}$  [Синькевич, Буторина, 1982; Буторина, Стрелкова, 1985; Буторина и др., 1986]. В комплексной оценке почвенного плодородия сотрудниками лаборатории изучалось изменение микробиологических свойств осушенных торфяников, их ферментативной активности [Ершов, 1981, 1985, 1987, 1988]. Применялись методы математического моделирования для прогнозирования сроков начала вегетации и продуктивности многолетних трав [Толстогузов, 1992]. Изучение скорости трансформации

и минерализации органического вещества, особенностей изменения химического состава, физико-химических и агрохимических свойств торфяных почв при их освоении и сельскохозяйственном использовании позволили обосновать основные этапы эволюции осушенных торфяных почв Европейского Севера [Синькевич, 1997]. Многие годы, тесно сотрудничая со специалистами совхоза «Эссоильский», ученые КарНЦ РАН выпускали сборники практических рекомендаций по повышению плодородия торфяных почв и интенсификации производства зеленых кормов в совхозе [Рекомендации...].

В период с середины 1990-х годов до начала 2000-х интенсивность исследовательских работ на Корзинском научном стационаре существенно снизилась, многие работы были прекращены (в т. ч. закрылись полевые опыты), что связано с объективными экономическими проблемами и изменениями как в Институте биологии, так и в совхозе «Эссоильский». Но, несмотря на трудности, стационар продолжал существовать как уникальная база для научных исследований. В 2000–2002 годах на стационаре возобновились вегетационные опыты по влиянию тяжелых металлов на растения [Ларионова и др., 2006]. Продолжается изучение луговых сообществ мелиорированных территорий Корзинской низины, влияния мозаичности почвенного покрова на видовое разнообразие луговой растительности [Юркевич, 2009]. Изучается роль климатических и антропогенных факторов в становлении комплексов фитонематод под луговой растительностью, сформировавшейся в течение десятилетий на сеяных лугах мелиорированных торфяников [Груздева и др., 2010]. С 2003 года на базе стационара началось изучение варьирования почвенных свойств [Сидорова, 2009, 2011]. В 2004–2005 годах совместно с учеными из Почвенного института им. В. В. Докучаева и МГУ (Москва) проводились работы по полевой апробации новой классификации почв России. Произведена крупномасштабная почвенная съемка территории ЗАО «Эссойла», по результатам которой составлена почвенная карта и проведена агропроизводственная группировка почв Корзинской низины в классификации 2004 года [Тонконогов и др., 2005; Дубровина, 2009, 2010]. В 2010 году в рамках совместного проекта с Агрофизическим институтом (Санкт-Петербург) на осушенных торфяниках отбирались пробы для определения эмиссии закиси азота [Рижия и др., 2013]. В настоящее время на стационаре проводятся полевые агрохимические опыты [Юркевич, 2014] и модельный эксперимент

[Красильников, 2015]. Осуществляется построение моделей устойчивого землепользования, адаптированных к конкретным почвенно-ландшафтным условиям [Дубровина, 2015а, б], и составление агропроизводственных групп почв.

Комплексные исследования на Корзинском научном стационаре проводились более 20 лет, обобщен огромный научный и научно-практический материал, опубликованный в 15 тематических сборниках, монографиях и практических рекомендациях. По результатам исследований на Корзинском научном стационаре были защищены три докторские [Лопатин, 1971; Нестеренко, 1982; Синькевич, 1997] и десять кандидатских диссертаций [Макаревская, 1979; Ларионова, 1981; Груздева, 1983; Марченкова, 1985; Кябелева, 1987; Карпечко, 1988; Лайдинен, 1988; Толстогузов, 1992; Дубровина, 2010; Сидорова, 2011].

## Литература

*Агроклиматические ресурсы Карельской АССР.* Л.: Гидрометеиздат, 1974. 115 с.

Амозова М. П., Стрелкова А. А., Марченкова Н. Е. Влияние различных доз фосфорных удобрений на содержание фосфатов в торфяных низинных почвах // Почвенно-мелиоративные исследования в Карелии / Под ред. И. М. Нестеренко. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1986. С. 84–93.

*Атлас Карельской АССР.* М.: ГУГК СССР, 1989. 40 с.

Богданова Т. В., Соломатова Е. А. Корзинская низина. Корзинский научный стационар. Путеводитель почвенной экскурсии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. 28 с.

Буторина М. А., Стрелкова А. А. Превращение азота в системе почва–растение (опыты с <sup>15</sup>N) // Влияние мелиорации на состав и свойства торфяных почв / Под ред. А. А. Стрелковой. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1985. С. 17–22.

Буторина М. А., Стрелкова А. А., Кашеварова Т. П. Влияние окультуривания на фракционный состав азота низинных торфяных почв Карелии // Окультуривание почв и применение удобрений в Карелии / Под ред. В. М. Заварзина. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1988. С. 5–17.

Буторина М. А., Стрелкова А. А., Кашеварова Т. П. Использование азотных удобрений многолетними травами второго года жизни на торфяно-перегнойных почвах (опыт с <sup>15</sup>N) // Почвенно-мелиоративные исследования в Карелии / Под ред. И. М. Нестеренко. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1986. С. 93–97.

Бухман В. А., Цыба М. М. Агрохимические свойства и плодородие торфяных почв Карелии. Петрозаводск: Карел. кн. изд., 1967. 105 с.

Груздева Л. И. Изменение фауны почвенных нематод под действием азотных и фосфорных удобрений // Продуктивность торфяных почв под луговыми агроценозами / Под ред. В. Д. Лопатина. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1981. С. 64–78.

Груздева Л. И. Нематоды торфяных почв в различных агроэкологических условиях: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1983. 18 с.

Груздева Л. И. Оценка состояния сообществ почвенных нематод при окультуривании выработанного торфяника // Почвоведение. 2000. № 4. С. 478–487.

Груздева Л. И., Соловьева Г. И. Особенности формирования сообществ почвенных нематод при различных агрохимических показателях торфяной почвы // Влияние мелиорации на состав и свойства торфяных почв / Под ред. А. А. Стрелковой. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1985. С. 100–107.

Груздева Л. И., Харин В. Н. Влияние фосфатного режима низинных торфяных почв на сообщества нематод // Почвоведение. 1997. № 6. С. 717–722.

Груздева Л. И., Соловьева Г. И., Харин В. Н. Оценка влияния минеральных удобрений на нематод торфяных почв по моделям многомерного статистического анализа // Принципы и методы экологической фитонематологии. Петрозаводск: Карелия, 1985. С. 124–131.

Груздева Л. И., Соловьева Г. И., Ершов В. В. Влияние минеральных удобрений на нематод и микрофлору в торфяных почвах // Почвоведение, 1987. № 11. С. 138–142.

Груздева Л. И., Матвеева Е. М., Коваленко Т. Е. Изменения в комплексах почвенных нематод под влиянием удобрений // Почвоведение. 2007. № 6. С. 756–768.

Груздева Л. И., Матвеева Е. М., Коваленко Т. Е., Сущук 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.

Дубровина И. А. Использование профилно-генетической классификации почв России при крупномасштабном картографировании (на примере почв хозяйства «Эссойла» Республики Карелия): автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Петрозаводск, 2010. 28 с.

Дубровина И. А. Почвенный покров Корзинской низины в новой классификации почв России // Экология и география почв / Под ред. П. В. Красильникова. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. С. 91–105.

Дубровина И. А. Агроэкологическая оценка на основе новой классификации почв России // Земледелие. 2015а. № 2. С. 3–4.

Дубровина И. А. Вариабельность почвенно-экологических индексов в типичных агроландшафтах Южной Карелии // Доклады РАСХН. 2015б. № 6. С. 32–36.

Егорова Г. Ф., Михкиев А. И., Козлов Л. Г. Содержание микроэлементов в фитомассе сеяных лугов // Продуктивность торфяных почв под луговыми агроценозами / Под ред. В. Д. Лопатина. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1981. С. 128–139.

Елина Г. А. Принципы и методы реконструкции и картирования растительности голоцена. Л.: Наука, 1981. С. 56–64.

Елина Г. А. Типы болот Шуйской равнины // Стационарное изучение болот и заболоченных лесов в связи с мелиорацией. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1977. С. 5–19.

*Елисеева Т. С., Козлов Л. Г.* Жизненность сеяных видов трав и продуктивность луговых агроценозов на осушенных торфяных почвах // Почвы Карелии и вопросы их мелиорации / Под ред. А. А. Стрелковой. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1982. С. 109–118.

*Елисеева Т. С., Козлов Л. Г.* Экологический и биоморфологический состав травостоя луговых агроценозов на осушенных торфяных почвах // Продуктивность торфяных почв под луговыми агроценозами / Под ред. В. Д. Лопатина. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1981. С. 99–119.

*Ершов В. В.* Биохимическая активность осушенных низинных торфяных почв // Влияние мелиорации на состав и свойства торфяных почв / Под ред. А. А. Стрелковой. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1985. С. 70–78.

*Ершов В. В.* Действие удобрений на скорость накопления свободных аминокислот в торфяных почвах под многолетними травами // Окультуривание почв и применение удобрений в Карелии / Под ред. В. М. Заварзина. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1988. С. 99–111.

*Ершов В. В.* Действие удобрений на скорость разложения клетчатки в торфяных почвах под многолетними травами // Многолетние травы на мелиорированных землях Карелии / Под ред. А. И. Михкиева. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1987. С. 133–138.

*Ершов В. В.* Изменение микробиологических свойств торфяных почв при окультуривании // Продуктивность торфяных почв под луговыми агроценозами / Под ред. В. Д. Лопатина. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1981. С. 34–46.

*Зайкова В. А., Елисеева Т. С.* Структура фитомассы сеяных лугов // Структура и динамика биогеоценозов сеяных лугов на мелиорированных торфяных почвах / Под ред. В. Д. Лопатина. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1978. С. 86–99.

*Калинина С. И., Лайдинен Г. Ф., Дьяконова А. П., Климова В. А.* Химический состав многолетних злаковых трав многоукосного использования // Многолетние травы на мелиорированных землях Карелии / Под ред. А. И. Михкиева. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1987. С. 13–23.

*Калинина С. И., Михкиев А. И., Дьяконова А. П. и др.* Особенности многоукосного использования многолетних злаковых трав на торфяных почвах // Влияние мелиораций на продуктивность почв Карелии / Под ред. И. М. Нестеренко. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1983. С. 107–113.

*Калинина С. И., Михкиев А. И., Лайдинен Г. Ф. и др.* Оценка сортов и форм многолетних злаковых трав на торфяной почве при различных способах хозяйственного использования // Почвы Карелии и вопросы их мелиорации / Под ред. А. А. Стрелковой. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1982. С. 118–128.

*Калинина С. И., Михкиев А. И., Лайдинен Г. Ф. и др.* Сортоиспытание многолетних злаковых трав на осушенных торфяных почвах // Влияние мелиораций на продуктивность почв Карелии / Под ред. И. М. Нестеренко. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1983. С. 121–130.

*Карпечко Ю. В.* Исследование водного баланса малых водосборов Корзинской низины // Почвенно-мелиоративные исследования в Карелии / Под ред. И. М. Нестеренко. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1986. С. 23–44.

*Карпечко Ю. В.* Формирование стока с осушаемых водосборов малых рек в Южной Карелии: автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Л., 1988. 16 с.

*Карпечко Ю. В., Нестеренко И. М.* Водный и тепловой режим осушенных болот и заболоченных земель Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1996. 118 с.

*Карпечко Ю. В., Нестеренко И. М.* Формирование стока весеннего половодья на осушенных торфяниках // Влияние мелиораций на продуктивность почв Карелии / Под ред. И. М. Нестеренко. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1983. С. 31–39.

*Козлов Л. Г.* Подбор многолетних трав при залужении осушенных земель // Влияние мелиораций на продуктивность почв Карелии / Под ред. И. М. Нестеренко. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1983. С. 102–106.

*Козлов Л. Г., Елисеева Т. С.* Динамика численности и продуктивность ценопопуляций луговых растений в различных экологических условиях // Почвенно-мелиоративные исследования в Карелии / Под ред. И. М. Нестеренко. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1986. С. 105–116.

*Козлов Л. Г., Елисеева Т. С.* Развитие ценопопуляций тимофеевки луговой и овсяницы луговой в посевах на торфяной почве // Влияние мелиорации на состав и свойства торфяных почв / Под ред. А. А. Стрелковой. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1985. С. 121–128.

*Козлов Л. Г., Ларионова Н. П.* Структура и продуктивность луговых агроценозов на осушенных торфяниках в зависимости от уровня минерального питания // Структура и динамика биогеоценозов сеяных лугов на мелиорированных торфяных почвах / Под ред. В. Д. Лопатина. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1978. С. 105–122.

*Козлов Л. Г., Ларионова Н. П., Заводовская Ж. П.* Продуктивность интенсивно используемых луговых сообществ на осушенных торфяных почвах // Влияние мелиораций на продуктивность почв Карелии / Под ред. И. М. Нестеренко. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1983. С. 113–120.

*Козлов Л. Г., Михкиев А. И., Синькевич Е. И.* Луговые агроценозы на мелиорированных землях. Л.: Наука, 1982. 180 с.

*Красильников П. В.* Устойчивые соединения углерода в почвах: происхождение и функции // Почвоведение. 2015. № 9. С. 1131–1144. doi: 10.7868/s0032180x15090075

*Кябелева Г. К.* Влияние минеральных удобрений на калийный режим торфяных низинных почв Карелии и урожайность многолетних трав: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л.; Пушкин, 1987. 16 с.

*Лайдинен Г. Ф.* Биологические особенности *Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch. и *Alopecurus pratensis* L. при выращивании на торфяных почвах Южной Карелии: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1988. 23 с.



Ларионова Н. П. Особенности формирования луговых агробиоценозов на окультуренной торфяной почве: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1981. 23 с.

Ларионова Н. П., Деккоева Г. Ф., Елисеева Т. С. Парцеллярное расчленение травостоя сеяных лугов на торфяных почвах // Структура и динамика биогеоценозов сеяных лугов на мелиорированных торфяных почвах / Под ред. В. Д. Лопатина. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1978. С. 99–105.

Ларионова Н. П., Козлов Л. Г., Макашкина Т. В. Запасы фитомассы и структура травостоя луговых агроценозов, созданных посевом тимофеевки луговой на осушенном торфянике // Влияние мелиорации на состав и свойства торфяных почв / Под ред. А. А. Стрелковой. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1985. С. 107–120.

Ларионова Н. П., Юркевич М. Г., Сидорова В. А. Изучение фитотоксичности хрома // Агрехимический вестник, 2006. № 5. С. 8–10.

Лопатин В. Д. Закономерности развития болот и лугов и их связь с режимом влажности почвы: докл. ... докт. биол. наук. Петрозаводск, 1971. 52 с.

Макаревская З. С. Нематоды сеяных трав на мелиорированных торфяниках и их адаптации к зимним условиям Карелии: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1979. 16 с.

Марченкова Н. Е. Групповой состав фосфатов и эффективность фосфорных удобрений на торфяных низинных почвах Карелии: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л.; Пушкин, 1985. 24 с.

Михкиев А. И., Козлов Л. Г. Химический состав надземной и подземной фитомассы сеяного луга на осушенных торфяниках // Почвенно-биологические факторы продуктивности сеяных лугов на торфяных почвах / Под ред. В. Д. Лопатина. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1979. С. 105–115.

Михкиев А. И., Козлов Л. Г., Розенберг В. М. Запас энергии в фитомассе луговых агроценозов // Структура и динамика биогеоценозов сеяных лугов на мелиорированных торфяных почвах / Под ред. В. Д. Лопатина. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1978. С. 82–86.

Нестеренко И. М. Мелиорация земель Европейского Севера СССР. Л.: Наука, 1979. 360 с.

Нестеренко И. М. Научное обоснование методов и способов осушения земель Европейского Севера СССР (По материалам исследований в Карельской АССР): автореф. дис. ... докт. техн. наук. Минск, 1982. 48 с.

Нестеренко И. М., Карпечко Ю. В., Вейнберг Л. Н., Дмитриев М. С. Эффективность осушения и регулирования водного режима торфяных и минеральных почв в крайне неблагоприятные по климатическим условиям годы // Влияние мелиораций на продуктивность почв Карелии / Под ред. И. М. Нестеренко. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1983. С. 5–26.

Путеводитель почвенной экскурсии «Лесная зона. Тур 3-Карелия». М.: Наука, 1974. С. 56–67.

Раменская М. Л. Растительность осушающихся лугово-болотных земель Пряжинского района КАССР // Болота и заболоченные

земли Карелии. Петрозаводск: Карелия, 1964. Том XII, вып. 2. С. 150–170.

Рекомендации по повышению эффективности использования осушенных земель и комплексная программа кормопроизводства в совхозе «Эссойльский» на год. Петрозаводск: КФ АН СССР, 1979, 1980, 1981, 1984, 1985.

Рижия Е. Я., Бучкина Н. П., Соломатова Е. А., Балашов Е. В. Прямая эмиссия закиси азота из лугопастбищных почв Северо-Западного Федерального округа Российской Федерации // Агрофизика, 2013. № 1(9). С. 1–7.

Романов А. А. О климате Карелии. Петрозаводск: Карелия, 1961. 140 с.

Сидорова В. А. Геостатистический анализ пространственной неоднородности сельскохозяйственных полей для целей точного земледелия: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Петрозаводск, 2011. 25 с.

Сидорова В. А. Изменение пространственной вариабельности почвенных свойств в результате антропогенного воздействия // Экология и география почв / Под ред. П. В. Красильникова. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. С. 30–47.

Синькевич Е. И. Эволюция и плодородие осушенных торфяных почв Европейского Севера России: автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. СПб.; Пушкин, 1997. 73 с.

Синькевич Е. И. Кальций в торфяных почвах Европейского Севера // Почвенно-мелиоративные исследования в Карелии / Под ред. И. М. Нестеренко. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1986. С. 72–84.

Синькевич Е. И. Обоснование градаций обеспеченности торфяных почв подвижными элементами питания и дозы удобрений под программируемые урожаи многолетних трав на торфяных почвах Карелии // Почвы Карелии и вопросы их мелиорации / Под ред. А. А. Стрелковой. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1982. С. 62–80.

Синькевич Е. И. Химический состав сточных вод с осушенных торфяных почв // Продуктивность торфяных почв под луговыми агроценозами / Под ред. В. Д. Лопатина. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1981. С. 13–34.

Синькевич Е. И., Буторина М. А. Трансформация азота минеральных удобрений на торфяных почвах // Почвы Карелии и вопросы их мелиорации / Под ред. А. А. Стрелковой. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1982. С. 80–103.

Синькевич Е. И., Воронин О. В. Закономерности формирования химического состава и вынос биогенов с поверхностно-ручьевым стоком на торфяно-перегонных почвах // Пути повышения эффективности мелиораций / Под ред. И. М. Нестеренко. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1990. С. 62–76.

Соловьева Г. И. Перспективы изучения биоиндикационной роли почвенных нематод // Принципы и методы экологической фитонематологии. Петрозаводск: Карелия, 1985. С. 131–138.

Соловьева Г. И., Васильева А. П., Груздева Л. И. Свободноживущие и фитопаразитические нематоды северо-запада СССР. Л.: Наука, 1976. 107 с.

Соловьева Г. И., Груздева Л. И. Нематоды мелиорированных торфяников различной степени окультуренности // Почвенно-биологические факторы продуктивности сеяных лугов на торфяных почвах / Под ред. В. Д. Лопатина. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1979. С. 57–74.

Соловьева Г. И., Груздева Л. И., Грабовик А. В. Структура, численность и биомасса комплексов нематод, заселяющих торфяные почвы // Структура и динамика биогеоценозов сеяных лугов на мелиорированных торфяных почвах / Под ред. В. Д. Лопатина. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1978. С. 47–60.

Соловьева Г. И., Груздева Л. И., Макаревская З. С., Грабовик А. В. Роль свободноживущих нематод в формировании педофауны лугов Карелии // Продуктивность торфяных почв под луговыми агроценозами / Под ред. В. Д. Лопатина. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1981. С. 57–64.

Стрелкова А. А., Амозова М. П., Клыкова В. В., Марченкова Н. Е. Эффективность ежегодного и периодического внесения фосфорных удобрений под многолетние травы на торфяных почвах Карелии // Влияние мелиорации на состав и свойства торфяных почв / Под ред. А. А. Стрелковой. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1985. С. 47–53.

Стрелкова А. А., Кябелева Г. К. Влияние различных доз калийных удобрений на содержание калия в торфяных низинных почвах // Влияние мелиорации на состав и свойства торфяных почв / Под ред. А. А. Стрелковой. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1985. С. 5–17.

Стрелкова А. А., Кябелева Г. К., Иванова Л. В., Кашеварова Т. П. Содержание различных форм

калия в торфяных почвах // Влияние мелиораций на продуктивность почв Карелии / Под ред. И. М. Нестеренко. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1983а. С. 39–51.

Стрелкова А. А., Марченкова Н. Е., Амозова М. П., Михкиев А. И. Содержание подвижных форм фосфора в окультуренных торфяных низинных почвах и вынос его с урожаем // Влияние мелиораций на продуктивность почв Карелии / Под ред. И. М. Нестеренко. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1983б. С. 51–61.

Толстогузов О. В. Математическое моделирование продуктивности агрофитоценозов на осушенных землях в условиях недостаточной аэрации почв: автореф. дис. ... канд. физ.-мат. наук. СПб., 1992. 20 с.

Тонконогов В. Д., Лебедева И. И., Герасимова М. И. и др. Корреляция почвенных классификаций. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. 52 с.

Холопцева Н. П., Михкиев А. И., Пуйконен В. Г., Королева Л. Ф. Содержание зольных элементов в луговых многолетних злаках // Формирование луговых агроценозов на мелиорированных землях / Под ред. В. Д. Лопатина. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1984. С. 96–102.

Юркевич М. Г. Горизонтальная структура агроценозов южной Карелии // Экология и география почв / Под ред. П. В. Красильникова. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. С. 105–115.

Юркевич М. Г. Использование фукуса пузырчатого в овощеводстве открытого грунта // Агрохимический вестник. 2014. № 3. С. 30–31.

Поступила в редакцию 11.01.2016

## References

*Agroklimaticheskie resursy Karel'skoi ASSR* [Agroclimatic resources of the Karelian ASSR]. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1974. 115 p.

Amozova M. P., Strelkova A. A., Marchenkova N. E. Vliyanie razlichnykh doz fosfornykh udobrenii na sodержание fosfatov v torfyanykh nizinykh pochvakh [Effect of different doses of phosphate fertilizers on the phosphate content in lowland peat soils]. Pochvenno-meliorativnye issledovaniya v Karelii [Land-reclamation research in Karelia]. Ed. I. M. Nesterenko. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1986. P. 84–93.

*Atlas Karel'skoi ASSR* [Atlas of the Karelian ASSR]. Moscow: GUGK SSSR, 1989. 40 p.

Bogdanova T. V., Solomatova E. A. Korzinskaya nizina. Korzinskii nauchnyi statsionar. Putevoditel' pochvennoi ekskursii [Korzinskaya lowland. Korszinskaya station. Guide to soil excursion]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2012. 28 p.

Butorina M. A., Strelkova A. A. Prevrashchenie azota v sisteme pochva-rastenie (opyty s 15N) [Nitrogen transformation in the soil-plant system (15N experiments)]. Vliyanie melioratsii na sostav i svoistva torfyanykh pochv [The effect of land-reclamation on the content and characteristics of peat soils]. Ed. A. A. Strelkova. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1985. P. 17–22.

Butorina M. A., Strelkova A. A., Kashevarova T. P. Vliyanie okul'turivaniya na fraktsionnyi sostav azota nizinykh torfyanykh pochv Karelii [The effect of cultivation on the fractional composition of nitrogen in lowland peat soils of Karelia]. Okul'turivanie pochv i primeneniye udobrenii v Karelii [Soil cultivation and fertilization in Karelia]. Ed. V. M. Zavarzin. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1988. P. 5–17.

Butorina M. A., Strelkova A. A., Kashevarova T. P. Ispol'zovanie azotnykh udobrenii mnogoletnimi travami vtorogo goda zhizni na torfyano-peregnoinykh pochvakh (opyt s 15N) [The use of nitrogen fertilizers for perennial grasses in the second year on peat-humus soils (15N experiment)]. Pochvenno-meliorativnye issledovaniya v Karelii [Land-reclamation research in Karelia]. Ed. I. M. Nesterenko. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1986. P. 93–97.

Bukhman V. A., Tsyba M. M. Agrokhimicheskie svoistva i plodorodie torfyanykh pochv Karelii [Agrochemical characteristics and fertility of peat soils in Karelia]. Petrozavodsk: Karel. kn. izd., 1967. 105 p.

Dubrovina I. A. Ispol'zovanie profil'no-geneticheskoi klassifikatsii pochv Rossii pri krupnomasshtabnom kartografirovani (na primere pochv khozyaistva "Es-soila" Respubliki Kareliya) [The use of profile-genetic

classification of soils in Russia for large-scale mapping (case study of soils of "Essoila" farm, Republic of Karelia): Summary of PhD (Cand. of Agr. Sc.) thesis. Petrozavodsk, 2010. 28 p.

*Dubrovina I. A.* Pochvennyi pokrov Korzinskoi niziny v novoi klassifikatsii pochv Rossii [Soil cover of the Korzinskaya lowland in the new Russian soil classification]. *Ekologiya i geografiya pochv* [Soil ecology and soil geography]. Ed. P. V. Krasil'nikov. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2009. P. 91–105.

*Dubrovina I. A.* Agroekologicheskaya otsenka na osnove novoi klassifikatsii pochv Rossii [Agro-ecological evaluation on the basis of new Russian soil classification]. *Zemledelie* [Husbandry]. 2015. No. 2. P. 3–4.

*Dubrovina I. A.* Variability of soil ecological indexes in typical agrolandscapes of Southern Karelia. *Russian Agricultural Sciences*. 2016. Vol. 42, no. 1. P. 76–81. doi: 10.3103/S1068367416010079

*Egorova G. F., Mikhkiev A. I., Kozlov L. G.* Soderzhanie mikroelementov v fitomasse seyanykh lugov [The content of trace elements in the phytomass of sown meadows]. *Produktivnost' torfyanykh pochv pod lugovymi agrotsenozami* [Productivity of peat soils under meadow agrocoenoses]. Ed. V. D. Lopatin. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1981. P. 128–139.

*Elina G. A.* Printsipy i metody rekonstruktsii i kartirovaniya rastitel'nosti golotsena [Principles and methods for reconstruction and mapping of Holocene vegetation]. Leningrad: Nauka, 1981. P. 56–64.

*Elina G. A.* Tipy bolot Shuiskoi ravniny [Bog types of the Shuya plain]. *Statsionarnoe izuchenie bolot i zabolochennykh lesov v svyazi s melioratsiei* [Stationary study of bogs and waterlogged forests in relation to reclamation]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1977. P. 5–19.

*Eliseeva T. S., Kozlov L. G.* Zhiznennost' seyanykh vidov trav i produktivnost' lugovykh agrotsenozov na osushennykh torfyanykh pochvakh [The viability of seeded grasses and meadow agrocoenoses productivity on drained peat soils]. *Pochvy Karelii i voprosy ikh melioratsii* [Soils of Karelia and their reclamation]. Ed. A. A. Strelkova. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1982. P. 109–118.

*Eliseeva T. S., Kozlov L. G.* Ekologicheskii i biomorfologicheskii sostav travostoya lugovykh agrotsenozov na osushennykh torfyanykh pochvakh [Ecological and biomorphological composition of grass stand in meadow agrocoenoses on drained peat soils]. *Produktivnost' torfyanykh pochv pod lugovymi agrotsenozami* [Productivity of peat soils under meadow agrocoenoses]. Ed. V. D. Lopatin. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1981. P. 99–119.

*Ershov V. V.* Biokhimicheskaya aktivnost' osushennykh nizinykh torfyanykh pochv [Biochemical activity of drained fen peat soils]. *Vliyanie melioratsii na sostav i svoistva torfyanykh pochv* [The effect of land-reclamation on the content and characteristics of peat soils]. Ed. A. A. Strelkova. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1985. P. 70–78.

*Ershov V. V.* Deistvie udobrenii na skorost' nako-pleniya svobodnykh aminokislot v torfyanykh pochvakh pod mnogoletnimi travami [The effect of fertilizers on the rate of accumulation of free amino acids in peat soils

under perennial grasses]. *Okul'turivanie pochv i primeneniye udobrenii v Karelii* [Soil cultivation and fertilization in Karelia]. Ed. V. M. Zavarzin. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1988. P. 99–111.

*Ershov V. V.* Deistvie udobrenii na skorost' razlozheniya kletchatki v torfyanykh pochvakh pod mnogoletnimi travami [The effect of fertilizers on the decomposition rate of cellulose in peat soils under perennial grasses]. *Mноголетnie travy na meliorirovannykh zemlyakh Karelii* [Perennial grasses on reclaimed soils of Karelia]. Ed. A. I. Mikhkiev. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1987. P. 133–138.

*Ershov V. V.* Izmeneniye mikrobiologicheskikh svoistv torfyanykh pochv pri okul'turivanii [Changes in microbiological characteristics of peat soils under cultivation]. *Produktivnost' torfyanykh pochv pod lugovymi agrotsenozami* [Productivity of peat soils under meadow agrocoenoses]. Ed. V. D. Lopatin. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1981. P. 34–46.

*Gruzdeva L. I.* Izmeneniye fauny pochvennykh nematod pod deistviem azotnykh i fosfornykh udobrenii [Changes in soil nematode fauna under the impact of nitrogen and phosphorous fertilizers]. *Produktivnost' torfyanykh pochv pod lugovymi agrotsenozami* [Productivity of peat soils under meadow agrocoenoses]. Ed. V. D. Lopatin. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1981. P. 64–78.

*Gruzdeva L. I.* Nematody torfyanykh pochv v razlichnykh agroekologicheskikh usloviyakh [Nematodes in peat soils under different agroecological conditions]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow, 1983. 18 p.

*Gruzdeva L. I.* Otsenka sostoyaniya soobshchestv pochvennykh nematod pri okul'turivanii vyrabotannogo torfyanyka [The state of soil nematode communities upon reclamation of cutover peatlands]. *Pochvovedeniye* [Eurasian Soil Science]. 2000. No. 4. P. 717–722.

*Gruzdeva L. I., Kharin V. N.* Vliyanie fosfatnogo rezhima nizinykh torfyanykh pochv na soobshchestva nematod [Nematode communities in low peat bogs under different phosphate regimes]. *Pochvovedeniye* [Eurasian Soil Science]. 1997. No. 6. P. 717–722.

*Gruzdeva L. I., Solov'eva G. I.* Osobennosti formirovaniya soobshchestv pochvennykh nematod pri razlichnykh agrokhimicheskikh pokazatelyakh torfyanoi pochvy [Features of formation of soil nematode communities in peat soils with different agrochemical indicators]. *Vliyanie melioratsii na sostav i svoistva torfyanykh pochv* [The effect of land-reclamation on the content and characteristics of peat soils]. Ed. A. A. Strelkova. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1985. P. 100–107.

*Gruzdeva L. I., Solov'eva G. I., Kharin V. N.* Otsenka vliyaniya mineral'nykh udobrenii na nematod torfyanykh pochv po modelyam mnogomernogo statisticheskogo analiza [Assessing the effect of mineral fertilizers on nematodes of peat soils by models of multivariate statistical analysis]. *Printsipy i metody ekologicheskoi fitone-matologii* [Principles and methods of ecological phytone-matology]. Petrozavodsk: Kareliya, 1985. P. 124–131.

*Gruzdeva L. I., Solovieva G. I., Ershov V. V.* Vliyanie mineral'nykh udobrenii na nematod i mikrofloru v torfyanykh pochvakh [Effect of mineral fertilizers on nematodes and microflora in peat soils]. *Pochvovedeniye* [Eurasian Soil Science]. 1987. No. 11. P. 138–142.

Gruzdeva L. I., Matveeva E. M., Kovalenko T. E. Changes in soil nematode communities under the impact of fertilizers. *Eurasian Soil Science*. 2007. Vol. 40, no. 6. P. 681–693. doi: 10.1134/S1064229307060105

Gruzdeva L. I., Matveeva E. M., Kovalenko T. E., Sushchuk A. A. Nematody kak indikatorystoyaniya i stepeni izmenenii pochvennoi ekosistemy v usloviyakh Severo-Zapada Rossii [Nematodes as indicators of state and changes in soil ecosystem in conditions of North-western Russia]. *Uspekhi sovremennoi biologii* [Biology Bulletin Reviews], 2010. Vol. 130, no. 1. P. 100–112.

Kalinina S. I., Laidinen G. F., D'yakonova A. P., Klimova V. A. Khimicheskii sostav mnogoletnikh zlakovykh trav mnogoukosnogo ispol'zovaniya [Chemical composition of perennial multi-cut herbs]. *Mnogoletnie travy na meliorirovannykh zemlyakh Karelii* [Perennial grasses on reclaimed soils of Karelia]. Ed. A. I. Mikhkiev. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1987. P. 13–23.

Kalinina S. I., Mikhkiev A. I., D'yakonova A. P., Klimova V. A., Laidinen G. F., Puikonen V. G., Belyakov A. A. Osobennosti mnogoukosnogo ispol'zovaniya mnogoletnikh zlakovykh trav na torfyanykh pochvakh [Features of multi-cut use of perennial herbs on peat soils]. *Vliyanie melioratsii na produktivnost' pochv Karelii* [The effect of reclamation on soil productivity in Karelia]. Ed. I. M. Nesterenko. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1983. P. 107–113.

Kalinina S. I., Mikhkiev A. I., Laidinen G. F., D'yakonova A. P., Klimova V. A. Otsenka sortov i form mnogoletnikh zlakovykh trav na torfyanoi pochve pri razlichnykh sposobakh khozyaistvennogo ispol'zovaniya [Assessment of cultivars and forms of perennial herbs on peat soil under different land-use regimes]. *Pochvy Karelii i voprosy ikh melioratsii* [Soils of Karelia and their reclamation]. Ed. A. A. Strelkova. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1982. P. 118–128.

Kalinina S. I., Mikhkiev A. I., Laidinen G. F., D'yakonova A. P., Klimova V. A., Puikonen V. G. Sortoispytanie mnogoletnikh zlakovykh trav na osushennykh torfyanykh pochvakh [Variety trials of perennial herbs on drained peat soils]. *Vliyanie melioratsii na produktivnost' pochv Karelii* [The effect of reclamation on soil productivity in Karelia]. Ed. I. M. Nesterenko. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1983. P. 121–130.

Karpechko Yu. V. Issledovanie vodnogo balansa malykh vodosborov Korzinskoi niziny [Study of the water balance of small catchments of the Korzinskaya lowland]. *Pochvenno-meliorativnye issledovaniya v Karelii* [Land-reclamation research in Karelia]. Ed. I. M. Nesterenko. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1986. P. 23–44.

Karpechko Yu. V. Formirovanie stoka s osushaemykh vodosborov malykh rek v Yuzhnoi Karelii [Runoff formation in drained catchments of small rivers in South Karelia]: Summary of PhD (Cand. of Geogr.) thesis. Leningrad, 1988. 16 p.

Karpechko Yu. V., Nesterenko I. M. Vodnyi i teplovoi rezhim osushennykh bolot i zabolochennykh zemel' Karelii [Water and thermal regime of drained mires and wetlands in Karelia]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 1996. 118 p.

Karpechko Yu. V., Nesterenko I. M. Formirovanie stoka vesennego polovod'ya na osushennykh torfyanykh pochvakh [Formation of snowmelt flood runoff in drained

peatlands]. *Vliyanie melioratsii na produktivnost' pochv Karelii* [The effect of reclamation on soil productivity in Karelia]. Ed. I. M. Nesterenko. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1983. P. 31–39.

Kozlov L. G. Podbor mnogoletnikh trav pri zaluzhenii osushennykh zemel' [Selection of perennial grasses for regrassing drained lands]. *Vliyanie melioratsii na produktivnost' pochv Karelii* [The effect of reclamation on soil productivity in Karelia]. Ed. I. M. Nesterenko. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1983. P. 102–106.

Kozlov L. G., Eliseeva T. S. Dinamika chislennosti i produktivnost' tsenopopulyatsii lugovykh rastenii v razlichnykh ekologicheskikh usloviyakh [Population dynamics and productivity of coenopopulations of meadow plants in different ecological conditions]. *Pochvenno-meliorativnye issledovaniya v Karelii* [Land-reclamation research in Karelia]. Ed. I. M. Nesterenko. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1986. P. 105–116.

Kozlov L. G., Eliseeva T. S. Razvitie tsenopopulyatsii timofeevki lugovoi i ovsyanitsy lugovoi v posevakh na torfyanoi pochve [Development of coenopopulations of timothy and meadow fescue on peat soils]. *Vliyanie melioratsii na sostav i svoistva torfyanykh pochv* [The effect of land-reclamation on the content and characteristics of peat soils]. Ed. A. A. Strelkova. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1985. P. 121–128.

Kozlov L. G., Larionova N. P. Struktura i produktivnost' lugovykh agrotsenozov na osushennykh torfyanykh pochvakh v zavisimosti ot urovnya mineral'nogo pitaniya [Structure and productivity of meadow agrocoenoses on drained peatlands depending on mineral nutrition level]. *Struktura i dinamika biogeotsenozov seyanykh lugov na meliorirovannykh torfyanykh pochvakh* [Structure and dynamics of sown meadow biogeocoenoses on reclaimed peat soils]. Ed. V. D. Lopatin. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1978. P. 105–122.

Kozlov L. G., Larionova N. P., Zavodovskaya Zh. P. Produktivnost' intensivno ispol'zuemykh lugovykh soobshchestv na osushennykh torfyanykh pochvakh [Productivity of intensively used meadow communities on drained peat soils]. *Vliyanie melioratsii na produktivnost' pochv Karelii* [The effect of reclamation on soil productivity in Karelia]. Ed. I. M. Nesterenko. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1983. P. 113–120.

Kozlov L. G., Mikhkiev A. I., Sin'kevich E. I. Lugovye agrotsenozy na meliorirovannykh zemlyakh [Meadow agrocoenoses on reclaimed soils]. Leningrad: Nauka, 1982. 180 p.

Krasilnikov P. V. Stable carbon compounds in soils: Their origin and functions. *Eurasian Soil Science*. 2015. Vol. 48, no. 9. P. 997–1008. doi: 10.1134/S1064229315090069

Kyabeleva G. K. *Vliyanie mineral'nykh udobrenii na kaliyniy rezhim torfyanykh nizinykh pochv Karelii i urozhainost' mnogoletnikh trav* [The effect of mineral fertilizers on the potassium regime of lowland peat soils in Karelia and yielding capacity of perennial grasses]: Summary of PhD (Cand. of Agr. Sc.) thesis. Leningrad; Pushkin, 1987. 16 p.

Laidinen G. F. Biologicheskie osobennosti *Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch. i *Alopecurus pratensis* L. pri vyrashchivaniy na torfyanykh pochvakh Yuzhnoi Karelii [Biological features of *Phalaroides arundinacea*

(L.) Rausch. and *Alopecurus pratensis* L. on peat soils of South Karelia]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow, 1988. 23 p.

Larionova N. P. Osobennosti formirovaniya lugovykh agrobiotsenozov na okul'turennoi torfyanoi pochve [Features of formation of meadow agrobiocoenoses on cultivated peat soil]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Petrozavodsk, 1981. 23 p.

Larionova N. P., Dekkoeva G. F., Eliseeva T. S. Patsellyarnoe raschlenenie travostoya seyanykh lugov na torfyanykh pochvakh [Segmentation of grass stands of seeded meadows on peat soils]. Struktura i dinamika biogeotsenozov seyanykh lugov na meliorirovannykh torfyanykh pochvakh [Structure and dynamics of sown meadow biogeocoenoses on reclaimed peat soils]. Ed. V. D. Lopatin. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1978. P. 99–105.

Larionova N. P., Kozlov L. G., Makarshina T. V. Zapasy fitomassy i struktura travostoya lugovykh agrotsenozov, sozdannykh posevom timofeevki lugovoi na osushennom torfyanike [The reserves of phytomass and structure of grass stands of meadow agrocoenoses formed by sown timothy on drained peat soils]. Vliyanie melioratsii na sostav i svoistva torfyanykh pochv [The effect of land-reclamation on the content and characteristics of peat soils]. Ed. A. A. Strelkova. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1985. P. 107–120.

Larionova N. P., Yurkevich M. G., Sidorova V. A. Izuchenie fitotoksichnosti khroma [The study of chromium phytotoxicity]. *Agrokhimicheskii vestnik [Agrochemical Herald]*. 2006. No. 5. P. 8–10.

Lopatin V. D. Zakonomernosti razvitiya bolot i lugov i ikh svyaz' s rezhimom vlazhnosti pochvy [Regularities in the development of mires and meadows and their relation to soil moisture regime]. Report ... DSc [Dr. of Biol.] Petrozavodsk, 1971. 52 p.

Makarevskaya Z. S. Nematody seyanykh trav na meliorirovannykh torfyanikakh i ikh adaptatsii k zimnim usloviyam Karelii [Nematodes of seeded grasses on reclaimed peatlands and their adaptation to winter conditions of Karelia]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow, 1979. 16 p.

Marchenkova N. E. Gruppovoi sostav fosfatov i effektivnost' fosfornykh udobrenii na torfyanykh nizinykh pochvakh Karelii [Group composition of phosphates and efficiency of phosphorus fertilizers on peat lowland soils in Karelia]: Summary of PhD (Cand. of Agr. Sc.) thesis. Leningrad; Pushkin, 1985. 24 p.

Mikhkiev A. I., Kozlov L. G. Khimicheskii sostav nadzemnoi i podzemnoi fitomassy seyana luga na osushennykh torfyanikakh [Chemical composition of aboveground and underground phytomass of sown meadows on drained peatlands]. Pochvenno-biologicheskie faktory produktivnosti seyanykh lugov na torfyanykh pochvakh [Soil and biological factors of productivity of sown meadows on peat soils]. Ed. V. D. Lopatin. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1979. P. 105–115.

Mikhkiev A. I., Kozlov L. G., Rozenberg V. M. Zapasy energii v fitomasse lugovykh agrotsenozov [Energetic reserves in the phytomass of meadow agrocoenoses]. Struktura i dinamika biogeotsenozov seyanykh lugov na meliorirovannykh torfyanykh pochvakh [Structure and dynamics of sown meadow biogeocoenoses on reclaimed

peat soils]. Ed. V. D. Lopatin. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1978. P. 82–86.

Nesterenko I. M. Melioratsiya zemel' Evropeiskogo Severa SSSR [Land reclamation in the North European region of the USSR]. Leningrad: Nauka, 1979. 360 p.

Nesterenko I. M. Nauchnoe obosnovanie metodov i sposobov osusheniya zemel' Evropeiskogo Severa SSSR (Po materialam issledovaniya v Karel'skoi ASSR) [Scientific bases of drainage methods and techniques in the European North of the USSR (based on research in the Karelian ASSR)]: Summary of DSc (Dr. of Tech.) thesis. Minsk, 1982. 48 p.

Nesterenko I. M., Karpechko Yu. V., Veinberg L. N., Dmitriev M. S. Effektivnost' osusheniya i regulirovaniya vodnogo rezhima torfyanykh i mineral'nykh pochv v kraine neblagobryatnye po klimaticheskim usloviyam gody [Efficiency of drainage and regulation of water regime on peat and mineral soils in years of adverse climatic conditions]. Vliyanie melioratsii na produktivnost' pochv Karelii [The effect of reclamation on soil productivity in Karelia]. Ed. I. M. Nesterenko. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1983. P. 5–26.

Putevoditel' pochvennoi ekskursii "Lesnaya zona. Tur 3 – Kareliya" [Guide to soil excursion "Forest zone. Tour 3 – Karelia"]. Moscow: Nauka, 1974. P. 56–67.

Ramenskaya M. L. Rastitel'nost' osushavshikhnya lugovo-bolotnykh zemel' Pryazhinskogo raiona KASSR [Plants of drained meadow-bog lands in the Pryazha region, Karelian ASSR]. Bolota i zabolochennye zemli Karelii [Bogs and waterlogged lands of Karelia]. Petrozavodsk: Kareliya, 1964. Vol. XII, iss. 2. P. 150–170.

Rekomendatsii po povysheniyu effektivnosti ispol'zovaniya osushennykh zemel' i kompleksnaya programma kormoproizvodstva v sovkhوزه "Essoil'skii" na god [Recommendations on improving the efficiency of drained lands and a comprehensive one-year program of forage production at the farm "Essoila"]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1979, 1980, 1981, 1984, 1985.

Rizhiya E. Ya., Buchkina N. P., Solomatova E. A., Balashov E. V. Pryamaya emissiya zakisi azota iz lugopastbishchnykh pochv Severo-Zapadnogo Federal'nogo okruga Rossiiskoi Federatsii [Direct nitrous oxide emissions from pastures of north-western part of the Russian Federation]. *Agrofizika [Agrophysics]*, 2013. No. 1(9). P. 1–7.

Romanov A. A. O klimate Karelii [On the climate of Karelia]. Petrozavodsk: Kareliya, 1961. 140 p.

Sidorova V. A. Geostatisticheskii analiz prostranstvennoi neodnorodnosti sel'skokhozyaistvennykh polei dlya tselei tochnogo zemledeliya [Geostatistical analysis of spatial heterogeneity of agricultural fields for precision agriculture]: Summary of PhD (Cand. of Agr. Sc.) thesis. Petrozavodsk, 2011. 25 p.

Sidorova V. A. Izmenenie prostranstvennoi variabelnosti pochvennykh svoistv v rezul'tate antropogenogo vozdeistviya [Changes in spatial variability of soil properties under anthropogenic impact]. *Ekologiya i geografiya pochv [Soil ecology and soil geography]*. Ed. P. V. Krasil'nikov. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2009. P. 30–47.

Sin'kevich E. I. Evolyutsiya i plodorodie osushennykh torfyanykh pochv Evropeiskogo Severa Rossii [Evolution and fertility of drained peat soils in the European North

of Russia]: Summary of DSc (Dr. of Agr. Sc.) thesis. St. Petersburg; Pushkin, 1997. 73 p.

*Sin'kevich E. I.* Kal'tsii v torfyanykh pochvakh Evropeiskogo Severa [Calcium in peat soils of the European North]. Pochvenno-meliorativnye issledovaniya v Karelii [Land-reclamation research in Karelia]. Ed. I. M. Nesterenko. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1986. P. 72–84.

*Sin'kevich E. I.* Obosnovanie gradatsii obespechenosti torfyanykh pochv podvizhnymi elementami pitaniya i dozy udobrenii pod programmiruemye urozhai mnogoletnikh trav na torfyanykh pochvakh Karelii [The study of moving nutrients gradation in peat soils and fertilizer doses for programmed yields of perennial grasses on peat soils in Karelia]. Pochvy Karelii i voprosy ikh melioratsii [Soils of Karelia and their reclamation]. Ed. A. A. Strelkova. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1982. P. 62–80.

*Sin'kevich E. I.* Khimicheskii sostav stochnykh vod s osushennykh torfyanykh pochv [Chemical composition of runoff from drained peat soils]. Produktivnost' torfyanykh pochv pod lugovymi agrotsenozami [Productivity of peat soils under meadow agrocoenoses]. Ed. V. D. Lopatin. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1981. P. 13–34.

*Sin'kevich E. I., Butorina M. A.* Transformatsiya azota mineral'nykh udobrenii na torfyanykh pochvakh [Transformation of nitrogen mineral fertilizers in peat soils]. Pochvy Karelii i voprosy ikh melioratsii [Soils of Karelia and their reclamation]. Ed. A. A. Strelkova. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1982. P. 80–103.

*Sin'kevich E. I., Voronin O. V.* Zakonomernosti formirovaniya khimicheskogo sostava i vynos biogenov s poverkhnostno-rucheikovym stokom na torfyano-peregnoinykh pochvakh [Regularities in the formation of chemical composition and nutrient leaching from peat-humus soils through surface runoff]. Puti povysheniya effektivnosti melioratsii [Ways to increase the efficiency of land reclamation]. Ed. I. M. Nesterenko. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1990. P. 62–76.

*Solov'eva G. I.* Perspektivy izucheniya bioindikatsionnoi roli pochvennykh nematod [Prospects for studying the bioindicative role of soil nematodes]. Printsipy i metody ekologicheskoi fitonematologii [Principles and methods of ecological phytoneematology]. Petrozavodsk: Kareliya, 1985. P. 131–138.

*Solov'eva G. I., Gruzdeva L. I.* Nematody meliorirovannykh torfyanikov razlichnoi stepeni okul'turennosti [Nematodes in reclaimed peatlands with different degrees of cultivation]. Pochvenno-biologicheskie faktory produktivnosti seyanykh lugov na torfyanykh pochvakh [Soil and biological factors of productivity of sown meadows on peat soils]. Ed. V. D. Lopatin. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1979. P. 57–74.

*Solov'eva G. I., Gruzdeva L. I., Grabovik A. V.* Struktura, chislennost' i biomassa kompleksov nematod, zaselyayushchikh torfyanye pochvy [Structure, abundance and biomass of nematode communities in peat soils]. Struktura i dinamika biogeotsenozov seyanykh lugov na meliorirovannykh torfyanykh pochvakh [Structure and dynamics of sown meadow biogeocoenoses on reclaimed peat soils]. Ed. V. D. Lopatin. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1978. P. 47–60.

*Solov'eva G. I., Gruzdeva L. I., Makarevskaya Z. S., Grabovik A. V.* Rol' svobodnozhivushchikh nematod

v formirovaniy pedofauny lugov Karelii [The role of free-living nematodes in the formation of pedofauna of Karelian meadows]. Produktivnost' torfyanykh pochv pod lugovymi agrotsenozami [Productivity of peat soils under meadow agrocoenoses]. Ed. V. D. Lopatin. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1981. P. 57–64.

*Solov'eva G. I., Vasil'eva A. P., Gruzdeva L. I.* Svoobodnozhivushchie i fitoparaziticheskie nematody severo-zapada SSSR [Free-living and phytoparasitic nematodes of north-west USSR]. Leningrad: Nauka, 1976. 107 p.

*Strelkova A. A., Amozova M. P., Klykova V. V., Marchenkova N. E.* Effektivnost' ezhegodnogo i periodicheskogo vneseniya fosfornykh udobrenii pod mnogoletnie travy na torfyanykh pochvakh Karelii [Effectiveness of annual and periodic application of phosphorous fertilizers for perennial grasses on peat soils of Karelia]. Vliyanie melioratsii na sostav i svoistva torfyanykh pochv [The effect of land-reclamation on the content and characteristics of peat soils]. Ed. A. A. Strelkova. Petrozavodsk: Kare. fil. AN SSSR, 1985. P. 47–53.

*Strelkova A. A., Kyabeleva G. K.* Vliyanie razlichnykh doz kaliinykh udobrenii na sodержanie kaliya v torfyanykh nizinykh pochvakh [Effect of different doses of potassium fertilizers on potassium content in lowland peat soils]. Vliyanie melioratsii na sostav i svoistva torfyanykh pochv [The effect of land-reclamation on the content and characteristics of peat soils]. Ed. A. A. Strelkova. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1985. P. 5–17.

*Strelkova A. A., Kyabeleva G. K., Ivanova L. V., Kashevarova T. P.* Soderzhanie razlichnykh form kaliya v torfyanykh pochvakh [Content of different forms of potassium in peat soils]. Vliyanie melioratsii na produktivnost' pochv Karelii [The effect of reclamation on soil productivity in Karelia]. Ed. I. M. Nesterenko. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1983a. P. 39–51.

*Strelkova A. A., Marchenkova N. E., Amozova M. P., Mikhkiev A. I.* Soderzhanie podvizhnykh form fosfora v okul'turenykh torfyanykh nizinykh pochvakh i vynos ego s urozhaem [Content of mobile forms of phosphorous in cultivated lowland peat soils and their removal with the harvest]. Vliyanie melioratsii na produktivnost' pochv Karelii [The effect of reclamation on soil productivity in Karelia]. Ed. I. M. Nesterenko. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1983b. P. 51–61.

*Tolstoguzov O. V.* Matematicheskoe modelirovanie produktivnosti agrofytotsenozov na osushennykh zemlyakh v usloviyakh nedostatochnoi aeratsii pochv [Mathematical modelling of productivity of agrocoenoses on drained soils under poor aeration]: Summary of PhD (Cand. of Fiz.-Mat.) thesis. St. Petersburg, 1992. 20 p.

*Tonkonogov V. D., Lebedeva I. I., Gerasimova M. I., Krasil'nikov P. V., Dubrovina I. A.* Korrelyatsiya pochvennykh klassifikatsii [Correlation of soil classifications]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2005. 52 p.

*Kholoptseva N. P., Mikhkiev A. I., Puikonen V. G., Koroleva L. F.* Soderzhanie zol'nykh elementov v lugovykh mnogoletnikh zlakakh [Content of ash elements in meadow perennial herbs]. Formirovanie lugovykh agrotsenozov na meliorirovannykh zemlyakh [Formation of meadow agrocoenoses on reclaimed soils]. Ed. V. D. Lopatin. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1984. P. 96–102.

*Yurkevich M. G.* Gorizental'naya struktura agrotse-  
nozov yuzhnoi Karelii [Horizontal structure of agrocoe-  
noses in South Karelia]. *Ekologiya i geografiya pochv*  
[Soil ecology and soil geography]. Ed. P. V. Krasil'nikov.  
Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2009. P. 105–115.

*Yurkevich M. G.* Ispol'zovanie fukusa puzyrchatogo  
v ovoshchevodstve otkrytogo grunta [Use of *Fucus ve-*  
*siculosus* in vegetable open ground]. *Agrokhimicheskii*  
*vestnik* [Agrochemical Herald]. No. 3. P. 30–31.

*Zaikova V. A., Eliseeva T. S.* Struktura fitomassy  
seyanykh lugov [Phytomass structure of sown mead-  
ows]. Struktura i dinamika biogeotsenozov seyanykh  
lugov na meliorirovannykh torfyanykh pochvakh [Struc-  
ture and dynamics of sown meadow biogeocenoses on  
reclaimed peat soils]. Ed. V. D. Lopatin. Petrozavodsk:  
Karel. fil. AN SSSR, 1978. P. 86–99.

*Received January 11, 2016*

## **СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:**

### **Дубровина Инна Александровна**

научный сотрудник, к. с.-х. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: vorgo@mail.ru  
тел.: (8142) 760480

### **Богданова Татьяна Викторовна**

ведущий почвовед  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: bogdanovat372@mail.ru  
тел.: (8142) 760480

## **CONTRIBUTORS:**

### **Dubrovina, Inna**

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,  
Karelia, Russia  
e-mail: vorgo@mail.ru  
tel.: (8142) 760480

### **Bogdanova, Tatyana**

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk  
Karelia, Russia  
e-mail: bogdanovat372@mail.ru  
tel.: (8142) 760480

## ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 591.133:599

### СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ АНТИОКСИДАНТНОЙ СИСТЕМЫ ПОЛУВОДНЫХ И НАЗЕМНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

**Т. Н. Ильина, В. А. Илюха, И. В. Баишникова,  
В. В. Белкин, С. Н. Сергина, Е. П. Антонова**

*Институт биологии Карельского научного центра РАН*

Целью работы было исследование состояния антиоксидантной системы – активности антиоксидантных ферментов (супероксиддисмутаза, каталаза) и низкомолекулярных антиоксидантов (витамины А и Е) у 8 видов полуводных и 6 видов типичных наземных млекопитающих в тканях (печень, почки, сердце, легкие, селезенка, скелетная мышца). Общая активность антиоксидантной системы в тканях ныряющих животных выше по сравнению с наземными видами в большинстве случаев. Высокая антиоксидантная активность тканей установлена также у наземных видов (соболь, куница). В то же время активность ферментов в большинстве тканей выдры была существенно ниже по сравнению с другими видами. Наиболее высокое содержание ретинола и токоферола обнаружено в тканях хищников, у грызунов и насекомоядных оно значительно ниже. Показано, что у животных различной систематической принадлежности антиоксидантная защита может осуществляться или посредством высокой ферментативной активности тканей, или за счет низкомолекулярных антиоксидантов. Уровень ферментных и низкомолекулярных антиоксидантов, обнаруженный в тканях как полуводных, так и наземных млекопитающих, является, вероятно, сложившимся в процессе эволюции единым комплексом, обеспечивающим функционирование метаболических систем в условиях адаптации к характерной для вида среде обитания.

Ключевые слова: антиоксиданты; супероксиддисмутаза; каталаза; токоферол; ретинол; ныряние; гипоксия; млекопитающие.

**T. N. Ilyina, V. A. Ilyukha, I. V. Baishnikova, V. V. Belkin, S. N. Sergina,  
E. P. Antonova. A COMPARATIVE STUDY OF THE ANTIOXIDANT SYSTEM  
OF SEMI-AQUATIC AND TERRESTRIAL MAMMALS**

The aim of the work was to study the superoxide dismutase and catalase activity, tocopherol and retinol content in the tissues of 8 diving and 6 terrestrial species of mammals. Antioxidant system status was determined in liver, kidneys, heart, lungs, spleen and skeletal muscle. The antioxidant protection in a majority of diving animals is carried out by high enzymatic activity in the tissues. The total activity of the antioxidant system in the



tissues of diving animals was higher than in terrestrial animals. However, high activity of the antioxidant system was typical also of the terrestrial animals with an active lifestyle around the year (sable, marten). At the same time, the enzymes' activity in most of the tissues in otter was considerably lower compared to other species. The highest vitamin A and E content was found in the tissues of predators, while in rodents and insectivores it was significantly lower. It is shown that depending on where the animals are positioned taxonomically, the antioxidant protection can be exercised either through high enzymatic activity in tissues or due to non-enzymatic antioxidants. The level of enzymatic and low-molecular antioxidants in the tissues and organs of the diving and terrestrial mammals appears to be an evolutionarily acquired complex, which provides for the performance of the metabolic systems as they adapt to the environment.

**Key words:** antioxidants; superoxide dismutase; catalase; tocopherol; retinol; diving; hypoxia; mammals.

## Введение

Взаимосвязь организма с внешней средой осуществляется через множество физиологических реакций, в основе которых лежит обмен веществ. Одним из наиболее распространенных экстремальных факторов среды является недостаток кислорода. У полуводных млекопитающих, способных погружаться под воду, гипоксические состояния являются обычным событием в их жизни.

Недостаток кислорода в организме может приводить к продукции избытка свободных радикалов, защита от которых включает повышение активности системы антиоксидантной защиты (АОС), основной функцией которой является поддержание на физиологическом уровне концентрации активных форм кислорода (АФК), необходимых для перекисного окисления липидов (ПОЛ) и ряда других биохимических процессов в клетке [Зенков и др., 2001; Меньщикова и др., 2006]. Регуляция антиоксидантной защиты осуществляется за счет действия ферментативного и неферментативного звеньев АОС. Ключевыми ферментами защиты клетки от АФК являются супероксиддисмутаза (СОД) и каталаза. Неферментативное звено АОС представлено низкомолекулярными природными антиоксидантами, в том числе витаминами А и Е, потребность в которых удовлетворяется поступлением с пищей.

Целью настоящей работы явилось исследование состояния антиоксидантной системы в тканях полуводных и наземных млекопитающих различных таксономических групп.

## Материалы и методы

Объектами исследования были следующие виды полуводных (околоводных) млекопитающих: водяная кутора (*Neomys fodiens* Penn.) – 33 экз., водяная полевка (*Arvicola*

*terrestris* L.) – 24 экз., бобр канадский (*Castor canadensis* Kuhl) – 4 экз. и европейский (*Castor fiber* L.) – 5 экз., ондатра (*Ondatra zibethica*) – 23 экз., американская норка (*Mustela vison* Briss.) – 8 экз., выдра (*Lutra lutra* L.) – 1 экз., обитающие в природе, а также нутрия (*Myocastor coypus* Molina) – 7 экз., разводимая в зоокультуре. Наземные млекопитающие представлены следующими видами: обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* L.) – 18 экз., рыжая полевка (*Myodes glareolus* L.) – 16 экз., лесная куница (*Martes martes* L.) – 5 экз. и лесной хорек (*Mustela putorius* L.) – 3 экз., обитающие в природе; соболь (*Martes zibellina* L.) – 10 экз. и крыса Вистар – 10 экз., разводимые в зоокультуре. Исследование выполнено с соблюдением правил проведения работ с использованием экспериментальных животных.

Состояние АОС определяли в печени, почках, сердце, легких, селезенке и скелетной мышце. Активность ферментов измеряли спектрофотометрически: СОД – по модифицированной адренохромной методике [Misra, Fridovich, 1972], каталазы – по количеству разложенной перекиси водорода [Bears, Sizes, 1952] и рассчитывали на 1 г сырой ткани. Содержание витаминов А (ретинол) и Е (α-токоферол) определяли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии [Скурихин, Двинская, 1989].

Полученные данные обрабатывали общепринятыми методами вариационной статистики, сравнение проводили с применением непараметрического критерия Вилкоксона–Манна–Уитни [Зайцев, 1991]. Исследования выполнены на оборудовании ЦКП ИО Института биологии КарНЦ РАН.

## Результаты и обсуждение

В результате исследования было выявлено, что активность СОД и каталазы в тканях куторы выше или на одном уровне с показателями

Таблица 1. Активность антиоксидантных ферментов (у. е./г ткани) в органах и тканях полуводных и наземных млекопитающих разных систематических групп (M ± m)

Виды	Название	Печень	Почки	Сердце	Легкие	Селезенка	Скелетная мышца
Кулора (П)	СОД	640,12 ± 70,76	496,07 ± 92,32	203,53 ± 27,71	54,81 ± 11,10	334,53 ± 56,15	95,16 ± 12,69
	Каталаза	645,45 ± 31,80	109,57 ± 9,37	73,19 ± 7,82	43,52 ± 5,97	61,07 ± 13,10	46,75 ± 6,81
Бурозубка обычн. (Н)	СОД	210,56 ± 37,09	294,72 ± 40,13	481,07 ± 30,73	88,04 ± 13,05	116,58 ± 30,55	232,79 ± 48,78
	Каталаза	427,75 ± 24,83	292,95 ± 60,33	152,65 ± 22,30	123,19 ± 15,67	80,83 ± 58,20	31,24 ± 2,74
Полевка водяная (П)	СОД	534,74 ± 48,75	314,79 ± 23,17	267,31 ± 24,73	108,42 ± 11,43	310,20 ± 34,61	117,18 ± 9,91
	Каталаза	607,15 ± 47,96	259,29 ± 6,64	56,06 ± 5	35,96 ± 4,05	69,92 ± 7,03	38,16 ± 5,33
Полевка рыжая (Н)	СОД	178,91 ± 26,56	329,87 ± 29,77	218,44 ± 18,72	60,22 ± 9,75	149,49 ± 95,87	67,08 ± 19,06
	Каталаза	550,71 ± 25,34	406,03 ± 58,13	119,61 ± 7,93	96,12 ± 8,30	126,60 ± 82,69	24,78 ± 2,43
Ондатра (П)	СОД	898,46 ± 64,31	465,85 ± 18,86	256,76 ± 7,09	38,58 ± 1,53	231,63 ± 18,76	214,67 ± 8,89
	Каталаза	935,95 ± 30,35	232,86 ± 4,49	78,37 ± 2,74	91,03 ± 4,60	60,76 ± 5,02	23,23 ± 1,95
Крыса (Н)	СОД	299,69 ± 41,19	255,97 ± 29,59	148,09 ± 35,11	83,64 ± 20,12	126,82 ± 4,46	147,75 ± 24,37
	Каталаза	675,55 ± 52,87	228,74 ± 27,08	43,87 ± 3,06	24,52 ± 3,09	17,82 ± 4,46	8,87 ± 1,05
Бобр европейский (П)	СОД	611,14 ± 135,42	200,77 ± 11,61	119,53 ± 44,63	184,09 ± 50,69	184,09 ± 50,69	295,47 ± 98,57
	Каталаза	631,91 ± 87,82	96,80 ± 27,71	98,24 ± 14,03	52,53 ± 5,16	43,72 ± 3,38	65,05 ± 4,71
Бобр канадский (П)	СОД	350,47 ± 147,58	401,10 ± 61,68	328,17 ± 99,41	200,24 ± 77,30	101,79 ± 10,65	328,54 ± 62,10
	Каталаза	749,13 ± 70,04	123,08 ± 49,51	77,86 ± 6,65	91,63 ± 18,86	38,73 ± 3,08	96,00 ± 20,53
Нутрия (П)	СОД	574,12 ± 28,84	267,29 ± 26,96	104,89 ± 3,08	н. о.	71,99 ± 2,60	56,64 ± 5,30
	Каталаза	985,28 ± 53,06	232,53 ± 20,32	79,82 ± 3,08	99,79 ± 9,39	68,10 ± 3,16	12,88 ± 1,83
Норка (П)	СОД	531,86 ± 26,49	153,59 ± 131,77	107,21 ± 55,95	79,77 ± 16,61	56,47 ± 37,90	60,35 ± 47,55
	Каталаза	607,16 ± 15,71	66,82 ± 29,32	20,54 ± 3,69	16,77 ± 7,84	18,38 ± 4,64	20,78 ± 1,52
Выдра (П)	СОД	849,54	40,12	52,21	124,20	24,45	49,89
	Каталаза	686,30	121,36	24,62	10,10	79,77	28,58
Куница (Н)	СОД	496,69 ± 45,18	51,85 ± 1,63	78,98 ± 13,37	105,50 ± 22,27	17,24 ± 1,38	20,49 ± 1,51
	Каталаза	968,38 ± 127,53	72,46 ± 13,04	66,04 ± 14,57	46,40 ± 17,34	13,02 ± 3,04	37,61 ± 2,38
Соболь (Н)	СОД	531,47 ± 37,92	568,73 ± 65,91	221,64 ± 28,50	294,95 ± 23,43	250,95 ± 16,32	644,34 ± 19,82
	Каталаза	675,23 ± 40,60	72,51 ± 9,26	18,66 ± 3,15	15,25 ± 1,73	16,31 ± 1,47	28,72 ± 3,92
Хорек (Н)	СОД	295,88 ± 20,23	324,55 ± 113,24	185,8 ± 67,12	48,31 ± 10,77	65,34 ± 5,79	176,75 ± 11,81
	Каталаза	769,54 ± 179,07	256,46 ± 72,98	40,4 ± 15,59	25,32 ± 10,42	43,36 ± 26,52	40,05 ± 12,08

Примечание. Здесь и в табл. 2: (П) – полуводные, (Н) – наземные; \* содержание обнаружено только в одном образце, н. о. – определение в ткани не проводилось.

Таблица 2. Содержание низкомолекулярных антиоксидантов (мкг/г) в органах и тканях полуводных и наземных млекопитающих разных систематических групп (M ± m)

Виды	Название	Печень	Почки	Сердце	Легкие	Селезенка	Скелетная мышца
Кулора (П)	Вит. Е	11,23 ± 1,44	8,67 ± 1,6	2,22 ± 0,55	3,74 ± 0,38	8,12 ± 2,15	3,26 ± 0,49
	Вит. А	29,82 ± 9,76	0,94 ± 0,15	0	0	0	0
	Вит. Е	7,12 ± 1,14	н. о.	н. о.	н. о.	н. о.	н. о.
Бурозубка обыкн. (Н)	Вит. А	9,98 ± 2,40	н. о.	н. о.	н. о.	н. о.	н. о.
	Вит. Е	10,40 ± 1,78	5,54 ± 0,64	7,50 ± 1,66	4,35 ± 0,71	16,86 ± 5,27	4,80 ± 0,45
	Вит. А	17,49 ± 2,77	1,31 ± 0,21	0,05*	0	0	0
Полевка рыжая (Н)	Вит. Е	48,79 ± 23,28	н. о.	н. о.	н. о.	н. о.	н. о.
	Вит. А	43,30 ± 10,91	н. о.	н. о.	н. о.	н. о.	н. о.
	Вит. Е	11,96 ± 1,12	4,50 ± 0,21	8,34 ± 0,38	2,15 ± 0,25	11,76 ± 1,13	4,14 ± 0,22
Ондатра (П)	Вит. А	3,90 ± 0,56	1,08 ± 0,10	0,16 ± 0,05	0,76 ± 0,12	0	0
	Вит. Е	22,49 ± 2,7	11,59 ± 1,64	12,62 ± 1,11	н. о.	н. о.	6,3 ± 1,18
	Вит. А	139,53 ± 43,45	0,99 ± 0,13	0	н. о.	н. о.	0
Бобр европейский (П)	Вит. Е	12,48 ± 3,60	15,43 ± 6,05	12,30 ± 3,76	9,33 ± 3,19	11,95 ± 5,01	115,9*
	Вит. А	47,50 ± 18,29	0	0,7*	0	0	0
	Вит. Е	8,43 ± 2,68	8,80 ± 0,64	7,85 ± 1,63	8,00 ± 3,57	4,80 ± 1,25	2,20 ± 1,74
Бобр канадский (П)	Вит. А	14,15 ± 2,08	0	0,7*	0	0	0
	Вит. Е	23,65 ± 2,03	24,65 ± 2,24	28,38 ± 1,85	н. о.	н. о.	26,65 ± 1,93
	Вит. А	1,65 ± 0,65	1,20 ± 0,16	0	н. о.	н. о.	0
Норка (П)	Вит. Е	28,14 ± 7,85	43,31 ± 15,43	24,73 ± 10,0	9,95 ± 2,55	10,52 ± 2,53	17,97 ± 6,31
	Вит. А	108,18 ± 35,70	142,40 ± 33,0	4,62 ± 1,02	4,10*	1,30 ± 0,72	0,81 ± 0,31
	Вит. Е	8,5	12,78	12,68	10,81	11,36	10,55
Куница (Н)	Вит. А	18,74	0,81	0	0	16,6	0
	Вит. Е	42,35 ± 27,24	15,78 ± 3,53	8,97 ± 1,23	9,16 ± 1,48	10,53 ± 2,41	8,69 ± 1,89
	Вит. А	57,16 ± 19,25	150,59 ± 25,41	3,36 ± 1,28	0,50 ± 0,25	3,87 ± 0,97	0,89 ± 0,31
Соболь (Н)	Вит. Е	29,45 ± 3,24	51,76 ± 4,09	28,61 ± 1,43	4,30 ± 0,54	1,89 ± 0,38	5,91 ± 0,59
	Вит. А	41,88 ± 5,50	152,89 ± 17,74	2,65 ± 0,84	0	0	0,69 ± 0,18
	Вит. Е	17,55 ± 10,80	16,05 ± 3,30	5,82 ± 1,81	7,00 ± 2,37	10,08 ± 0,15	6,62 ± 0,45
Хорек (Н)	Вит. А	276,99 ± 101,06	46,00 ± 35,40	1,33 ± 0,39	0,94*	1,96 ± 0,47	0,48 ± 0,18

водяной полевки, за исключением легких, в которых СОД ниже в два раза (табл. 1). Вероятно, различие в уровне антиоксидантов может быть связано как с видовыми особенностями, так и с длительностью ныряния, которое у куторы продолжительнее [Галанцев, 1977]. Активность СОД у куторы и водяной полевки в целом превышала значения сухопутных видов, близких по размеру тела – обыкновенной бурозубки и рыжей полевки. Считается, что водные млекопитающие имеют более высокий уровень антиоксидантов по сравнению с наземными, хотя эта закономерность не столь однозначна. Было установлено, что антиоксидантная способность короткохвостой землеройки (*Blarina brevicauda*) выше по сравнению с водной землеройкой (*Sorex palustris*), у которой в то же время активность каталазы в мышцах значительно выше, а уровень СОД этих видов соизмерим [Hindle et al., 2009]. В нашем исследовании у наземных видов высокая ферментативная активность обнаружена в сердце, а активность каталазы в тканях водяной полевки, кроме мышечной, была ниже или соизмерима с показателями рыжей полевки.

Распределение токоферола и ретинола в тканях и органах полуводной куторы показало, что в печени выявлено наиболее высокое содержание витаминов, превышающее их значения у бурозубки обыкновенной. В то же время содержание витаминов А и Е в печени наземной полевки рыжей было значительно выше по сравнению с полевкой водяной (табл. 2).

Помимо водяной полевки нами исследовано состояние АОС в тканях еще четырех полуводных представителей отряда Грызуны более крупных размеров – европейского и канадского бобров, ондатры и нутрии. Среди этих видов наиболее высокая активность СОД установлена в тканях ондатры, за исключением легочной ткани, где активность данного фермента была низкой, а каталазы – достаточно высокой. У соизмеримой ондатры лабораторной крысы это соотношение было обратным – низкая активность каталазы и высокая СОД. Распределение активности ферментов в тканях европейского и канадского бобров выявило различия между этими близкими видами. Так, у европейского бобра наибольшая ферментативная активность установлена в печени, что характерно для многих видов млекопитающих. У канадского бобра более высокие значения СОД зафиксированы в почках, а каталазы – в печени. При этом необходимо отметить достаточно высокую активность СОД в скелетной мышце обоих видов.

Сравнительный анализ содержания токоферола показал, что общее содержание α-токоферола было выше у европейского бобра,

однако в скелетной мышце только у одного из животных этого вида обнаружен токоферол. Довольно высокое содержание токоферола выявлено в тканях нутрии, что может быть связано как с экогенезом, так и с экзогенным поступлением витамина у вида, разводимого в зоокультуре. Витамин А в небольшом количестве обнаружен только в печени и почках нутрии.

Значительные межвидовые различия в уровне ферментных и неферментных антиоксидантов обнаружены у различающихся по экогенезу представителей семейства Куны: выдра и норка являются ныряльщиками, а куница, хорек и соболь – типичные сухопутные представители хищных млекопитающих. Высокая ферментативная активность выявлена в печени выдры, в остальных тканях она была значительно ниже, чем у других видов хищных млекопитающих. У соболя активность СОД была высокой во всех тканях, но максимальное значение фермента выявлено в скелетной мышце, где оно было максимальным по сравнению с другими исследованными животными, а активность каталазы сопоставима с другими видами.

Более высокое по сравнению с насекомоядными и грызунами содержание обоих витаминов обнаружено у норки. Ранее нами установлено, что у дикой американской норки содержание токоферола и ретинола в тканях выше, чем у разводимой в неволе [Ильина и др., 2009]. В то же время у другого ныряющего хищника, выдры, содержание витаминов в тканях было ниже по сравнению как с норкой, так и с наземными хищниками.

Существенные различия наблюдались в характере распределения токоферола – если у куницы максимальная концентрация обнаружена в печени, то у норки более высокий уровень витамина Е был в почках. Выявленные различия связаны как с экологией вида, так и с имеющимися морфологическими особенностями. Так, среди близких по размеру хищников у амфибионтов относительная масса почек больше, что связано с их усиленной функциональной нагрузкой, в том числе и с потреблением пищи, содержащей большое количество воды [Туманов, 2003].

Состояние антиоксидантной системы определяется рядом факторов, но прежде всего количеством и регулярностью потребления кислорода организмом. Общая закономерность заключается в том, что у мелких млекопитающих удельная интенсивность метаболизма значительно выше, чем у крупных, однако здесь необходимо учитывать ряд таких факторов, как особенности питания и экологии, систематическая принадлежность и др. [McNab, 2008].

Наличие большого количества взаимокompенсаторных (реципрокных) связей между компонентами антиоксидантной системы приводит к тому, что экологически близкие виды, различающиеся по питанию, отличаются и по стратегии адаптации к гипоксии-реоксигенации, используя для этого преимущественно или антиоксидантные ферменты, или витамины.

Исследования показывают, что активность антиоксидантных ферментов и содержание низкомолекулярных антиоксидантов в органах и тканях полуводных млекопитающих варьирует в достаточно широких пределах и в большинстве случаев активность АОС у ныряющих животных выше. Хорошо известно, что потребление кислорода у ныряющих млекопитающих больше, чем у наземных животных подобных размеров тела [Iversen, 1972]. Адаптация к условиям среды сопровождается повышением антиокислительных свойств липидов, которые зависят от содержания в них основного природного антиоксиданта  $\alpha$ -токоферола, уровень которого в тканях животных могут изменять различные внешние воздействия, в том числе гипоксические состояния, являющиеся обычным событием в жизни ныряющих млекопитающих. Среди них наиболее высокое содержание низкомолекулярных антиоксидантов обнаружено в тканях хищников по сравнению с насекомоядными и грызунами. Исключением является выдра, у которой концентрация витаминов в тканях и органах была невысокой. Содержание витаминов в организме зависит от многих факторов – видовой принадлежности, возраста, физиологического состояния животных и др. Различия в содержании низкомолекулярных антиоксидантов связаны также с типом питания и качеством потребляемого корма. У ныряющих млекопитающих длительность пребывания животных под водой связана прежде всего с пищедобывательной деятельностью. Ранее было показано, что у морских животных баланс оксидантного и антиоксидантного состояния зависит от диеты. Кроме того, существует значительная разница между витаминами А и Е по характеру их мобилизации, транспорту, абсорбции и накоплению в тканях [Schweigert et al., 2002; Kasamatsu et al., 2009].

Продолжительность пребывания животных в воде определяется в значительной степени температурными условиями, с которыми связана интенсивность основного обмена. Сопоставление полуводных животных с сухопутными показывает, что энергетический обмен у первых выше, чем у вторых. У крупных видов грызунов (бобр, нутрия) температура тела ниже, чем у наземных со сходными размерами

тела, а у хищных видов (норка, выдра) выше, чем у растительноядных. Вероятно, это обусловлено повышенной двигательной активностью плотоядных видов, а также особенностями строения тела. Так, у всех кунных, имеющих вытянутое тело, основной обмен выше на 20 %, чем теоретически можно ожидать для млекопитающих с соответствующей массой [Iversen, 1972].

Продолжительность ныряния животных существенно зависит от обеспеченности кислородом, доступным для окислительных процессов, основные запасы которого сосредоточены в легких, крови и скелетной мускулатуре. Кровь многих ныряющих животных отличается повышенной кислородной емкостью, и в первую очередь она направляется к мозгу и сердцу – органам, наиболее чувствительным к недостатку кислорода, что способствует более экономному использованию кислорода и увеличению длительности апноэ [Галанцев, 1977; Ramirez et al., 2007]. Ранее отмечалось, что при нырянии такие органы и ткани, как скелетная мышца, почки и печень, которые остаются преимущественно на анаэробном метаболизме, как правило, справляются с часто возникающими высокими значениями АФК, генерируемыми благодаря чередованию процессов апноэ/реоксигенация и ишемия-реперфузия [Filho et al., 2002].

При погружении под воду существенно понижается интенсивность потребления кислорода организмом, которое резко возрастает после ныряния, а затем быстро снижается. Поэтому для всех ныряющих под водой характерно резкое замедление сердечной деятельности. У полуводных хищников в отличие от полуводных насекомоядных и грызунов развитие венозных коллекторов, способствующих увеличению продолжительности пребывания под водой, наблюдается только в брюшной полости и четко связано с уровнем специализации животных. Среди изучаемых нами ныряющих хищных животных наибольшая продолжительность пребывания под водой у выдры. Увеличение калибра полых вен в области печени у норки мало отличается от такового у наземных кунных, тогда как у выдры в этой зоне образуется значительное синусообразное расширение [Галанцев, 1977; Туманов, 2003], что способствует более длительному сохранению запасов кислорода в крови при нырянии. Возможно, с этим связан тот факт, что у выдры в тканях и органах, за исключением печени, обнаружена более низкая активность ферментов и содержание витаминов по сравнению с норкой. Необходимо учитывать, что организму «дорогостоящие»

с энергетической точки зрения биохимические адаптации не всегда выгодно использовать, и тогда более эффективными оказываются морфофизиологические адаптации.

Сердце обладает не только высоким уровнем окислительного метаболизма, но также и антиоксидантной системой, обеспечивающей большую защищенность сердечной мышцы по сравнению со скелетной. Наиболее отчетливо это проявляется у видов, находясь под водой кратковременно. Запасы кислорода в мышцах ныряльщиков превышают его резервы в крови, но под водой они быстро истощаются, в результате чего мышцы начинают покрывать энергетические затраты гликолитическим путем. У канадского бобра и выдры разница в ферментативной активности между сердечной и скелетной мышцами была незначительной, в то время как у европейского бобра активность СОД в мышце была значительно выше, чем в сердце. Интересно отметить, что у ныряющих животных в скелетной мышце обнаружен достаточно высокий антиоксидантный потенциал, который в большинстве случаев превышает содержание антиоксидантов в их легких. В то же время у соболя выявлены максимальные значения активности СОД именно в мышцах. Очевидно, что чрезвычайно высокая общая активность вида и связанное с этим потребление кислорода значительно влияет на АОС как у ныряющих, так и у наземных животных [Kasamatsu et al., 2009].

В легких у большинства ныряющих видов соотношение активностей СОД/каталаза было высоким, свидетельствуя тем самым о значительном уровне генерации перекиси в ткани. Высокая ферментативная активность СОД в условиях дефицита каталазы может служить причиной развития деструктивных процессов, так как образующаяся в результате реакции перекись водорода является сильным окислителем. В то же время перекиси водорода отводится роль мессенджера, сигнализирующего о наступлении гипоксического состояния в ткани. У ныряющих на более продолжительное время видов легкие имеют меньший объем по сравнению с животными, ныряющими ненадолго и имеющими в легких большие запасы кислорода [Галанцев, 1977]. Такая стратегия позволяет, вероятно, уменьшить в легочной ткани усиление процессов ПОЛ, а также значительный по энергозатратам синтез антиоксидантных ферментов, необходимый для их нейтрализации. Среди наземных млекопитающих наиболее высокая активность СОД в легких зафиксирована у соболя, отличающегося высоким уровнем метаболизма.

Наиболее высокое соотношение активностей СОД / каталаза в селезенке выявлено у утраты и водяной полевки. У выдры данный показатель был более чем в три раза ниже, чем у остальных видов, однако содержание низкомолекулярных антиоксидантов было высоким.

Таким образом, исследования показали, что содержание низкомолекулярных антиоксидантов и антиоксидантных ферментов в органах и тканях ныряльщиков варьирует в широких пределах, но в целом они имеют более высокую степень антиоксидантной защиты, чем наземные животные, что соответствует полученным на других видах млекопитающих данным [Filho et al., 2002]. Вместе с тем высокий уровень исследованных компонентов АОС свойственен и ведущим активный образ жизни в течение всего года наземным видам, таким как куница, хорек и соболь. Проведенные исследования позволяют говорить о том, что антиоксидантная защита у ныряющих видов осуществляется в первую очередь за счет высокой ферментативной активности тканей. Усиленная антиоксидантная способность является приспособлением, посредством которого ныряющие животные справляются с увеличением генерации АФК [Filho et al., 2002; Hindle et al., 2009], которые могут играть роль в активации антиоксидантных механизмов, позволяющих тканям ныряльщиков противодействовать возможным окислительным повреждениям, связанным с индуцированной нырянием ишемией/реперфузией. АФК можно отнести к естественным стресс-агентам окружающей среды, поэтому существующее в клетке оптимальное соотношение между продукцией супероксида и его улавливанием в процессах метаболизма рассматривается как отражение эволюционно сложившейся потребности организма [Гольдштейн, 2002].

В то же время для полноценной защиты организма от АФК и формирования компенсаторно-приспособительной реакции к условиям среды необходима мобилизация всех активно функционирующих систем, что обеспечивается в том числе и за счет эндогенных систем антирадикальной защиты клетки, где, кроме существенной роли ферментов, немаловажное место занимают неферментные антиоксиданты, и в первую очередь  $\alpha$ -токоферол, препятствующий развитию в тканях нерегулируемых, цепных свободнорадикальных процессов ПОЛ. Двойственность анти- и прооксидантного действия токоферола позволяет рассматривать его не только как антиоксидант, но и как соединение, поддерживающее процессы ПОЛ на определенном стационарном уровне и способствующее тем

самым сохранению динамического равновесия антиоксидантного статуса организма [Зенков и др., 2001; Меньщикова и др., 2006]. Так как антиоксиданты в живых организмах находятся во взаимокompенсаторных отношениях, то у ныряющих животных высокая ферментативная активность в большинстве случаев соответствует сравнительно невысокому содержанию в тканях низкомолекулярных антиоксидантов. Можно полагать, что в клетках и тканях все необходимые для выполнения физиологических функций организма типы антиоксидантов присутствуют в нужных количествах. Поэтому уровень ферментных и неферментных антиоксидантов в тканях как ныряющих, так и наземных млекопитающих следует считать единым комплексом, при котором обеспечивается наиболее высокая эффективность функционирования метаболических систем в характерной для вида среде обитания. Активность антиоксидантной системы у млекопитающих в значительной степени зависит от экологической специализации вида, связанной у ныряющих видов с процессом пребывания и выживания под водой, и является одним из физиолого-биохимических показателей адаптации животных к среде их обитания.

Работа поддержана программой Президиума РАН № 21, проект № 0221–2015–004, грантом Президента РФ НШ-1410.2014.4, грантом РФФИ 16-34-283 мол\_а, средствами федерального бюджета на выполнение государственного задания, тема № 0221–2014–0001.

## Литература

Галанцев В. П. Эволюция адаптаций ныряющих животных. Эколого- и морфофизиологические аспекты. Л.: Наука, 1977. 191 с.

Гольдштейн Н. Активные формы кислорода как жизненно необходимые компоненты воздушной среды // Биохимия. 2002. Т. 67, № 2. С. 194–204.

Зайцев Г. Н. Математический анализ биологических данных. М.: Наука, 1991. 184 с.

Зенков Н. К., Ланкин В. З., Меньщикова Е. Б. Окислительный стресс. Биохимический и патофизиологический аспекты. М.: Наука; Интерпериодика, 2001. 340 с.

Ильина Т. Н., Данилов П. И., Илюха В. А. Некоторые физиологические, биохимические и этологи-

ческие особенности американской норки (*Mustela vison* Schreber, 1777), сформировавшиеся в процессе естественной ферализации в биоценозе Карелии // Информационный вестник ВОГиС. 2009. Т. 13, № 3. С. 588–597.

Меньщикова Е. Б., Ланкин В. З., Зенков Н. К. и др. Окислительный стресс. Проксиданты и антиоксиданты. М.: Слово, 2006. 556 с.

Скурихин В. Н., Двинская Л. М. Определение α-токоферола и ретинола в плазме крови сельскохозяйственных животных методом микроколоночной высокоэффективной жидкостной хроматографии // С.-х. биология. 1989. № 4. С. 127–129.

Туманов И. Л. Биологические особенности хищных млекопитающих России. СПб.: Наука, 2003. 448 с.

Bears R. F., Sizes I. N. A spectral method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase // J. Biol. Chem. 1952. Vol. 195, no. 1. P. 133–140.

Iversen J. A. Basal energy metabolism of mustelids // J. Comp. Physiol. 1972. Vol. 81. P. 341–344.

Filho D. W., Sell F., Ribeiro L. et al. Comparison between the antioxidant status of terrestrial and diving mammals // Comp. Biochem. and Physiol. Part A. 2002. Vol. 133. P. 885–892.

Hindle A. G., Lawler J. M., Campbell K. L., Horning M. Muscle senescence in short-lived wild mammals, the soricine shrews *Blarina brevicauda* and *Sorex palustris* // J. Exp. Zool. 2009. Vol. 311A. P. 358–367.

Kasamatsu M., Kawauchi R., Tsunokawa M. et al. Comparison of serum lipid composition, lipid peroxide, α-tocopherol and lipoproteins in captive marine mammals (bottlenose dolphins, spotted seals and West Indian manatees) and terrestrial mammals // Research in Veterinary Science. 2009. Vol. 86. P. 216–222.

McNab B. K. An analysis of the factors that influence the level and scaling of mammalian BMR // Comp. Biochem. Physiol. 2008. Vol. 151. P. 5–28.

Misra H. H., Fridovich I. The role of superoxide anion in the autoxidation of epinephrine and a simple assay for superoxide dismutase // J. Biol. Chem. 1972. Vol. 247. P. 3170–3175.

Ramirez J. M., Folkow L. P., Blix A. S. Hypoxia tolerance in mammals and birds: from the wilderness to the clinic // Annu. Rev. Physiol. 2007. Vol. 69. P. 113–143.

Schweigert J. F., Luppertz M., Stobo W. T. Fasting and lactation effect fat-soluble vitamin A and E levels in blood and their distribution in tissue of grey seals (*Halichoerus grypus*) // Comp. Biochem. and Physiol. Part A. 2002. Vol. 131. P. 901–908.

Поступила в редакцию 21.03.2016

## References

Galantsev V. P. Evolyutsiya adaptatsii nyryayushchikh zhivotnykh. Ekologo- i morfofiziolicheskie aspekty [Evolution of adaptation of diving animals. Ecological and morphophysiological aspects]. Leningrad: Nauka, 1977. 191 p.

Gol'dshtein N. Aktivnye formy kisloroda kak zhizneno neobkhodimye komponenty vozduzhnoi sredy [Reactive oxygen species as essential components of ambient air]. *Biokhimiya* [Biochemistry]. 2002. Vol. 67, no. 2. P. 194–204.

Zaitsev G. N. Matematicheskii analiz biologicheskikh dannykh [Mathematical analysis of biological data]. Moscow: Nauka, 1991. 184 p.

Zenkov N. K., Lankin V. Z., Men'shchikova E. B. Okislitel'nyi stress. Biokhimicheskii i patofiziologicheskii aspekty [Oxidative stress. Biochemical and pathophysiological aspects]. Moscow: Nauka; Interperiodika, 2001. 340 p.

Il'ina T. N., Danilov P. I., Ilyukha V. A. Nekotorye fiziologicheskie, biokhimicheskie i etologicheskie osobennosti amerikanskoi norki (*Mustela vison* Schreber, 1777), sformirovavshiesya v protsesse estestvennoi feralizatsii v biotsenoze Karelii [Some physiological, biochemical, and ethological specificity of American mink (*Mustela vison* Schreber, 1777) formed in the process of feralization in Karelia]. *Informatsionnyi vestnik VOGiS [Herald of Vavilov society for genetics and breeding scientists]*. 2009. Vol. 13, no. 3. P. 588–597.

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

Skurikhin V. N., Dvinskaya L. M. Opredelenie  $\alpha$ -tokoferola i retinola v plazme krovi sel'skokhozyaistvennykh zhivotnykh metodom mikrokolonochnoi vysokoefektivnoi zhidkostnoi khromatografii [Determination of  $\alpha$ -tocopherol and retinol in plasma of farm animals by microcolumn high performance liquid chromatography]. *S.-kh. biologiya [Agricultural Biol.]*. 1989. No. 4. P. 127–129.

Tumanov I. L. Biologicheskie osobennosti khishchnykh mlekopitayushchikh Rossii [Biological characteristics of carnivorous mammals of Russia]. St. Petersburg: Nauka, 2003. 448 p.

Bears R. F., Sizes I. N. A spectral method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase. *J. Biol. Chem.* 1952. Vol. 195, no. 1. P. 133–140.

Iversen J. A. Basal energy metabolism of mustelids. *J. Comp. Physiol.* 1972. Vol. 81. P. 341–344.

Filho D. W., Sell F., Ribeiro L., Grislandi M., Carasquedo F., Fraga C. G., Wallauer J. P., Simoes-Lopes P. S., Uhart M. M. Comparison between the antioxidant status of terrestrial and diving mammals. *Comp. Biochem. and Physiol. Part A.* 2002. Vol. 133. P. 885–892.

Hindle A. G., Lawler J. M., Campbell K. L., Horning M. Muscle senescence in short-lived wild mammals, the soricine shrews *Blarina brevicauda* and *Sorex palustris*. *J. Exp. Zool.* 2009. Vol. 311A. P. 358–367.

Kasamatsu M., Kawauchi R., Tsunokawa M., Ueda K., Uchida E., Oikawa S., Higuchi H., Kawajiri T., Uchida S., Nagahata H. Comparison of serum lipid composition, lipid peroxide,  $\alpha$ -tocopherol and lipoproteins in captive marine mammals (bottlenose dolphins, spotted seals and West Indian manatees) and terrestrial mammals. *Research in Veterinary Science.* 2009. Vol. 86. P. 216–222.

McNab B. K. An analysis of the factors that influence the level and scaling of mammalian BMR. *Comp. Biochem. Physiol.* 2008. Vol. 151. P. 5–28.

Misra H. H., Fridovich I. The role of superoxide anion in the autoxidation of epinephrine and a simple assay for superoxide dismutase. *J. Biol. Chem.* 1972. Vol. 247. P. 3170–3175.

Ramirez J. M., Folkow L. P., Blix A. S. Hypoxia tolerance in mammals and birds: from the wilderness to the clinic. *Annu. Rev. Physiol.* 2007. Vol. 69. P. 113–143.

Schweigert J. F., Luppertz M., Stobo W. T. Fasting and lactation effect fat-soluble vitamin A and E levels in blood and their distribution in tissue of grey seals (*Halichoerus grypus*). *Comp. Biochem. and Physiol. Part A.* 2002. Vol. 131. P. 901–908.

Received March 21, 2016

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Ильина Татьяна Николаевна

старший научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: ilyina@bio.krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 573107

### Илюха Виктор Александрович

зав. лаб. экологической физиологии животных, д. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: ilyukha@bio.krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 573107

### Баишникова Ирина Валерьевна

научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: iravbai@mail.ru  
тел.: (8142) 573107

## CONTRIBUTORS:

### Ilyina, Tatiana

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

### Ilyukha, Victor

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

### Baishnikova, Irina

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



**Белкин Владимир Васильевич**

ведущий научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: ffyodor@krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 573107

**Сергина Светлана Николаевна**

научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: cvetnick@yandex.ru  
тел.: (8142) 573107

**Антонова Екатерина Петровна**

младший научный сотрудник  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: antonovaep88@mail.ru  
тел.: (8142) 573107

**Belkin, Vladimir**

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

**Sergina, Svetlana**

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

**Antonova, Ekaterina**

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: antonovaep88@mail.ru  
tel.: (8142) 573107

УДК 575.224: 591.132:599.742.17

## **ВЛИЯНИЕ МУТАЦИЙ, ЗАТРАГИВАЮЩИХ ОКРАСКУ ВОЛОСЯНОГО ПОКРОВА, НА ПОКАЗАТЕЛИ АНТИОКСИДАНТНОЙ И ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМ У ЛИСИЦ**

**И. В. Баишникова, Т. Н. Ильина, В. А. Илюха,  
Е. П. Антонова, А. В. Морозов**

*Институт биологии Карельского научного центра РАН*

Исследовано влияние генов, затрагивающих окраску волосяного покрова, на показатели антиоксидантной и пищеварительной систем у лисиц четырех генотипов – красная рошинская ( $A/A B/B$ ), платиновая ( $b/b W^p/w$ ), снежная, или грузинская белая ( $b/b W^c/w$ ) и жемчужная ( $b/b p/p$ ). Установлено, что у животных разных генотипов имеются отличия в активности антиоксидантных ферментов – супероксиддисмутазы и каталазы, а также в содержании низкомолекулярных антиоксидантов – глутатиона, витаминов А и Е в печени, почках и скелетной мышце. В большей степени влияние генотипа проявляется на уровне низкомолекулярных антиоксидантов. Характерная для хищных высокая протеолитическая активность наблюдается в поджелудочной железе лисиц типа красная рошинская, генотип которых наиболее близок к дикому типу. В то же время обнаруженная у снежной мутации высокая активность амилазы может быть связана с адаптацией пищеварительной системы к усвоению пищи с большей долей углеводов. Дискриминантный анализ всех изученных параметров показал значимые отличия лисиц снежного и жемчужного окрасов. Таким образом, у лисиц исследованных генотипов плеiotропное влияние генов, затрагивающих окраску меха, обуславливает особенности в функционировании антиоксидантной и пищеварительной систем, которые в большей степени выражены у цветковых форм с ослаблением пигментации. Высказывается предположение, что мутации, затрагивающие окраску волосяного покрова, влияют на биогенез и функционирование секреторных органелл и тем самым затрагивают все процессы внутриклеточного транспорта.

**Ключевые слова:** лисица; генотип; антиоксидантные ферменты; пищеварительные ферменты; витамины А и Е.

**I. V. Baishnikova, T. N. Ilyina, V. A. Ilyukha, E. P. Antonova, A. V. Morozov.  
THE EFFECT OF FUR COAT COLOR MUTATIONS ON THE PARAMETERS OF  
ANTIOXIDANT AND DIGESTIVE SYSTEMS IN FOXES**

The influence of genes that affect pelage color on the parameters of antioxidant and digestive systems in four fox genotypes: krasnaya roshchinskaya ( $A/A B/B$ ), platinum ( $b/b W^p/w$ ), snow or Georgian white ( $b/b W^c/w$ ) and pearl ( $b/b p/p$ ) was studied. It was found that there were differences between animals with different genotypes in the activity of antioxidant enzymes – superoxide dismutase and catalase, as well as in the content of low-molecular-weight antioxidants – glutathione, vitamins A and E in liver, kidney and skeletal muscle. The genotypes mostly influenced low-molecular-weight antioxidants.

High proteolytic activity, which is characteristic of carnivores, was observed in the pancreas of krasnaya roshchinskaya foxes, whose genotype is the closest to the wild type. At the same time, the high activity of amylase in the Georgian white mutation may be connected with adaptation of the digestive system to the absorption of food with higher content of carbohydrates. Discriminant analysis of all the examined parameters showed significant differences of the Georgian white and the pearl foxes. Thus, the pleiotropic effect of genes affecting fur coat color in foxes of the studied genotypes determines the peculiarities of antioxidant and digestive systems' functioning, which are more expressed in the forms with weaker pigmentation. It is possible that pelage color mutations affect the biogenesis and function of secretory organelles thereby affecting all processes of intracellular transport.

**Key words:** fox; genotype; antioxidant enzymes; digestive enzymes; vitamins A and E.

## Введение

Одним из наиболее зримых результатов доместикационных преобразований животных при сравнении с их дикими предками является изменение окраски волосяного покрова. Примером таких изменений может служить красная лисица (*Vulpes vulpes* L.), в результате длительной селекционной работы с которой выведено и в настоящее время разводится в звероводческих хозяйствах большое разнообразие цветовых типов. Генетический анализ показывает, что большинство вариаций окрасок обусловлено мутациями отдельных генов, контролирующих цвет, форму, количество, размер пигмента и характер его распределения в волосе [Bradbury, Fabricant, 1988; Прасолова и др., 2002]. У млекопитающих идентифицировано около 150 генов, связанных с окраской меха [Reissmann, Ludwig, 2013]. Самой распространенной породой лисиц является серебристо-черная ( $A/a\ b/b$ ), звери с такой окраской волосяного покрова встречаются в природе и являются мутантной формой окраски диких красных лисиц. У серебристо-черных лисиц известно несколько доминантных аллельных мутаций, обуславливающих ослабление пигментации и развитие белой пятнистости: платиновый тип ( $b/b\ W^p/w$ ) обуславливается доминантным геном  $W^p$ , тип снежная, или грузинская белая ( $b/b\ W^g/w$ ) определяется геном  $W^g$ . В результате рецессивной мутации серебристо-черных лисиц получена жемчужная порода ( $b/b\ p/p$ ), пепельно-серая окраска которой обусловлена генами  $pp$ . Все эти мутантные вариации серебристо-черной окраски возникли еще в 1930–40-х годах. Гораздо позже на основе отловленных в природе красных европейских лисиц был создан тип красная рошинская ( $A/A\ B/B$ ), который отличается от диких лисиц красной окраской волосяного покрова [Nes et al., 1988; Колдаева и др., 2003].

В промышленных популяциях пушных зверей мутации, которые проявляются

в изменении фенотипа, затрагивают и целый ряд других признаков и свойств животных. Например, большинство мутантных форм характеризуются пониженными приспособительными возможностями [Колдаева, Колдаев, 2007] и могут существовать только в специально создаваемых для них человеком условиях. Имеются сведения, что у цветных лисиц по сравнению с серебристо-черными изменяется структура дермы и волосяного покрова, угнетается репродуктивная функция, повышается постнатальная гибель щенков в первые дни жизни, что связано с накоплением и дезорганизующим действием мутаций, влияющих на цветовой тип [Шумилина и др., 2007]. Известно, что гомозиготы по снежной и платиновой окраскам нежизнеспособны [Беляев и др., 1973], у платиновых лисиц ген  $W^p$  даже в гетерозисном состоянии обуславливает меньшую жизнестойкость щенков [Ильина, 1975; Nes et al., 1988]. У погибших гомозигот по снежной мутации при гистологическом исследовании были зарегистрированы изменения в органах внутренней секреции и лимфоидной системе [Беляев и др., 1973]. В результате такой пониженной жизнеспособности и плодовитости особи, несущие различные мутации, в природе элиминируются естественным отбором, в условиях же, контролируемых человеком, они могут сохраняться, и наиболее ценные из них в коммерческом отношении делаются объектами разведения.

Необходимое для сохранения гомеостаза в организме поддержание стабильности клеточных структур во многом определяется антиоксидантной системой (АОС), а наличие видовых и индивидуальных особенностей состояния этой системы, ее реакции на внешние воздействия и особенности адаптивных механизмов связаны с влиянием генетических факторов [Wang et al., 2007]. Активированные кислородные метаболиты являются необходимыми участниками многих метаболических процессов, протекающих в живых клетках. Ключевым

звеном системы регуляции стационарной концентрации супероксидного анион-радикала является фермент супероксиддисмутаза (СОД), который функционирует в клетке сопряженно с каталазой, и повышение активности последней происходит в результате увеличения концентрации в среде перекиси водорода, которая преимущественно образуется в реакции дисмутации супероксидного анион-радикала, катализируемой СОД [Меньщикова и др., 2006]. Неферментативное звено АОС представлено низкомолекулярными антиоксидантами; к ним относятся витамины А и Е, входящие в группу так называемых «пищевых антиоксидантов», которые поступают в организм с пищей и усвоение которых во многом зависит от работы пищеварительной системы.

Данные литературы относительно физиологических и биохимических особенностей лисиц различных окрасочных форм достаточно фрагментарны. В связи с этим целью настоящей работы явилось исследование влияния генотипа лисиц на состояние антиоксидантной и пищеварительной систем организма.

## Материалы и методы

Исследование было проведено в ноябре на 7-месячных лисицах четырех генотипов (по шесть особей): красная роцинская, платиновая, снежная и жемчужная. Животные содержались в стандартных условиях в зверохозяйстве «Роцинское» ООО «Северная пушнина» и получали сбалансированный по основным питательным веществам рацион. В период забоя были отобраны образцы тканей, которые хранились до проведения анализа при  $-25\text{ }^{\circ}\text{C}$ .

Исследование выполнено с использованием научного оборудования Центра коллективного пользования ИБ КарНЦ РАН. Гомогенаты печени, почек, сердца, легких, селезенки и скелетной мышцы для исследования активности антиоксидантных ферментов, содержания восстановленного глутатиона и белка готовили на 0,05 М фосфатном буфере (рН 7,0) и центрифугировали при 6000 g в течение 15 мин. В супернатантах спектрофотометрически измеряли: активность антиоксидантных ферментов – СОД – по модифицированной адренохромной методике [Misra, Fridovich, 1972] и каталазы – по количеству разложенной  $\text{H}_2\text{O}_2$  [Bears, Sizer, 1952], а также уровень восстановленного глутатиона по методу Эллмана в присутствии 5,5'-дитиобис-(2-нитробензойной кислоты) [Sedlak, Lindsay, 1968] и содержание белка по Лоури [Lowry et al., 1951] с использованием в качестве стандарта бычьего сывороточного

альбумина. За одну условную единицу активности СОД принимали количество фермента, способное затормозить реакцию автоокисления адреналина на 50 %. Активность каталазы выражали в количестве  $\text{H}_2\text{O}_2$ , разложенной за 1 мин. Удельную активность ферментов рассчитывали на 1 мг белка.

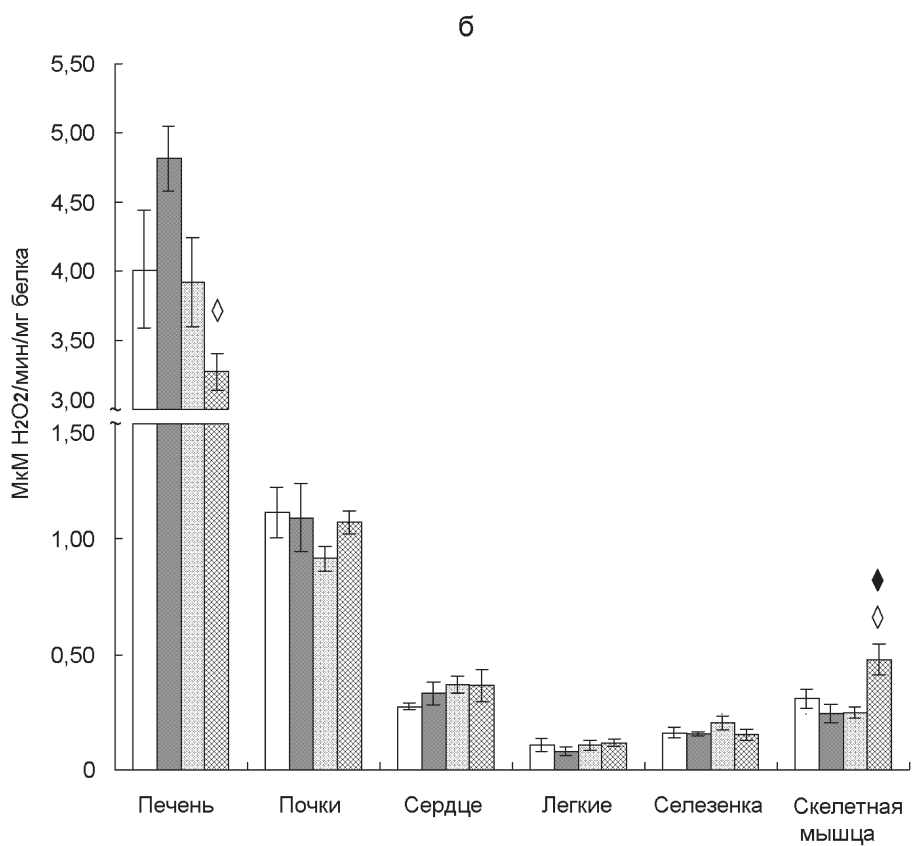
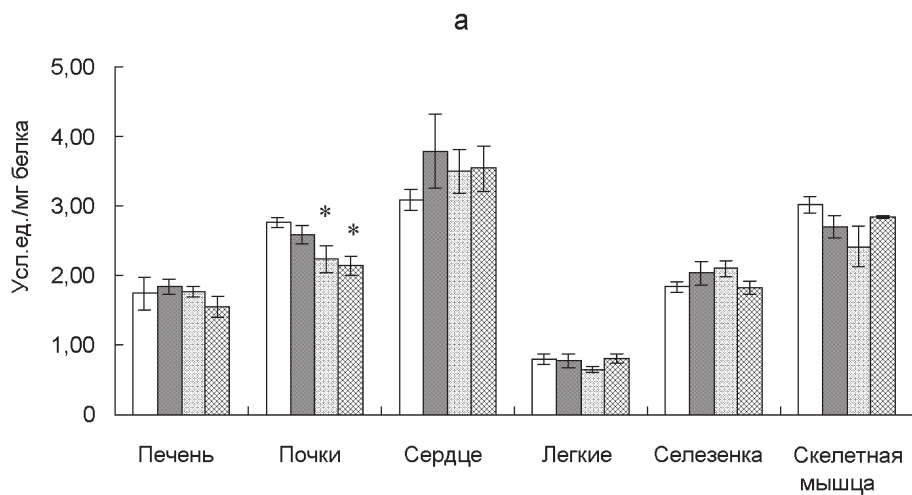
Для определения содержания витаминов А и Е готовили гомогенаты тканей в 0,25 М растворе сахарозы (рН 7,4), затем для осаждения белков смешивали их с этанолом, содержащим бутилокситолуол в качестве антиоксиданта и экстрагировали витамины гексаном [Скурихин, Двинская, 1989]. Хроматографическое разделение осуществляли на микроколонном хроматографе с ультрафиолетовым детектором в смеси гексана с изопропанолом (98,5:1,5) при 292 нм для  $\alpha$ -токоферола – наиболее биологически активного изомера витамина Е, который преобладает в тканях животных, и при 324 нм для ретинола – метаболически активной формы витамина А. Для построения калибровочных кривых использовали стандартные растворы  $\alpha$ -токоферола и ретинола (Sigma, США).

Активность пищеварительных ферментов определяли в поджелудочной железе, а также в слизистых оболочках желудка и тонкого кишечника спектрофотометрически: пепсина – по приросту тирозина при гидролизе гемоглобина по методу Ансона в модификации Хелендера [Helander, 1969], общую протеолитическую активность (ОПА) – по приросту тирозина при гидролизе гемоглобина по методу Ансона в модификации Николаевской [1979], амилазы – по убыли крахмала по методу Смита и Роя в микромодификации Дроздовой и Фексона [1981], липазы – по приросту глицерина при гидролизе трибутирина [Уголев, Черняховская, 1969]. Активность ферментов выражали в мкмоль расщепленного или образовавшегося вещества (для амилазы – в мг крахмала) за 1 минуту в пересчете на 1 г ткани.

Полученные результаты обрабатывали общепринятыми методами вариационной статистики, животных разных окрасов сравнивали между собой с применением непараметрического критерия Манна–Уитни, а также используя дискриминантный анализ [Коросов, Горбач, 2007]. Значения исследованных показателей представлены в виде средних и ошибок средних ( $M \pm m$ ).

## Результаты и обсуждение

В многочисленных исследованиях, проведенных на норках, было выявлено, что мутации,



Окрасы:  Красная роштинская     Снежная  
 Платиновая     Жемчужная

**Рис. 1.** Удельная активность СОД (а) и каталазы (б) в органах лисиц разных генотипов. Здесь и на рис. 2, 3 различия достоверны по сравнению с генотипами: \*красная роштинская, <sup>o</sup>платиновая, \*снежная при  $p < 0,05$

затрагивающие окраску волосяного покрова, обладают плеiotропным действием на многие физиологические и биохимические параметры организма [Трапезов, Маркель, 1989; Ильина и др., 2007; Свечкина, Тютюнник, 2007;

Узенбаева и др., 2007; Унжаков и др., 2007; Trapezov et al., 2016]. Цвет меха животных определяется тем, какие пигментные гранулы, в каком количестве и как распределяются в волосе. Показано, что биогенез секреторных органелл,

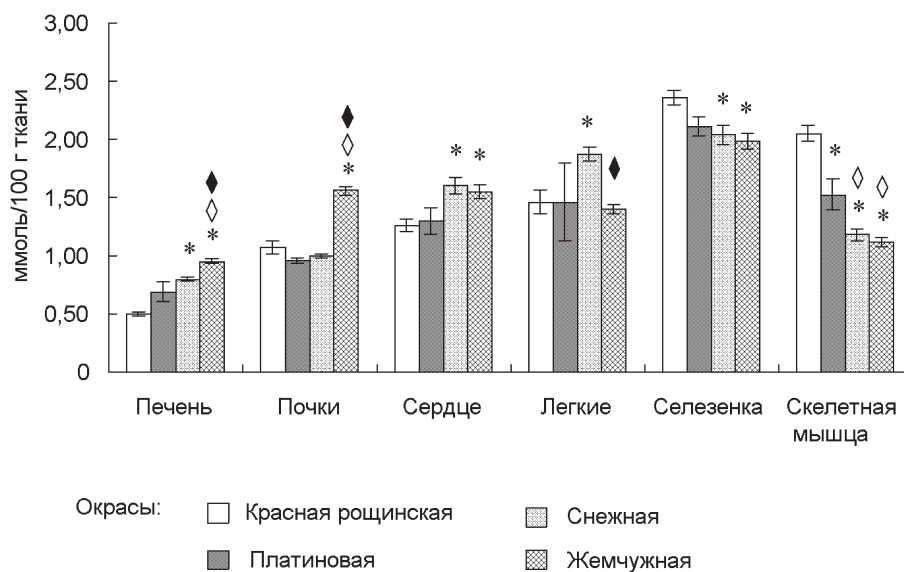


Рис. 2. Содержание глутатиона в органах лисиц разных генотипов

к которым относятся меланосомы, а также лизосомы, литические гранулы лимфоцитов, гранулы тромбоцитов, базофилов и нейтрофилов, имеет общие черты [Dell'Angelica et al., 2000], поэтому особенности функционирования этих органелл определяют не только окрас, но и работу многих систем организма. Нами были изучены две системы, в разной степени связанные с работой секреторных органелл клетки. Полученные данные свидетельствуют о том, что у лисиц разных окрасочных форм мутации, влияющие на окраску волосяного покрова, обуславливают особенности функционирования антиоксидантной и пищеварительной систем. Так, в печени у лисиц с рецессивной мутацией жемчужная была отмечена самая низкая удельная активность каталазы (рис. 1, б), статистически значимым было отличие с платиновым типом. В то же время уровень низкомолекулярного антиоксиданта глутатиона в печени жемчужных лисиц был достаточно высоким (рис. 2). У лисиц снежного окраса содержание глутатиона было значительно выше по сравнению с типом красная роцинская. Уровень ретинола в печени, основном депо витамина А в организме, у лисиц жемчужного окраса значительно превышал таковой у других животных (рис. 3, б).

В почках лисиц снежного и жемчужного окрасов отмечена более низкая удельная активность СОД по сравнению с типом красная роцинская (рис. 1, а). В то же время уровень глутатиона у жемчужной породы был самым высоким. Почка у собак характеризуется высоким содержанием витаминов А и Е, поскольку участвуют в регуляции их обмена [Schweigert, Thomann, 1995]. Уровень ретинола здесь был самым высоким у платиновых лисиц,

статистически значимые различия обнаружены с типом красная роцинская, а содержание α-токоферола у лисиц снежного окраса было вдвое ниже, чем у остальных (рис. 3, а).

В сердце, легких и селезенке у лисиц исследуемых генотипов не было зафиксировано различий в удельной активности СОД и каталазы, однако они наблюдались в уровне низкомолекулярных антиоксидантов. Так, в сердце лисиц окрасов снежная и жемчужная содержание глутатиона было значительно выше, чем у типа красная роцинская. Кроме того, жемчужные лисицы отличались от последних более высоким уровнем α-токоферола, а от лисиц платинового типа – ретинола. Кардиомиоциты характеризуются высоким уровнем окислительного фосфорилирования и медленным синтезом антиоксидантных ферментов [Asha Devi et al., 2003], поэтому в их защите важную роль играют низкомолекулярные антиоксиданты [Меньщикова и др., 2006]. Возможно, тип красная роцинская, который является наиболее близким к диким лисицам, а также самым молодым из исследуемых окрасов, отличается более напряженным метаболизмом и повышенной нагрузкой на сердце в результате содержания в клетке [Сегаль, 1975], что проявляется в быстром истощении в сердце пула низкомолекулярных антиоксидантов. В то же время по уровню глутатиона в селезенке животные этого окраса значительно превосходили снежных и жемчужных лисиц. Содержание ретинола в селезенке, так же как и в печени, у жемчужных лисиц было выше, чем у снежных. Снежные лисицы отличались самым высоким содержанием глутатиона в легких.

В скелетной мышце у лисиц с рецессивной мутацией жемчужная удельная активность

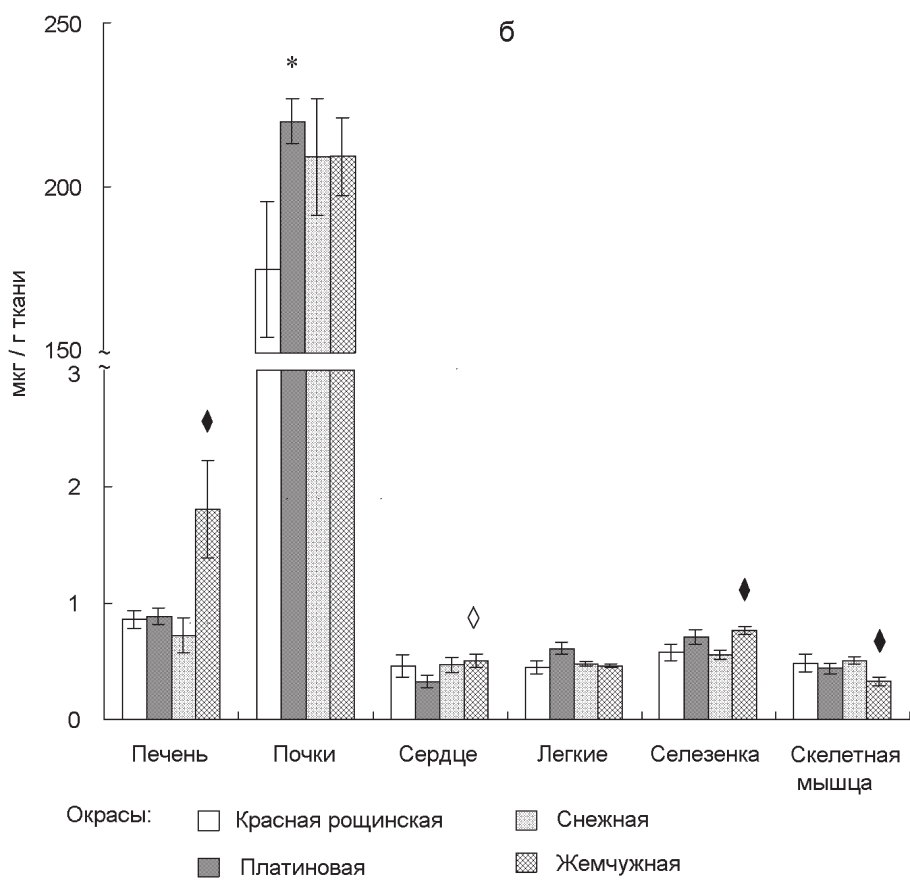
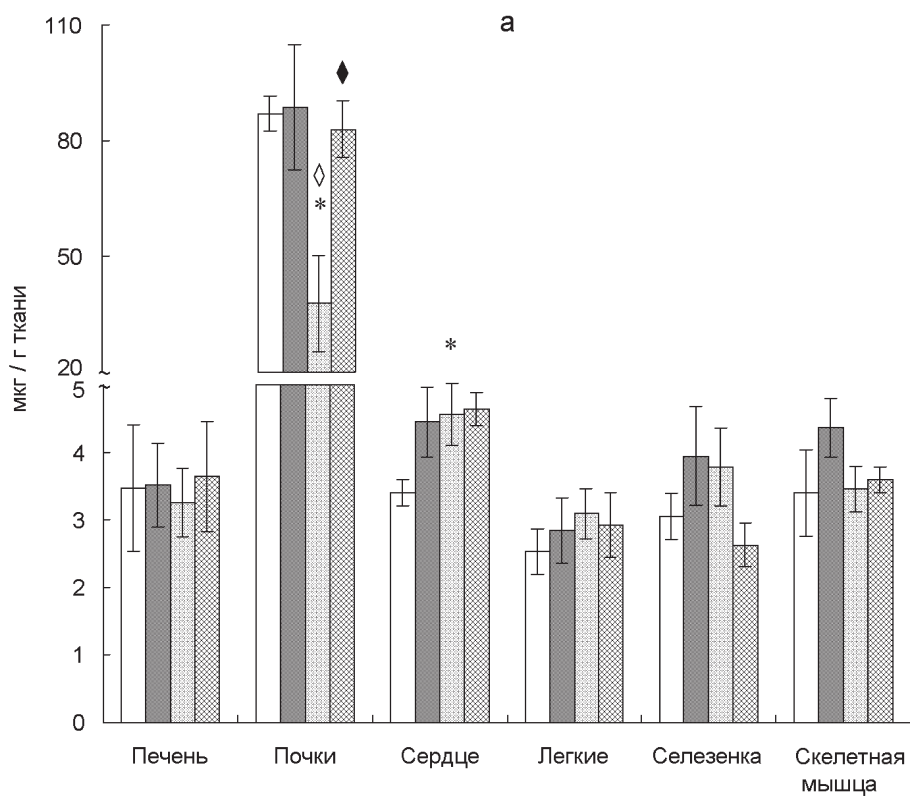


Рис. 3. Уровень  $\alpha$ -токоферола (а) и ретинола (б) в органах лисиц разных генотипов

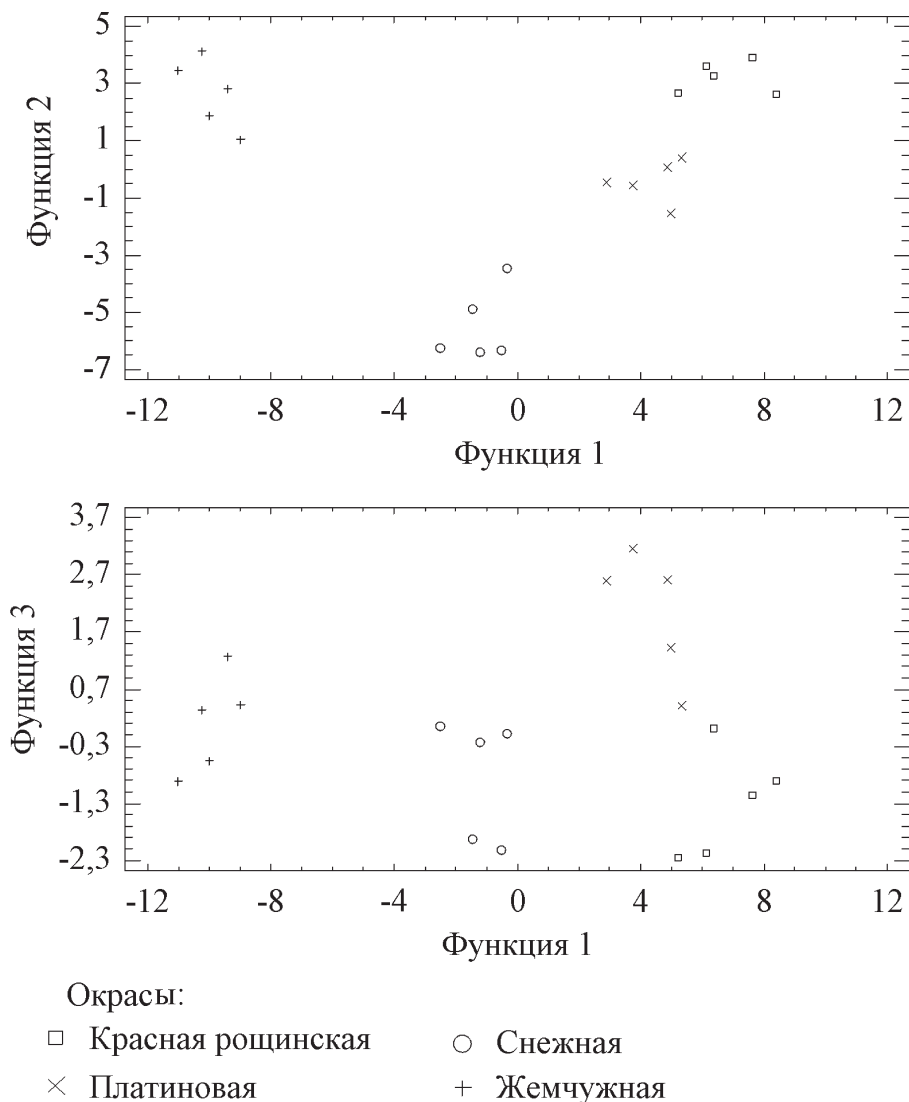


Рис. 4. Распределение лисиц разных генотипов в плоскости дискриминантных функций

каталазы была более высокой по сравнению с двумя исследуемыми доминантными мутациями – платиновой и снежной. В то же время уровень глутатиона у жемчужных и снежных лисиц был ниже, чем у красных рощинских и платиновых. По содержанию в ткани ретинола значительные различия обнаружены между окрасами снежная и жемчужная.

Несмотря на то что животные находились на одном и том же рационе, у них отмечены существенные различия в активности пищеварительных ферментов (табл.). Лисицы снежного и жемчужного окрасов по активности пепсина в желудке и ОПА в поджелудочной железе значительно уступали животным платинового типа. У лисиц типа красная рощинская наблюдалась характерная для хищных высокая протеолитическая активность в поджелудочной железе.

В то же время в тонком кишечнике у генотипа снежная отмечена более высокая активность амилазы по сравнению с остальными окрасами, тогда как активность липазы была существенно ниже, чем у типа красная рощинская.

Дискриминантный анализ всех изученных параметров в зависимости от окраса животных (рис. 4) показал, что для их разделения необходимы и достаточны всего шесть: уровень ОПА в поджелудочной железе, удельная активность каталазы в печени, уровень витамина Е и глутатиона в почках, витамина А в легких и глутатиона в скелетной мускулатуре. Первая функция показывает, что из всех изученных окрасов четко выделяются снежные и, особенно, жемчужные лисицы. Последние характеризуются минимальной ОПА в поджелудочной железе и удельной активностью каталазы в печени,



Активность пищеварительных ферментов у лисиц разных генотипов ( $M \pm m$ )

Показатели / окрасы	Красная роцинская A/A B/B	Платиновая b/b W <sup>p</sup> /w	Снежная b/b W <sup>g</sup> /w	Жемчужная b/b p/p
Желудок				
Пепсин, мкмоль/мин/г	28,34 ± 9,08	30,67 ± 2,04	21,50 ± 5,92 <sup>g</sup>	21,41 ± 3,92 <sup>g</sup>
Поджелудочная железа				
ОПА, мкмоль/мин/г	99,16 ± 7,10	86,53 ± 10,94*	61,84 ± 7,42* <sup>g</sup>	55,80 ± 5,08* <sup>g</sup>
Амилаза, мг/мин/г	238,61 ± 51,96	229,34 ± 50,68	285,97 ± 70,68	248,92 ± 67,05
Липаза, мкмоль/мин/г	0,40 ± 0,19	0,37 ± 0,20	0,80 ± 0,46	0,46 ± 0,11
Тонкий кишечник				
ОПА, мкмоль/мин/г	2,36 ± 1,44	1,97 ± 0,67	2,42 ± 0,66	2,19 ± 0,52
Амилаза, мг/мин/г	2,78 ± 0,81	2,43 ± 0,51	6,29 ± 2,17* <sup>g</sup>	3,69 ± 0,47*
Липаза, мкмоль/мин/г	0,46 ± 0,41	0,24 ± 0,14	0,13 ± 0,05*	0,15 ± 0,05

*Примечание.* Различия достоверны по сравнению с генотипами \*красная роцинская, <sup>g</sup>платиновая, \*снежная при  $p < 0,05$ .

а также низким уровнем глутатиона в скелетных мышцах. У двух указанных окрасов понижен уровень витамина Е в почках (у снежной почти двукратно). Очевидно, что ген *bb* влияет на секрецию протеолитических ферментов в поджелудочной железе, что в свою очередь приводит к снижению способности усваивать белковые компоненты пищи. Причем наличие генов *W<sup>p</sup>/w*, *W<sup>g</sup>/w* и *pp* модулирует выраженность эффекта. Вторая функция выделяет снежных, а третья – платиновых лисиц, которые характеризуются, наряду с высокой удельной активностью каталазы в печени, самым высоким содержанием витамина А в почках и легких.

В результате исследования между лисицами разных генотипов было обнаружено значительно больше различий в уровне низкомолекулярных антиоксидантов, чем в активности антиоксидантных ферментов. Так, различия в удельной активности СОД наблюдались в почках, а каталазы – в печени и в скелетной мышце, тогда как по содержанию глутатиона и ретинола различия были зафиксированы в тканях практически всех исследованных органов. Поддержание антиоксидантного баланса осуществляется благодаря совместной работе всех компонентов АОС, однако низкомолекулярным антиоксидантам, которые локализованы как в водной, так и в липидной фазах клетки, отводится в этом процессе важная роль. Глутатион принимает широкое участие в защите клеточных структур от действия окисляющих факторов благодаря своей высокой реакционной способности. Основные антиоксидантные эффекты этого низкомолекулярного тиола реализуются посредством его участия в работе ферментативных антиоксидантов: глутатионпероксидазы и глутатионтрансферазы [Меньщикова и др., 2006], а также в регенерации окисленной

формы α-токоферола [Rojas et al., 1996]. Согласно Benedetto с соавторами [1982], наряду с тирозиназой, ключевым ферментом в продукции меланина, важная роль в регуляции и контроле биосинтетической активности меланоцитов отводится тиоловым антиоксидантам, в частности глутатионредуктазе, с активностью которой связано содержание восстановленного глутатиона. В исследованиях на мышах и морских свинках авторами было установлено, что низкая активность глутатионредуктазы в коже связана с эумеланиновым (коричнево-черным) типом пигментации, тогда как высокая активность фермента обнаруживалась при феомеланиновом (желто-рыжем) типе. В нашем исследовании лисицы типа красная роцинская, окрас которых связан с преобладанием гранул феомеланина [Уткин, 2013], отличались от других окрасов высоким уровнем глутатиона в скелетной мышце.

Обнаруженные особенности уровня низкомолекулярных антиоксидантов и активности пищеварительных ферментов у лисиц разных окрасов связаны, вероятно, с влиянием на механизмы внутриклеточного транспорта, а для антиоксидантных ферментов изменения вызваны, скорее всего, взаимокompенсаторными перестройками внутри системы. Мутации, затрагивающие биогенез и транспорт меланосом, влияют на процессы внутриклеточного транспорта и экскреции пищеварительных ферментов, а также всасывания в желудочно-кишечном тракте витаминов и их перераспределения в организме. Например, у лисиц жемчужного окраса наблюдалось более высокое аккумулялирование в печени ретинола, хотя поступление его с пищей у всех животных было одинаковым. Характерные для жирорастворимых витаминов мембранотропные свойства у витамина

А наиболее выражены в лизосомальных мембранах [Спиричев, Конь, 1978], а от состояния биологических мембран клеток и органелл во многом зависят процессы клеточной жизнедеятельности и функционирование систем организма в целом. Поскольку исследуемые витамины обладают антиоксидантными свойствами, их уровень в тканях связан с содержанием других компонентов АОС. Так, лисицы жемчужного окраса отличались самым высоким уровнем в печени и почках другого низкомолекулярного антиоксиданта – глутатиона, но имели в этих органах относительно низкие показатели удельной активности антиоксидантных ферментов. В то же время в скелетной мышце у этой мутации наблюдалась наибольшая удельная активность каталазы и довольно низкое содержание глутатиона и ретинола. Для лисиц снежного окраса в почках наряду с самым низким содержанием  $\alpha$ -токоферола характерными были довольно низкая удельная активность антиоксидантных ферментов и относительно невысокий уровень глутатиона по сравнению с другими окрасами. Тот факт, что различия между генотипами в функционировании всех звеньев АОС наиболее отчетливо проявлялись в печени и почках, связан, вероятно, с функцией этих органов в поддержании гомеостатических констант организма. Параллельно обе мутации отличались более низкой активностью пищеварительных ферментов, осуществляющих протеолиз. В то же время для снежных лисиц характерным было повышение амилазной активности. Для хищников, у которых пищеварительный тракт генетически детерминирован к высокобелковому корму, это может являться одним из показателей доместикационных преобразований, выражающихся в адаптации пищеварительной системы к усвоению пищи с большим уровнем углеводов.

По данным Johnson с соавторами [2015], фенотип платиновых лисиц связан с мутацией гена *KIT*, который контролирует синтез рецепторной тирозинкиназы и участвует в меланогенезе, гаметогенезе и гемопоэзе. Наличие интенсивной белой пятнистости, обусловленной мутацией этого гена, выявлено у мышей, свиней, лошадей, собак и песцов. Авторы предполагают, что, поскольку платиновый фенотип у лисиц аллелен ряду других фенотипов с белой пятнистостью, включая снежных, беломордых и мраморных лисиц, все эти фенотипы также связаны с мутацией гена *KIT*. Этот ген экспрессируется во многих тканях организма, поэтому некоторые особенности функционирования антиоксидантной и пищеварительной систем у лисиц типов платиновая и снежная могут быть

связаны с влиянием мутации гена *KIT* на клеточный метаболизм. Согласно Johnson с соавторами [2015], именно плейотропный эффект этой мутации приводит к эмбриональной гибели гомозигот по платиновой окраске.

## Заключение

Таким образом, исследование продемонстрировало, что мутации, затрагивающие окраску волосяного покрова, обуславливают особенности функционирования антиоксидантной и пищеварительной систем у лисиц разных генотипов. Различия в функционировании всех звеньев АОС наблюдаются в печени, почках и скелетной мышце. В большей степени различия проявляются в содержании низкомолекулярных антиоксидантов – глутатиона и витамина А. Лисицы типа красная рощинская, генотип которых наиболее близок к дикому типу, отличаются высокой протеолитической активностью в поджелудочной железе. Для снежной мутации при низкой ОПА в поджелудочной железе характерна более высокая активность амилазы, что может свидетельствовать об изменениях в работе пищеварительной системы у животных этого генотипа в процессе доместикации. Очевидно, что мутации, затрагивающие окраску волосяного покрова, влияют на биогенез и функционирование секреторных органелл и тем самым затрагивают все процессы внутриклеточного транспорта.

*Авторы выражают искреннюю благодарность И. В. Паркалову и Е. А. Хижкину за помощь в получении материала для исследования. Исследование было проведено при финансовом обеспечении из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания (тема № 0221–2014–0001).*

## Литература

Беляев Д. К., Трут Л. Н., Рувинский А. О. Генетически детерминированная летальность у лисиц и возможности ее преодоления // Генетика. 1973. Т. 9, № 9. С. 71–82.

Дроздова Г. А., Фексон Э. Г. Определение активности амилазы в биологических жидкостях // Лабораторное дело. 1981. № 3. С. 138–139.

Ильина Е. Д. Звероводство. М.: Колос, 1975. 288 с.

Ильина Т. Н., Илюха В. А., Калинина С. Н. и др. Влияние генотипа на сезонные изменения антиоксидантной системы и изоферментного спектра лактатдегидрогеназы американских норок (*Mustela vison* Schreber, 1777) // Инф. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11, № 1. С. 145–154.

- Колдаева Е. М., Колдаев Н. А. Доместикация и хозяйственно полезные признаки у пушных зверей // Инф. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11, № 1. С. 62–75.
- Колдаева Е. М., Милованов Л. В., Трапезов О. В. Породы пушных зверей и кроликов. М.: КолосС, 2003. 240 с.
- Коросов А. В., Горбач В. В. Компьютерная обработка биологических данных. Петрозаводск: ПетрГУ, 2007. 76 с.
- Меньщикова Е. Б., Ланкин В. З., Зенков Н. К. и др. Окислительный стресс: Проксиданты и антиоксиданты. М.: Слово, 2006. 556 с.
- Надиров Н. К. Токоферолы и их использование в медицине и сельском хозяйстве. М.: Наука, 1991. 336 с.
- Николаевская В. Р. Экспериментальное исследование переваривания белков молока в постнатальном онтогенезе: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1979. 21 с.
- Прасолова Л. А., Трут Л. Н., Всеволодов Э. Б., Латыпов И. Ф. Морфология пигментации волос у диких рыжих, серебристо-черных лисиц и их гибридов // Генетика. 2002. Т. 38, № 4. С. 463–467.
- Свечкина Е. Б., Тютюнник Н. Н. Изменение в ходе промышленной доместикации активности пищеварительных ферментов у разных генотипов американской норки (*Mustela vison* Schreber, 1777) // Инф. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11, № 1. С. 99–108.
- Сегаль А. Н. Очерки физиологии и экологии американской норки. Новосибирск: Наука, 1975. 262 с.
- Скурихин В. Н., Двинская Л. М. Определение α-токоферола и ретинола в плазме крови сельскохозяйственных животных методом микроколоночной высокоэффективной жидкостной хроматографии // Сельскохозяйственная биология. 1989. № 4. С. 127–129.
- Спиричев В. Б., Конь И. Я. Жирорастворимые витамины и мембраны // Журнал всеобщего хим. общества им. Д. И. Менделеева. 1978. № 4. С. 425–434.
- Трапезов О. В., Маркель А. Л. Влияние мутаций окраски на функцию надпочечников при хроническом кормовом стрессе у американской норки // Генетика. 1989. Т. 25, № 3. С. 508–512.
- Уголев А. М., Черняховская М. Ю. Определение заключительных стадий гидролиза триглицеридов. Исследование пищеварительного аппарата у человека. Л.: Наука, 1969. С. 183–187.
- Узенбаева Л. Б., Голубева А. Г., Илюха В. А., Тютюнник Н. Н. Особенности структуры лейкоцитов крови норок (*Mustela vison* Schreber, 1777) различных генотипов // Инф. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11, № 1. С. 155–161.
- Унжаков А. Р., Кожевникова Л. К., Илюха В. А. и др. Специфичность изоферментных спектров ЛДГ у норок окраски белая-хедлунд // Инф. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11, № 1. С. 139–144.
- Уткин М. Р. Морфологические особенности кожи, волосяного покрова и окраски красных, платиновых и снежных лисиц: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Москва, 2013. 17 с.
- Шумилина Н. Н., Чекалова Т. М., Митрофанова М. В. Особенности качества опушения у цветных форм лисиц (*Vulpes vulpes*) // Инф. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11, № 1. С. 131–138.
- Asha Devi S., Prathima S., Subramanyam M. V. V. Dietary vitamin E and physical exercise: II. Antioxidant status and lipofuscin-like substances in aging rat heart // Exp. Gerontol. 2003. Vol. 38. P. 291–297.
- Bears R. F., Sizer I. N. A spectral method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase // J. Biol. Chem. 1952. Vol. 195, no. 1. P. 133–140.
- Benedetto J. P., Ortonne J. P., Voulot C. et al. Role of thiol compounds in mammalian melanin pigmentation. II. Glutathione and related enzymatic activities // J. Invest. Dermatol. 1982. Vol. 79. P. 422–424.
- Bradbury M. W., Fabricant J. D. Changes in Melanin Granules in the Fox Due to Coat Color Mutations // The Journal of Heredity. 1988. Vol. 79, no. 2. P. 133–136.
- Dell'Angelica E. C., Mullins C., Caplan C., Bonifacino J. S. Lysosome-related organelles // FASEB J. 2000. Vol. 14. P. 1265–1278.
- Helander H. F. Ultrastructure and function of gastric mucoid and zymogen cells in the rat during development // Gastroenterol. 1969. Vol. 56, no. 1. P. 53–70.
- Johnson J. L., Kozysa A., Kharlamova A. V. et al. Platinum coat color in red fox (*Vulpes vulpes*) is caused by a mutation in an autosomal copy of KIT. Stichting International Foundation for Animal Genetics. 2015. doi: 10.1111/age.12270
- Lowry O. H., Rosenbrough N. J., Farr A. L., Randall R. J. Protein measurement with the Folin phenol reagent // J. Biol. Chem. 1951. Vol. 193, no. 1. P. 265–275.
- Misra H. P., Fridovich F. The role of superoxide anion in the autoxidation of epinephrine and a simple assay for superoxide dismutase // J. Biol. Chem. 1972. Vol. 247, no. 10. P. 3170–3175.
- Nes N., Einarsson E. J., Lohi O., Jørgensen G. Beautiful Fur Animals – and their Colour Genetics. Glosstrup, Denmark: Scientifur. Publ., 1988. 271 p.
- Reissmann M., Ludwig A. Pleiotropic effect of coat colour-associated mutation in humans, mice and other mammals // Seminars in Cell & Developmental Biology. 2013. Vol. 24. P. 576–586.
- Rojas C., Cadenas S., López-Torres M. et al. Increase in heart glutathione redox ratio and total antioxidant capacity and decrease in lipid peroxidation after vitamin E dietary supplementation in guinea pigs // Free Radic. Biol. Med. 1996. Vol. 21, no. 7. P. 907–915.
- Schweigert F. J., Thomann E. Organ distribution of vitamins A and E in carnivores // Scientifur. 1995. Vol. 19, no. 4. P. 309.
- Sedlak J., Lindsay R. H. Estimation of total, protein-bound and non-protein sulfhydryl groups in tissue with Ellman's reagent // Anal. Biochem. 1968. Vol. 25. P. 192–205.
- Trapezov O. V., Luzenko N. D., Trapezova L. I. Heterozygosity for Mutations Affecting Coat Pigmentation in the American Mink (*Neovison vison*) Enhances Structural Stability of Adrenal Cortex under Stress Conditions // Russian Journal of Genetics. 2016. Vol. 52, no. 4. P. 428–432. doi: 10.1134/S1022795416030169
- Wang X., Tomso D. J., Chorley B. N. et al. Identification of polymorphic antioxidant response elements in the human genome Human Molecular Genetics. 2007. Vol. 16, no. 10. P. 1188–1200. doi: 10.1093/hmg/ddm066

Поступила в редакцию 15.04.2016

## References

- Belyaev D. K., Trut L. N., Ruvinsky A. O. Geneticheski determinirovannaya letal'nost' u lisits i vozmozhnosti ee preodoleniya [Genetically determined lethality and possibilities of eliminating its effect in foxes]. *Russian Journal of Genetics*. 1973. Vol. 9, no. 9. P. 71–82.
- Drozdova G. A., Fekson E. G. Opredelenie aktivnosti amilazy v biologicheskikh zhidkostyakh [Determination of amylase activity in biological fluids]. *Laboratornoe delo [Laboratory science]*. 1981. No. 3. P. 138–139.
- Ilyina E. D. Zverovodstvo [Fur farming]. Moscow: KolosS, 1975. 288 p.
- Ilyina T. N., Ilyukha V. A., Kalinina S. N., Gorlyakova N. A., Belicheva L. A. Vliyaniye genotipa na sezonnyye izmeneniya antioksidantnoi sistemy i izofermentnogo spektra laktatdehidrogenazy amerikanskikh norok (*Mustela vison* Schreber, 1777) [The influences of genotype on seasonal changes of antioxidant system and lactate dehydrogenase isoenzymes spectrum in American mink (*Mustela vison* Schreber, 1777)]. *The Herald Vavilov Soc. Genet. Breed. Sci.* 2007. Vol. 11, no. 1. P. 145–154.
- Koldaeva E. M., Koldaev N. A. Domestikatsiya i khozyaistvenno poleznye priznaki u pushnykh zverei [The effects of domestication on the fur animal production]. *The Herald Vavilov Soc. Genet. Breed. Sci.* 2007. Vol. 11, no. 1. P. 62–75.
- Koldaeva E., Milovanov L., Trapezov O. Porody pushnykh zverej i krolikov [Breeds of fur animals and rabbits]. Moscow: KolosS. 2003. 240 p.
- Korosov A. V., Gorbach V. V. Komp'yuternaya obrabotka biologicheskikh dannyykh [Computer-aided processing of biological data]. Petrozavodsk: PetrGU, 2007. 76 p.
- Menshchikova E. B., Lankin V. Z., Zenkov N. K., Bondar I. A., Krugovykh H. F., Truphakin V. A. Okislitel'nyy stress: Prooksidanty i antioksidanty [Oxidative stress. Prooxidants and antioxidants]. Moscow: Slovo, 2006. 556 p.
- Nadirov N. K. Tokoferoly i ikh ispol'zovanie v meditsine i sel'skom khozyaystve [Tocopherols and their use in medicine and agriculture]. Moscow: Nauka, 1991. 336 p.
- Nikolaevskaya V. R. Eksperimental'noye issledovanie perevarivaniya belkov moloka v postnatal'nom ontogeneze [Experimental study of milk protein digestion in postnatal ontogeny]. Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow, 1979. 21 p.
- Prasolova L. A., Trut L. N., Vsevolodov E. B., Latipov I. F. Morfologiya pigmentatsii volos u dikikh ryzhikh, serebristo-chernykh lisits i ikh gibridov [Morphology of hair pigmentation in wild red foxes, silver foxes, and their hybrids]. *Russian Journal of Genetics*. 2002. Vol. 38, no. 4. P. 463–467.
- Svetchkina E. B., Tyutyunnik N. N. Izmeneniye v khode promyshlennoi domestikatsii aktivnosti pishchevaritel'nykh fermentov u raznykh genotipov amerikanskoj norki (*Mustela vison* Schreber, 1777) [Transformation of digestive enzymes in different genotypes of farm-bred American mink (*Mustela vison* Schreber, 1777) under domestication]. *The Herald Vavilov Soc. Genet. Breed. Sci.* 2007. Vol. 11, no. 1. P. 99–108.
- Segal A. N. Ocherki fiziologii i ekologii amerikanskoj norki [A study of physiology and ecology of American mink]. Novosibirsk: Nauka, 1975. 262 p.
- Skurikhin V. N., Dvinskaya L. M. Opredeleniye  $\alpha$ -toferola i retinola v plazme krovi sel'skokhozyaistvennykh zhivotnykh metodom mikrokolonochnoi vysokoeffektivnoi zhidkostnoi khromatografii [Determination of  $\alpha$ -tocopherol and retinol in blood plasma of agricultural animals by microcolumn HPLH method]. *Sel'skokhozyajstvennaya biologiya [Agricultural Biology]*. 1989. No. 4. P. 127–129.
- Spirichev V. B., Kon I. Ya. Zhirorastvorimyye vitaminy i membrany [Fat-soluble vitamins and membranes]. *Zhurnal vsesoyuznogo khim. obshchestva im. D. I. Mendeleeva [Journal of D. I. Mendeleev Russian chem. soc.]*. 1978. No. 4. P. 425–434.
- Trapezov O. V., Markel A. L. Vliyaniye mutatsii okraski na funktsiyu nadpochechnikov pri khronicheskom kormovom stresse u amerikanskoj norki [Effect of color mutations on the adrenocortical function in American mink under chronic feed stress]. *Russian Journal of Genetics*. 1989. Vol. 25, no. 3. P. 508–512.
- Ugolev A. M., Chernyakhovskaya M. Yu. Opredeleniye zaklyuchitel'nykh stadij gidroliza triglitseridov. Issledovanie pishchevaritel'nogo apparata u cheloveka [Determination of the final stages of triglyceride hydrolysis. The study of the digestive system in humans]. Leningrad: Nauka, 1969. P. 183–187.
- Uzenbaeva L. B., Golubeva A. G., Ilukha V. A., Tyutyunnik N. N. Osobennosti struktury leukotsitov krovi norok (*Mustela vison* Schreber, 1777) razlichnykh genotipov [The specificities of blood leukocyte structure in the minks with various genotypes]. *The Herald Vavilov Soc. Genet. Breed. Sci.* 2007. Vol. 11, no. 1. P. 155–161.
- Unzhakov A. R., Kozhevnikova L. K., Ilukha V. A., Meldo H. I., Tyutyunnik N. N. Spetsifichnost' izofermentnykh spektrov LDG u norok okraski belaya-khedlund [Specificity of lactate dehydrogenase isoenzyme spectra of white mink]. *The Herald Vavilov Soc. Genet. Breed. Sci.* 2007. Vol. 11, no. 1. P. 139–144.
- Utkin M. R. Morfologicheskie osobennosti kozhi, volosyanogo pokrova i okraski krasnykh, platinovykh i snezhnykh lisits [The morphological features of skin, hair and color of red, platinum and snow foxes]. Summary of PhD (Cand. of Agr.) thesis. Moscow, 2013. 17 p.
- Shumilina N. N., Chekalova T. M., Mitrofanova M. V. Osobennosti kachestva opusheniya u tsvetnykh form lisits (*Vulpes vulpes*) [Effect of mutations affecting fur coat colour on hairiness quality]. *The Herald Vavilov Soc. Genet. Breed. Sci.* 2007. Vol. 11, no. 1. P. 131–138.
- Asha Devi S., Prathima S., Subramanyam M. V. V. Dietary vitamin E and physical exercise: II. Antioxidant status and lipofuscin-like substances in aging rat heart. *Exp. Gerontol.* 2003. Vol. 38. P. 291–297.
- Bears R. F., Sizer I. N. A spectral method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase. *J. Biol. Chem.* 1952. Vol. 195, no. 1. P. 133–140.
- Benedetto J. P., Ortonne J. P., Voulot C., Khatchadourian C., Prota G., Thivolet J. Role of thiol compounds in mammalian melanin pigmentation. II. Glutathione and related enzymatic activities. *J. Invest. Dermatol.* 1982. Vol. 79. P. 422–424.

Bradbury M. W., Fabricant J. D. Changes in Melanin Granules in the Fox Due to Coat Color Mutations. *The Journal of Heredity*. 1988. Vol. 79, no. 2. P. 133–136.

Dell'Angelica E. C., Mullins C., Caplan S., Bonifacino J. S. Lysosome-related organelles. *FASEB J*. 2000. Vol. 14. P. 1265–1278.

Helander H. F. Ultrastructure and function of gastric mucoid and zymogen cells in the rat during development. *Gastroenterol*. 1969. Vol. 56, no. 1. P. 53–70.

Johnson J. L., Kozysa A., Kharlamova A. V., Gulevich R. G., Perelman P. L., Fong H. W. F., Vladimirova A. V., Oskina I. N., Trut L. N., Kukekova A. V. Platinum coat color in red fox (*Vulpes vulpes*) is caused by a mutation in an autosomal copy of KIT. *Stichting International Foundation for Animal Genetics*. 2015. doi: 10.1111/age.12270.

Lowry O. H., Rosenbrough N. J., Farr A. L., Randall R. J. Protein measurement with the Folin phenol reagent. *J. Biol. Chem*. 1951. Vol. 193, no. 1. P. 265–275.

Misra H. P., Fridovich F. The role of superoxide anion in the autoxidation of epinephrine and a simple assay for superoxide dismutase. *J. Biol. Chem*. 1972. Vol. 247, no. 10. P. 3170–3175.

Nes N., Einarsson E. J., Lohi O., Jørgensen G. Beautiful Fur Animals – and their Colour Genetics. Glostrup, Denmark: Scientifur. Publ., 1988. 271 p.

Reissmann M., Ludwig A. Pleiotropic effect of coat colour-associated mutation in humans, mice and other

mammals. *Seminars in Cell & Developmental Biology*. 2013. Vol. 24. P. 576–586.

Rojas C., Cadenas S., López-Torres M., Pérez-Campo R., Barja G. Increase in heart glutathione redox ratio and total antioxidant capacity and decrease in lipid peroxidation after vitamin E dietary supplementation in guinea pigs. *Free Radic. Biol. Med*. 1996. Vol. 21, no. 7. P. 907–915.

Schweigert F. J., Thomann E. Organ distribution of vitamins A and E in carnivores. *Scientifur*. 1995. Vol. 19, no. 4. P. 309.

Sedlak J., Lindsay R. H. Estimation of total, protein-bound and non-protein sulfhydryl groups in tissue with Ellman's reagent. *Anal. Biochem*. 1968. Vol. 25. P. 192–205.

Trapezov O. V., Luzenko N. D., Trapezova L. I. Heterozygosity for Mutations Affecting Coat Pigmentation in the American Mink (*Neovison vison*) Enhances Structural Stability of Adrenal Cortex under Stress Conditions. *Russian Journal of Genetics*. 2016. Vol. 52, no. 4. P. 428–432. doi: 10.1134/S1022795416030169

Wang X., Tomso D. J., Chorley B. N., Cho H.-Y., Cheung V. G., Kleeberger S. R., Bell D. A. Identification of polymorphic antioxidant response elements in the human genome. *Human Molecular Genetics*. 2007. Vol. 16, no. 10. P. 1188–1200. doi: 10.1093/hmg/ddm066

Received April 15, 2016

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Баишникова Ирина Валерьевна

научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: iravbai@mail.ru  
тел.: (8142) 573107

### Ильина Татьяна Николаевна

ведущий научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: ilyina@bio.krc.karelia.ru

### Илюха Виктор Александрович

заведующий лабораторией экологической физиологии животных, д. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: ilyukha@bio.krc.karelia.ru

### Антонова Екатерина Петровна

младший научный сотрудник  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: antoonkina@rambler.ru

## CONTRIBUTORS:

### Baishnikova, Irina

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

### Ilyina, Tatyana

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

### Ilyukha, Viktor

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

### Antonova, Ekaterina

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

**Морозов Артем Владимирович**

ведущий биолог  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: artem.morozow@yandex.ru

**Morozov, Artem**

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

УДК 577.171:616.1:575.11

## **УРОВЕНЬ ЦИРКУЛИРУЮЩЕГО ТЕСТОСТЕРОНА И ЛИПИДНЫЙ СПЕКТР ПЛАЗМЫ КРОВИ У МУЖЧИН С ЭССЕНЦИАЛЬНОЙ АРТЕРИАЛЬНОЙ ГИПЕРТЕНЗИЕЙ, НОСИТЕЛЕЙ ГЕНОТИПА GG ПО ПОЛИМОРФНОМУ МАРКЕРУ -257T>G ГЕНА CLOCK**

**И. В. Курбатова<sup>1</sup>, Л. В. Топчиева<sup>1</sup>, В. А. Корнева<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Институт биологии Карельского научного центра РАН

<sup>2</sup> Петрозаводский государственный университет

Ранее в наших исследованиях была установлена ассоциация полиморфного маркера -257T>G (rs4865010) гена *CLOCK* с риском развития эссенциальной артериальной гипертензии (ЭАГ) (I–II стадии, степень АГ 1–2) и ишемической болезни сердца (острым инфарктом миокарда). Данный полиморфный маркер представляет собой однонуклеотидную замену тимина на гуанин в промоторе гена *CLOCK*. Было показано, что у мужчин, носителей генотипа GG по данному маркеру, достоверно повышен риск развития ЭАГ. На основании данных литературы и наших исследований высказано предположение, что одним из возможных механизмов повышения риска развития ЭАГ у мужчин с генотипом GG по полиморфному маркеру -257T>G гена *CLOCK* является снижение уровня тестостерона в крови, которое, по данным литературы, может также ассоциироваться с изменением липидного профиля. В связи с этим проведен сравнительный анализ уровней циркулирующего в крови тестостерона и липидного состава плазмы крови у мужчин, носителей разных генотипов по полиморфному маркеру -257T>G гена *CLOCK* (rs4865010), в группе пациентов с диагнозом ЭАГ (I–II стадии, степень АГ 1–2) и в контрольной группе. Показано, что у мужчин с ЭАГ, носителей генотипа GG по полиморфному маркеру -257T>G гена *CLOCK*, отмечается уровень тестостерона, соответствующий андроген-дефицитному состоянию, которое на современном этапе принято считать фактором риска сердечно-сосудистых осложнений. Выявлено, что пониженный уровень циркулирующего тестостерона у мужчин с данным генотипом ассоциирован с пониженным уровнем антиатерогенной фракции липидов (ХС-ЛПВП) в крови.

**К л ю ч е в ы е с л о в а:** тестостерон; эссенциальная артериальная гипертензия; полиморфный маркер -257T>G гена *CLOCK*; липиды плазмы крови.

**I. V. Kurbatova, L. V. Topchieva, V. A. Korneva. THE LEVEL OF CIRCULATING TESTOSTERONE AND THE BLOOD-PLASMA LIPID PROFILE IN MEN WITH ESSENTIAL HYPERTENSION, CARRIERS OF GG GENOTYPE IN RELATION TO THE -257T>G POLYMORPHIC MARKER OF THE CLOCK GENE**

We have previously established the connection of the -257T>G (rs4865010) polymorphic marker of the *CLOCK* gene with the risk of essential hypertension (EH) (stage I–II, grade 1–2) and coronary artery disease (acute myocardial infarction). This polymorphic marker is a single nucleotide substitution of thymine with guanine in the *CLOCK* gene promoter.

It has been shown that men, carriers of GG genotype for this marker, had a significantly higher risk of EH. Based on the literature and our own research, we assumed that one of the possible mechanisms behind the increased risk of EH in men with GG genotype according to the -257T>G polymorphic marker of the *CLOCK* gene is a decrease in testosterone levels in blood, which, according to the literature, may be associated with changes in lipid profiles. Therefore, we carried out a comparative analysis of the levels of circulating testosterone and blood-plasma lipoproteins in men with different genotypes in relation to the -257T>G polymorphic marker (rs4865010) of the *CLOCK* gene from the group of patients diagnosed with EH (stages I–II, grade 1–2) and the control group. It was shown that men with EH, carriers of GG genotype in relation to the -257T>G polymorphic marker of the *CLOCK* gene, have testosterone levels corresponding to androgen-deficient state, which at present is considered to be a risk factor for cardiovascular complications. It was revealed that the reduced level of circulating testosterone in men with this genotype is associated with a reduced level of the anti-atherogenic plasma lipid fraction (HDL–C).

**Key words:** testosterone; essential hypertension; -257T>G polymorphic marker of the *CLOCK* gene; plasma lipids.

## Введение

Ген *CLOCK* кодирует транскрипционный фактор *CLOCK* и является ключевым звеном в системе циркадных генов. Функционирование белка *CLOCK* в качестве транскрипционного фактора осуществляется в составе трансаKTивационного димера с другим циркадным белком – *BMAL1* [Takahashi et al., 2008]. В настоящее время не подвергается сомнению важная роль циркадных генов и кодируемых ими белков в регуляции метаболизма. Циркадные гены регулируют гены многих ключевых, скорость-лимитирующих ферментов метаболизма [Oishi et al., 2003]. Все чаще они рассматриваются как гены-кандидаты, участвующие в этиологии и патогенезе сердечно-сосудистых заболеваний (ССЗ), в частности – артериальной гипертензии. Зарубежными авторами показано, что некоторые аллели циркадных генов *BMAL1* и *NPAS2* связаны с повышением риска формирования артериальной гипертензии [Woon et al., 2007; Englund et al., 2009]. Ранее в наших исследованиях была установлена ассоциация некоторых полиморфных маркеров гена *CLOCK* с риском развития эссенциальной артериальной гипертензии (ЭАГ) (I–II стадии, степень АГ 1–2) и ишемической болезни сердца (ИБС) (острым инфарктом миокарда) [Kolomeichuk et al., 2014], в том числе маркера -257T>G, который представляет собой однонуклеотидную замену тимина на гуанин в промоторе гена *CLOCK*, в положении 257. Как оказалось, у носителей генотипа GG по данному маркеру достоверно повышен риск развития ЭАГ [Kolomeichuk et al., 2014].

Известно, что однонуклеотидные замены в регуляторных областях циркадных генов могут приводить к изменению их транскрипционной

активности [Archer et al., 2010]. Кроме того, многие авторы указывают на то, что из всех компонентов циркадной системы именно *CLOCK* является критическим фактором, который регулирует оборот основных циркадных белков у млекопитающих. Его экспрессия не является ритмичной в большинстве тканей организма, и кроме того, он обладает активностью ацетилтрансферазы гистонов [Takahashi et al., 2008]. Ранее было показано, что в зависимости от генотипа по маркеру -257T>G (rs4865010) могут различаться уровни экспрессии как самого гена *CLOCK*, так и других циркадных генов (*BMAL1*, *PER1*) [Курбатова и др., 2012, 2014]. Так, у носителей генотипа GG по маркеру -257T>G (как в контроле, так и в группе больных ЭАГ) наблюдается достоверно более низкий уровень транскриптов генов *CLOCK*, *BMAL1* и *PER1* в буккальном эпителии по сравнению с носителями других генотипов, при этом максимальный эффект генотипа GG проявляется в отношении экспрессии гена *BMAL1* в группе больных ЭАГ [Курбатова и др., 2012, 2014].

Ранее Alvarez и соавторы [2008] в экспериментах с мышами обнаружили, что самцы, нокаутные по гену *Bmal1*, утрачивают фертильность, и у них наблюдается низкий уровень тестостерона, высокий уровень лютеинизирующего гормона, нарушение стероидогенеза. Возможно, снижение уровня экспрессии этого гена, обнаруженное в наших исследованиях, также может влиять на уровень тестостерона у носителей GG генотипа по маркеру -257T>G, для которого обнаружена ассоциация с повышением риска развития ЭАГ. В ряде работ показана патогенетическая связь между снижением уровня тестостерона у мужчин и развитием ССЗ. Известно, что пониженный уровень циркулирующего в крови тестостерона



у мужчин является одним из факторов риска развития ишемической болезни сердца, поскольку ассоциируется с атерогенным липидным профилем [Gyllenberg et al., 2001]. Низкий уровень тестостерона у мужчин рассматривается как один из факторов риска развития не только ишемической болезни сердца, но и эссенциальной артериальной гипертензии. Так, выявлена ассоциация пониженного уровня тестостерона в крови с повышенным уровнем артериального давления и гипертрофией левого желудочка [Svartberg et al., 2004]. На основании данных литературы и наших исследований мы предположили, что одним из возможных механизмов повышения риска развития ЭАГ у мужчин с генотипом GG по полиморфному маркеру -257T>G гена *CLOCK* является снижение уровня тестостерона в крови, которое, по данным литературы, может ассоциироваться с изменением липидного профиля. В настоящей работе был проведен сравнительный анализ уровней циркулирующего в крови тестостерона и липидного состава плазмы крови у мужчин, носителей разных генотипов по полиморфному маркеру -257T>G гена *CLOCK* (rs4865010), в группе пациентов с диагнозом ЭАГ (I–II стадии, степень АГ 1–2) и в контрольной группе.

## Материалы и методы

Для исследования использовали образцы венозной крови мужчин с диагнозом ЭАГ (I–II стадии, степень АГ 1–2), а также доноров контрольной группы (мужчин без клинических проявлений данного заболевания), с известными генотипами по полиморфному маркеру -257T>G гена *CLOCK*. Метод генотипирования описан ранее [Pedrazzoli et al., 2007]. Пациенты и доноры контрольной группы проходили обследование на базе ГБУЗ «Больница скорой медицинской помощи» г. Петрозаводска. Диагнозы установлены врачами ГБУЗ «Больница скорой медицинской помощи» г. Петрозаводска с учетом клинических рекомендаций Всероссийского научного общества кардиологов. Доноры являлись жителями Республики Карелия. На проведение исследований получено согласие Комитета по медицинской этике Минздравсоцразвития Республики Карелия и ПетрГУ.

Критерии включения, общие для доноров изучаемых групп: информированное согласие, русская национальность (по результатам анкетирования). Кроме указанных, критерии включения для больных ЭАГ: впервые установленный диагноз ЭАГ (I–II стадии, степень АГ 1–2); критерии включения в контрольную группу: отсутствие клинических проявлений

и установленного диагноза ЭАГ. Критерии исключения, общие для доноров изучаемых групп: алкогольная зависимость, курение, сахарный диабет, ишемическая болезнь сердца, индекс массы тела  $\geq 30$  кг/м<sup>2</sup>, работа в ночную смену и по скользящему графику. Дополнительные критерии исключения из биохимического анализа для пациентов с ЭАГ – гипотензивная терапия, терапия статинами.

Забор венозной крови для анализа производился натощак в 8 часов утра. Для определения концентрации тестостерона в плазме крови использованы 40 образцов крови мужчин с диагнозом ЭАГ, 36 – мужчин контрольной группы. Средний возраст мужчин с диагнозом ЭАГ составлял  $47,9 \pm 1,2$  года. Средний возраст мужчин из контрольной группы составлял  $48,1 \pm 1,5$  года. Концентрацию тестостерона в плазме крови определяли на анализаторе иммуноферментном фотоэлектрическом АИФ-Ц-01С (ООО «Системы анализа», Россия), методом твердофазного конкурентного иммуноферментного анализа (ИФА) с использованием набора для ИФА («ХЕМА», Россия). Для определения липидного спектра использован 61 образец венозной крови мужчин с диагнозом ЭАГ (возраст  $47,3 \pm 0,9$  года) и 64 образца венозной крови мужчин контрольной группы (возраст  $47,3 \pm 1,0$  года). Концентрацию в плазме крови общего холестерина (ОХС), триглицеридов (ТГ), холестерина липопротеинов высокой плотности (ХС-ЛПВП) определяли в автоматическом режиме на биохимическом анализаторе «COBAS INTEGRA 400 PLUS» (Roche Diagnostics GmbH, ФРГ-Австрия-США), холестерина липопротеинов низкой плотности (ХС-ЛПНП) – расчетным методом по Friedewald [Friedewald et al., 1972].

Исследования выполнены на научном оборудовании ЦКП ИО ИБ КарНЦ РАН. Статистическую обработку данных проводили в программе Statgraphics 2.1. Различия считали достоверными при  $p < 0,05$ . Проводился тест на соответствие результатов нормальному распределению. Для сравнения биохимических показателей крови у носителей разных генотипов использовали непараметрический критерий Вилкоксона–Манна–Уитни; взаимосвязь исследуемых показателей оценивали при помощи корреляционного анализа по Спирмену. Все числовые данные представлены в виде: среднее арифметическое ( $M$ )  $\pm$  стандартная ошибка среднего ( $m$ ).

## Результаты

Распределение аллелей и генотипов по маркеру -257T>G гена *CLOCK* в контрольной группе

и группе больных ЭАГ соответствовало ранее полученным данным [Kolomeichuk et al., 2014].

Как показали результаты исследования, уровень тестостерона в плазме крови мужчин с ЭАГ достоверно ниже ( $12,46 \pm 0,94$  нмоль/л), чем в контрольной группе ( $17,82 \pm 0,91$  нмоль/л). Средние значения соответствуют норме, указанной в протоколе набора для ИФА.

Обнаружены достоверные различия концентраций тестостерона в крови у носителей разных генотипов по полиморфному маркеру -257T>G гена *CLOCK* (табл. 1). Как в группе больных ЭАГ мужчин, так и в контроле у носителей генотипа GG по данному маркеру отмечается достоверно более низкий уровень тестостерона.

При анализе концентраций основных фракций липидов в плазме крови мужчин с ЭАГ и доноров контрольной группы было обнаружено, что мужчины с диагнозом ЭАГ имеют достоверно более высокое содержание в плазме крови ОХС, ХС-ЛПНП и ТГ по сравнению с аналогичными показателями у доноров контрольной группы; в то время как содержание ХС-ЛПВП выше у доноров контрольной группы (табл. 2).

При сравнении липидного спектра у мужчин с разными генотипами по полиморфному маркеру -257T>G промотора гена *CLOCK* выявлены достоверные различия в содержании ХС-ЛПВП. Концентрации других липидных фракций в плазме крови мужчин, носителей разных генотипов по данному маркеру, достоверно не различаются (табл. 3).

В нашей работе проводился корреляционный анализ между уровнями тестостерона и липидов плазмы крови в изучаемых группах. Выявлена положительная корреляция между уровнями циркулирующего тестостерона и ХС-ЛПВП в плазме крови у мужчин с диагнозом ЭАГ ( $r_s = 0,41$ ;  $p < 0,05$ ).

## Обсуждение

В соответствии с современными взглядами состояние сниженной секреции тестостерона (которое обозначается терминами «гипогонадизм» и «андро-ген-дефицитное состояние») рассматривается как самостоятельный фактор кардиоваскулярного риска у мужчин [Karlan et al., 2006]. При этом до настоящего времени ведутся дискуссии по поводу референсных значений для установления андро-ген-дефицитного состояния. В некоторых зарубежных исследованиях гипогонадизм у мужчин старше 45 лет диагностируется при уровне циркулирующего тестостерона в крови ниже 300 нг/дл ( $10,42$  нмоль/л) [Araujo et al., 2004]. Согласно

последним рекомендациям Международного общества по изучению вопросов старения мужчин (ISSAM) [Lunenfeld et al., 2015] нижний диагностический порог для мужчин от 18 до 50 лет составляет  $12,1$  нмоль/л. В отечественных работах используются близкие пороговые значения: уровень общего тестостерона менее  $12$  нмоль/л расценивается как признак андро-ген-дефицитного состояния [Шарвадзе и др., 2010]. Согласно полученным данным, при оценке содержания общего тестостерона в крови у носителей разных генотипов выявляется группа мужчин с диагнозом ЭАГ, у которых уровень тестостерона ниже  $12$  нмоль/л. Такие уровни тестостерона зарегистрированы у мужчин, больных ЭАГ, с генотипом GG по полиморфному маркеру -257T>G гена *CLOCK* (для которого выявлена ассоциация с риском развития ЭАГ и ИБС). При этом достоверно более низкий уровень тестостерона, по сравнению с носителями других генотипов, отмечается у мужчин с генотипом GG как в группе больных ЭАГ, так и в контроле.

Считается, что состояние сниженной секреции тестостерона вызывается нарушениями на различных уровнях гипоталамо-гипофизарно-гонадной системы [Jockenhovel, 2003]. Циркадными генами регулируется уровень андрогенов как в надпочечниках, так и в половых железах, где синтезируется основное количество половых стероидов [Plymate et al., 1989]. Показано, что циркадные гены гипоталамуса контролируют ритмику мелатонина, который, в свою очередь, является ингибитором секреции гонадотропинов гипофиза [Комаров и др., 2000]. Поскольку секреция гонадотропинов носит циркадный характер с пиком секреции в утренние часы, то и секреция тестостерона половыми железами также имеет циркадный ритм, с максимумом секреции примерно в 6 часов и минимумом в 19 часов. Циркулирующий в крови тестостерон, в свою очередь, взаимодействует по принципу обратной связи с гипоталамо-гипофизарной системой и, таким образом, тормозит выделение лютеинизирующего гормона [Биохимия..., 2014].

Следует отметить, что мы оценивали уровень циркулирующего в крови тестостерона, большую часть которого составляет тестостерон, синтезируемый в семенниках. Циркадные гены гипоталамуса посредством мелатонина контролируют ритмику секреции гонадотропинов гипофизом и, как следствие, тестостерона половыми железами. При этом в экспериментах на модельных объектах обнаружено, что в семенниках экспрессируются все основные циркадные гены, в том числе *BMAL1*, *CLOCK*,

Таблица 1. Содержание тестостерона в плазме крови мужчин, носителей разных генотипов по полиморфному маркеру -257T>G гена *CLOCK*, в группе пациентов с диагнозом ЭАГ (I–II стадии, степень АГ 1–2) и в контрольной группе

Генотип по полиморфному маркеру -257T>G гена <i>CLOCK</i>	Концентрация тестостерона, нмоль/л	
	Контрольная группа	Группа мужчин, страдающих ЭАГ
ТТ	19,78 ± 1,19	19,87 ± 1,08
TG	18,94 ± 1,23 <sup>Δ</sup>	12,39 ± 0,97 <sup>Δ</sup>
GG	12,84 ± 1,53* <sup>Δ</sup>	5,17 ± 1,38* <sup>Δ</sup>

Примечание. Здесь и в табл. 3 достоверные отличия: \* по сравнению с гетерозиготами в той же группе; <sup>Δ</sup> по сравнению с носителями генотипа ТТ в той же группе.

Таблица 2. Липидный состав плазмы крови мужчин с диагнозом ЭАГ (I–II стадии, степень АГ 1–2) и мужчин контрольной группы

Показатель липидного спектра	Контрольная группа	Группа людей, страдающих ЭАГ
ОХС, ммоль/л	5,25 ± 0,13	6,01 ± 0,11*
ХС-ЛПВП, ммоль/л	1,31 ± 0,04	1,12 ± 0,04*
ХС-ЛПНП, ммоль/л	3,30 ± 0,10	3,98 ± 0,13*
ТГ, ммоль/л	1,45 ± 0,05	1,79 ± 0,06*

Примечание. Достоверные отличия: \* по сравнению контрольной группой.

Таблица 3. Липидный состав плазмы крови мужчин, носителей разных генотипов по полиморфному маркеру -257T>G гена *CLOCK*, в группе пациентов с диагнозом ЭАГ (I–II стадии, степень АГ 1–2) и в контрольной группе

Показатель липидного спектра	Генотип	Контрольная группа	Группа мужчин, страдающих ЭАГ
ОХС, ммоль/л	ТТ	5,15 ± 0,18	6,00 ± 0,16
	TG	5,32 ± 0,15	6,11 ± 0,17
	GG	5,25 ± 0,16	6,03 ± 0,15
ХС-ЛПВП, ммоль/л	ТТ	1,40 ± 0,06	1,28 ± 0,06
	TG	1,31 ± 0,06	1,13 ± 0,05 <sup>Δ</sup>
	GG	1,19 ± 0,05* <sup>Δ</sup>	0,96 ± 0,04* <sup>Δ</sup>
ХС-ЛПНП, ммоль/л	ТТ	2,99 ± 0,23	3,88 ± 0,19
	TG	3,36 ± 0,15	4,12 ± 0,14
	GG	3,35 ± 0,13	4,19 ± 0,13
ТГ, ммоль/л	ТТ	1,38 ± 0,07	1,84 ± 0,05
	TG	1,39 ± 0,07	1,77 ± 0,06
	GG	1,54 ± 0,10	1,88 ± 0,07

*PER1*, *PER2* и другие [Mazzocchi et al., 2012]. Позднее на мышах было показано, что транскрипционный фактор *BMAL1* в клетках Лейдига экспрессируется ритмично и регулирует синтез тестостерона. Так, у мышей с нокаутированным геном *Bmal1* утрачена фертильность и снижена экспрессия генов основных ферментов стероидогенеза (17 $\alpha$ -гидроксилазы, 3 $\beta$ -гидроксистероид-дегидрогеназы и 17 $\beta$ -гидроксистероид-дегидрогеназы) и гена *StAR*, кодирующего белок, регулирующий скорость-лимитирующую стадию стероидогенеза у мышей (транспорт молекулы холестерина через митохондриальную мембрану) [Alvarez et al., 2008]. Как уже упоминалось выше, в наших исследованиях было показано, что носители генотипа GG по маркеру -257T>G гена *CLOCK* имеют достоверно более низкий уровень экспрессии гена *BMAL1* по сравнению

с носителями других генотипов [Курбатова и др., 2012, 2014]. На основании данных о роли гена *BMAL1* и кодируемого им фактора транскрипции в регуляции синтеза тестостерона [Alvarez et al., 2008] можно предположить, что более низкий уровень тестостерона у носителей генотипа GG по маркеру -257T>G гена *CLOCK* может быть связан с пониженным уровнем экспрессии гена *BMAL1*; повышение риска развития ЭАГ у мужчин с генотипом GG по полиморфному маркеру -257T>G гена *CLOCK* может быть обусловлено снижением уровня тестостерона, связанным с понижением экспрессии гена *BMAL1*.

Пониженный уровень тестостерона в крови у мужчин рассматривается как один из факторов риска развития ИБС, так как атерогенный липидный профиль у мужчин ассоциируется с низким уровнем тестостерона [Gyllenberg

et al., 2001]. Артериальная гипертензия является одним из основных факторов риска развития ишемической болезни сердца, и изменения липидного состава при развитии артериальной гипертензии во многом соответствуют изменениям при развитии ИБС [Cobbe, 1998]. В связи с этим мы посчитали целесообразным проанализировать, наряду с уровнем тестостерона в крови, содержание основных липидных фракций и сопоставить данные липидного спектра у мужчин с разными генотипами по изучаемому полиморфному маркеру.

Как показано в таблице 2, мужчины с диагнозом ЭАГ имеют достоверно более высокое содержание в плазме крови ОХС, ХС-ЛПНП и ТГ по сравнению с аналогичными показателями у доноров контрольной группы, в то время как содержание ХС-ЛПВП выше у доноров контрольной группы. При сравнении липидного спектра у мужчин с разными генотипами по полиморфному маркеру -257Т>G промотора гена *CLOCK* достоверные различия выявлены в содержании ХС-ЛПВП (табл. 3). Согласно Рекомендациям ВНОК по диагностике и лечению артериальной гипертензии, риск сердечно-сосудистых осложнений имеет место при следующих значениях концентраций липидов в крови: ОХС > 5,0 ммоль/л, ХС-ЛПНП > 3,0 ммоль/л, ХС-ЛПВП < 1,0 ммоль/л (для мужчин) и ТГ > 1,7 ммоль/л [Диагностика..., 2010]. При этом в национальных Рекомендациях по диагностике и коррекции нарушений липидного обмена с целью профилактики и лечения атеросклероза отмечается, что верхняя граница нормального уровня ОХС в крови в российской популяции составляет 6,2 ммоль/л, а уровень ОХС, не превышающий 5,0 ммоль/л, является желательным с позиций профилактики атеросклероза [Диагностика..., 2012].

В контрольной группе и в группе больных ЭАГ мужчины с генотипом GG имеют более низкий уровень ХС-ЛПВП по сравнению с носителями TT и TG генотипа. При этом уровень ХС-ЛПВП в крови ниже 1,0 ммоль/л зафиксирован у мужчин с GG генотипом в группе больных ЭАГ. Можно предположить, что выявленное понижение уровня ХС-ЛПВП в плазме крови может быть связано со снижением уровня тестостерона, так как у мужчин с ЭАГ, носителей данного генотипа, регистрируются значения концентраций тестостерона в крови, соответствующие андроген-дефицитному состоянию. При этом следует заметить, что данные о действии андрогенов на атерогенез противоречивы. Как известно, принадлежность к мужскому полу является одним из факторов риска развития атеросклероза, есть данные, подтверждающие

проатерогенное действие андрогенов у мужчин [Wu, von Eckardstein, 2003]. Однако в литературе есть сведения о том, что андрогены оказывают антиатерогенное действие. Так, показано, что у мужчин с низким уровнем тестостерона, по сравнению с контролем, регистрируется достоверно более высокое систолическое артериальное давление, повышенный уровень атерогенных фракций липидов (ОХС и ЛПНП) и пониженный уровень ЛПВП [Simon et al., 1997]. В пользу антиатерогенного действия тестостерона говорят также результаты применения заместительной терапии препаратами тестостерона. Например, в группе пациентов, получавших препараты тестостерона, отмечен достоверный рост уровня ХС-ЛПВП, снижение уровня ОХС и ТГ [Аметов и др., 2007]. Однако нельзя не отметить, что в некоторых случаях наблюдается достоверное снижение ХС-ЛПВП под действием препаратов тестостерона, при этом снижение уровня ХС-ЛПВП под действием тестостерона в супрафизиологических дозах объясняется авторами повышением активности печеночной липазы [Herbst et al., 2003].

В литературе имеются данные о положительной корреляционной зависимости между уровнями тестостерона и ХС-ЛПВП [Freedman et al., 1991; Phillips et al., 1994]. В нашей работе значение коэффициента корреляции между уровнями циркулирующего тестостерона и ХС-ЛПВП в плазме крови мужчин с ЭАГ составило 0,41. В работе Phillips и соавторов получено близкое достоверное значение коэффициента корреляции (0,32) между уровнями тестостерона и ХС-ЛПВП у мужчин с инфарктом миокарда (в возрасте от 39 до 89 лет) [Phillips et al., 1994]. В нашем исследовании достоверной корреляции между уровнями тестостерона и ХС-ЛПВП у мужчин контрольной группы не было обнаружено. Другими авторами получено низкое, но достоверное значение коэффициента корреляции (0,22) между уровнями тестостерона и ХС-ЛПВП у здоровых мужчин (возраст 38 ± 2 года) [Freedman et al., 1991].

Таким образом, генотип GG по маркеру -257Т>G гена *CLOCK*, для носителей которого показано достоверное повышение риска развития ЭАГ, может обуславливать снижение уровней циркулирующего тестостерона и ХС-ЛПВП в плазме крови мужчин с ЭАГ.

## Выводы

1. У мужчин, страдающих ЭАГ и имеющих генотип GG по полиморфному маркеру -257Т>G гена *CLOCK*, отмечается уровень тестостерона, соответствующий

андроген-дефицитному состоянию, которое на современном этапе принято считать фактором риска сердечно-сосудистых осложнений.

2. Пониженный уровень циркулирующего тестостерона у мужчин с генотипом GG по полиморфному маркеру -257T>G гена *CLOCK* ассоциирован с пониженным уровнем антиатерогенной фракции липидов (ХС-ЛПВП) в крови.

*Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания Института биологии КарНЦ РАН (тема № 0221–2014–0008).*

## Литература

Аметов А. С., Верткин А. Л., Моргунов Л. Ю. и др. Возможности коррекции кардиоваскулярной патологии у мужчин с возрастным андрогенным дефицитом // *Терапевтический архив*. 2007. № 10. С. 50–54.

*Биохимия*: учебник / Под ред. Е. С. Северина. 5-е изд., испр. и доп. М.: ГЭОТАР-Медиа, 2014. 768 с.

*Диагностика и коррекция нарушений липидного обмена с целью профилактики и лечения атеросклероза. Российские рекомендации (V пересмотр) / Российское кардиологическое общество. Национальное общество по изучению атеросклероза. Российское общество кардиосоматической реабилитации и вторичной профилактики // Российский кардиологический журнал*. 2012. № 4. Прил. 1. 32 с.

*Диагностика и лечение артериальной гипертензии. Российские рекомендации (IV пересмотр) / Российское медицинское общество по артериальной гипертензии. Всероссийское научное общество кардиологов // Системные гипертензии*. 2010. № 3. С. 5–26.

Комаров Ф. И., Малиновская Н. К., Рапопорт С. И. Мелатонин и биоритмы организма // В кн.: Романов Ю. А., Маркина В. В., Слинякова А. Ю. и др. Хронобиология и хрономедицина / Под ред. Ф. И. Комарова, С. И. Рапопорта. 2-е изд. М.: Триада-Х, 2000. С. 82–90.

Курбатова И. В., Коломейчук С. Н., Топчиева Л. В. и др. Экспрессия генов циркадных ритмов *CLOCK*, *BMAL1* и *PER1* в клетках буккального эпителия человека в зависимости от полиморфных вариантов гена *CLOCK* // *Доклады академии наук*. 2012. Т. 446, № 6. С. 703–706.

Курбатова И. В., Топчиева Л. В., Корнева В. А. и др. Экспрессия генов циркадного ритма *CLOCK*, *BMAL1* и *PER1* в клетках буккального эпителия у больных эссенциальной артериальной гипертензией в зависимости от полиморфных вариантов генов *CLOCK* и *BMAL1* // *Бюллетень экспериментальной биологии и медицины*. 2014. Т. 157, № 3. С. 339–342.

Шарвадзе Г. Г., Курбатов Д. Г., Поддубская Е. А. Андроген-дефицитное состояние и сердечно-сосудистые заболевания: актуальные вопросы

коморбидности в клинической практике // *Рациональная фармакотерапия в кардиологии*. 2010. Т. 6, № 4. С. 532–538.

Alvarez J. D., Hansen A., Ord T. et al. The circadian clock protein BMAL1 is necessary for fertility and proper testosterone production in mice // *J. Biol. Rhythms*. 2008. Vol. 23, no. 1. P. 26–36.

Araujo A. B., O'Donnell A. B., Brambilla D. J. et al. Prevalence and incidence of androgen deficiency in middle-aged and older men: estimates from the Massachusetts Male Aging Study // *J. Clin. Endocrinol. Metab.* 2004. Vol. 89, no. 12. P. 5920–5926.

Archer S. N., Carpen J. D., Gibson M. et al. Polymorphism in the *PER3* promoter associates with diurnal preference and delayed sleep phase disorder // *Sleep*. 2010. Vol. 33, no. 5. P. 695–701.

Cobbe S. M. Lipids in hypertensive patients // *Am. J. Hypertens.* 1998. Vol. 11, no. 7. P. 887–889.

Englund A., Kovanen L., Saarikoski S. T. et al. NPAS2 and *PER2* are linked to risk factors of the metabolic syndrome // *J. Circadian Rhythms*. 2009. Vol. 7, no. 5. P. 1–9.

Freedman D. S., O'Brien T. R., Flanders W. D. et al. Relation of serum testosterone levels to high density lipoprotein cholesterol and other characteristics in men // *Arterioscler. Thromb.* 1991. Vol. 11, no. 2. P. 307–315.

Friedewald W. T., Levy R. I., Fredrickson D. S. Estimation of the concentration of low-density lipoprotein cholesterol in plasma, without use of the preparative ultracentrifuge // *Clin. Chem.* 1972. Vol. 18, no. 6. P. 499–502.

Gyllenberg J., Rasmussen S. L., Borch-Johnsen K. et al. Cardiovascular risk factors in men: The role of gonadal steroids and sex hormone-binding globulin // *Metabolism*. 2001. Vol. 50, no. 8. P. 882–888.

Herbst K. L., Amory J. K., Brunzell J. D. et al. Testosterone administration to men increases hepatic lipase activity and decreases HDL and LDL size in 3 wk // *Am. J. Physiol. Endocrinol. Metab.* 2003. Vol. 284, no. 6. E1112–1118.

Jockenhovel F. Testosterone supplementation: what and how to give // *Aging Male*. 2003. Vol. 6, no. 3. P. 200–206.

Kaplan S. A., Meehan A. G., Shah A. J. The age related decrease in testosterone is significantly exacerbated in obese men with the metabolic syndrome. What are the implications for the relatively high incidence of erectile dysfunction observed in these men? // *J. Urol.* 2006. Vol. 176, no. 4. Pt 1. P. 1524–1528.

Kolomeichuk S. N., Kurbatova I. V., Topchieva L. V. et al. Association between *CLOCK* genetic variants and individual susceptibility to essential hypertension and coronary artery disease in Russian population // *Experimental & clinical cardiology (online)*. 2014. Vol. 20, iss. 1. P. 1–17.

Lunenfeld B., Mskhalaya G., Zitzmann M. et al. Recommendations on the diagnosis, treatment and monitoring of hypogonadism in men // *Aging Male*. 2015. Vol. 18, no. 1. P. 5–15.

Mazzocchi G., Francavilla M., Giuliani F. et al. Clock gene expression in mouse kidney and testis: analysis of periodical and dynamical patterns // *J. Biol. Regul. Homeost. Agents*. 2012. Vol. 26, no. 2. P. 303–311.

Oishi K., Miyazaki K., Kadota K. et al. Genome-wide expression analysis of mouse liver reveals CLOCK-regulated circadian output genes // *J. Biol. Chem.* 2003. Vol. 278, no. 42. P. 41519–41527.

Pedrazzoli M., Louzada F. M., Pereira D. S. et al. Clock polymorphisms and circadian rhythms phenotypes in a sample of the Brazilian population // *Chronobiol. Int.* 2007. Vol. 24, no. 1. P. 1–8.

Phillips G. B., Pinkernell B. H., Jing T. Y. The association of hypotestosteronemia with coronary artery disease in men // *Arterioscler. Thromb.* 1994. Vol. 14, no. 5. P. 701–706.

Plymate S. R., Tenover J. S., Bremner W. J. Circadian variation in testosterone, sex hormone-binding globulin, and calculated non-sex hormone-binding globulin bound testosterone in healthy young and elderly men // *J. Androl.* 1989. Vol. 10, no. 5. P. 366–371.

Simon D., Charles M. A., Nahoul K. et al. Association between plasma total testosterone and cardiovascular risk factors in healthy adult men: the Telecom

Study // *J. Clin. Endocrinol. Metab.* 1997. Vol. 82, no. 2. P. 682–685.

Svartberg J., von Muhlen D., Schirmer H. et al. Association of endogenous testosterone with blood pressure and left ventricular mass in men. The Tromsø Study // *Eur. J. Endocrinol.* 2004. Vol. 150, no. 1. P. 65–71.

Takahashi J. S., Hong H. K., Ko C. H., McDearmon E. L. The genetics of mammalian circadian order and disorder: implications for physiology and disease // *Nat. Rev. Genet.* 2008. Vol. 9, no. 10. P. 764–775.

Woon P. Y., Kaisaki P. J., Braganca J. et al. Aryl hydrocarbon receptor nuclear translocator-like (BMAL1) is associated with susceptibility to hypertension and type 2 diabetes // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2007. Vol. 104, no. 36. P. 14412–14417.

Wu F. C., von Eckardstein A. Androgens and coronary artery disease // *Endocr. Rev.* 2003. Vol. 24, no. 2. P. 183–217.

Поступила в редакцию 01.02.2016

## References

Ametov A. S., Vertkin A. L., Morgunov L. Ju., Arinina E. N., Naumov A. V. Vozmozhnosti korrekcii kardiovaskularnoj patologii u muzhchin s vozrastnym androgennym deficitom [Correction of cardiovascular pathology in aging males with partial androgen deficiency]. *Terapevticheskij arhiv.* 2007. No. 10. P. 50–54.

*Biohimija: uchebnik* [Biochemistry: textbook]. Ed. E. S. Severin. 5 ed. Moscow: GEOTAR-Media, 2014. 768 p.

*Diagnostika i korrekcija narushenij lipidnogo obmena s cel'ju profilaktiki i lechenija ateroskleroza.* Rossijskie rekomendacii (V peresmotr) [Diagnostics and correction of lipid disorders for the prevention and treatment of atherosclerosis. Russian recommendations (V revision)]. Rossijskoe kardiologicheskoe obshhestvo. Nacional'noe obshhestvo po izucheniju ateroskleroza. Rossijskoe obshhestvo kardiosomaticheskoy reabilitacii i vtorichnoj profilaktiki [Russian society of cardiology. Russian national atherosclerosis society. Russian society of cardiosomatic rehabilitation and secondary prevention]. *Rossijskij kardiologicheskij zhurnal* [Russian Journal of Cardiology]. 2012. No. 4. Appx. 1. 32 p.

*Diagnostika i lechenie arterial'noj gipertenzii.* Rossijskie rekomendacii (IV peresmotr) [Diagnosis and treatment of hypertension. Russian recommendations (IV revision)]. Rossijskoe medicinskoe obshhestvo po arterial'noj gipertonii. Vserossijskoe nauchnoe obshhestvo kardiologov [Russian medical society on arterial hypertension. All-Russian scientific society of cardiologists]. *Sistemnye gipertenzii* [Systemic Hypertension]. 2010. No. 3. P. 5–26.

Komarov F. I., Malinovskaja N. K., Rapoport S. I. Melatonin i bioritmy organizma [Melatonin and biorhythms of an organism]. In book: Romanov Ju. A., Markina V. V., Slinjakova A. Ju. et al. *Hronobiologija i hronomedicina* [Chronobiology and chronomedicine]. Ed. F. I. Komarova, S. I. Rapoport. 2 ed. Moscow: Triada-H, 2000. P. 82–90.

Kurbatova I. V., Kolomejchuk S. N., Topchieva L. V., Korneva V. A., Nemova N. N. Jekspressija genov cirkadnyh ritmov CLOCK, BMAL1 i PER1 v kletkah bukkal'nogo jepitelija cheloveka v zavisimosti ot polimorfnyh variantov gena CLOCK [Expression of the CLOCK, BMAL1, and PER1 circadian genes in human oral mucosa cells as dependent on CLOCK gene polymorphic variants]. *Doklady akademii nauk* [Proceedings of the Russian Academy of Sciences]. 2012. Vol. 446, no. 6. P. 703–706.

Kurbatova I. V., Topchieva L. V., Korneva V. A., Kolomejchuk S. N., Nemova N. N. Jekspressija genov cirkadnogo ritma CLOCK, BMAL1 i PER1 v kletkah bukkal'nogo jepitelija u bol'nyh jessencial'noj arterial'noj gipertenziej v zavisimosti ot polimorfnyh variantov genov CLOCK i BMAL1 [Expression of circadian rhythm genes CLOCK, BMAL1, and PER1 in buccal epithelial cells of patients with essential arterial hypertension in dependence on polymorphic variants of CLOCK and BMAL1 genes]. *Bjulleten' jeksperimental'noj biologii i mediciny* [Bulletin of Experimental Biology and Medicine]. 2014. Vol. 157, no. 3. P. 339–342.

Sharvadze G. G., Kurbatov D. G., Poddubskaja E. A. Androgen-deficitnoe sostojanie i serdechno-sosudistye zabolevanija: aktual'nye voprosy komorbidnosti v klinicheskoy praktike [Hypoandrogen condition and cardiovascular disease: actual questions of comorbidity in clinical practice]. *Racional'naja farmakoterapija v kardiologii* [Rational pharmacotherapy in cardiology]. 2010. Vol. 6, no. 4. P. 532–538.

Alvarez J. D., Hansen A., Ord T., Bebas P., Chappell P. E., Giebultowicz J. M., Williams C., Moss S., Sehgal A. The circadian clock protein BMAL1 is necessary for fertility and proper testosterone production in mice. *J. Biol. Rhythms.* 2008. Vol. 23, no. 1. P. 26–36.

Araujo A. B., O'Donnell A. B., Brambilla D. J., Simpson W. B., Longcope C., Matsumoto A. M., McKinlay J. B. Prevalence and incidence of androgen deficiency in middle-aged and older men: estimates from the

Massachusetts Male Aging Study. *J. Clin. Endocrinol. Metab.* 2004. Vol. 89, no. 12. P. 5920–5926.

Archer S. N., Carpen J. D., Gibson M., Lim G. H., Johnston J. D., Skene D. J., von Schantz M. Polymorphism in the *PER3* promoter associates with diurnal preference and delayed sleep phase disorder. *Sleep.* 2010. Vol. 33, no. 5. P. 695–701.

Cobbe S. M. Lipids in hypertensive patients. *Am. J. Hypertens.* 1998. Vol. 11, no. 7. P. 887–889.

Englund A., Kovanen L., Saarikoski S. T., Haukka J., Reunanen A., Aromaa A., Lönnqvist J., Partonen T. NPAS2 and PER2 are linked to risk factors of the metabolic syndrome. *J. Circadian Rhythms.* 2009. Vol. 7, no. 5. P. 1–9.

Freedman D. S., O'Brien T. R., Flanders W. D., DeStefano F., Barboriak J. J. Relation of serum testosterone levels to high density lipoprotein cholesterol and other characteristics in men. *Arterioscler. Thromb.* 1991. Vol. 11, no. 2. P. 307–315.

Friedewald W. T., Levy R. I., Fredrickson D. S. Estimation of the concentration of low-density lipoprotein cholesterol in plasma, without use of the preparative ultracentrifuge. *Clin. Chem.* 1972. Vol. 18, no. 6. P. 499–502.

Gyllenberg J., Rasmussen S. L., Borch-Johnsen K., Heitmann B. L., Skakkebaek N. E., Juul A. Cardiovascular risk factors in men: The role of gonadal steroids and sex hormone-binding globulin. *Metabolism.* 2001. Vol. 50, no. 8. P. 882–888.

Herbst K. L., Amory J. K., Brunzell J. D., Chansky H. A., Bremner W. J. Testosterone administration to men increases hepatic lipase activity and decreases HDL and LDL size in 3 wk. *Am. J. Physiol. Endocrinol. Metab.* 2003. Vol. 284, no. 6. E1112–1118.

Jockenhovel F. Testosterone supplementation: what and how to give. *Aging Male.* 2003. Vol. 6, no. 3. P. 200–206.

Kaplan S. A., Meehan A. G., Shah A. J. The age related decrease in testosterone is significantly exacerbated in obese men with the metabolic syndrome. What are the implications for the relatively high incidence of erectile dysfunction observed in these men? *J. Urol.* 2006. Vol. 176, no. 4. Pt 1. P. 1524–1528.

Kolomeichuk S. N., Kurbatova I. V., Topchieva L. V., Korneva V. A., Poltorak A. N., Chambers T. C., Nemovala N. N. Association between *CLOCK* genetic variants and individual susceptibility to essential hypertension and coronary artery disease in Russian population. *Experimental & clinical cardiology* (online). 2014. Vol. 20, iss. 1. P. 1–17.

Lunenfeld B., Mskhalaya G., Zitzmann M., Arver S., Kalinchenko S., Tishova Y., Morgentaler A. Recommendations on the diagnosis, treatment and monitoring of hypogonadism in men. *Aging Male.* 2015. Vol. 18, no. 1. P. 5–15.

Mazzoccoli G., Francavilla M., Giuliani F., Aucella F., Vinciguerra M., Paziienza V., Piepoli A., Benegiamo G., Liu S., Cai Y. Clock gene expression in mouse kidney and testis: analysis of periodical and dynamical patterns. *J. Biol. Regul. Homeost. Agents.* 2012. Vol. 26, no. 2. P. 303–311.

Oishi K., Miyazaki K., Kadota K., Kikuno R., Nagase T., Atsumi G., Ohkura N., Azama T., Mesaki M., Yukimasa S., Kobayashi H., Iitaka C., Umehara T., Horikoshi M., Kudo T., Shimizu Y., Yano M., Monden M., Machida K., Matsuda J., Horie S., Todo T., Ishida N. Genome-wide expression analysis of mouse liver reveals *CLOCK*-regulated circadian output genes. *J. Biol. Chem.* 2003. Vol. 278, no. 42. P. 41519–41527.

Pedrazzoli M., Louzada F. M., Pereira D. S., Benedetto-Silva A. A., Lopez A. R., Martynhak B. J., Korczak A. L., Koike Bdel V., Barbosa A. A., D'Almeida V., Tufik S. Clock polymorphisms and circadian rhythms phenotypes in a sample of the Brazilian population. *Chronobiol. Int.* 2007. Vol. 24, no. 1. P. 1–8.

Phillips G. B., Pinkernell B. H., Jing T. Y. The association of hypotestosteronemia with coronary artery disease in men. *Arterioscler. Thromb.* 1994. Vol. 14, no. 5. P. 701–706.

Plymate S. R., Tenover J. S., Bremner W. J. Circadian variation in testosterone, sex hormone-binding globulin, and calculated non-sex hormone-binding globulin bound testosterone in healthy young and elderly men. *J. Androl.* 1989. Vol. 10, no. 5. P. 366–371.

Simon D., Charles M. A., Nahoul K., Orssaud G., Kremiski J., Hully V., Joubert E., Papoz L., Eschwege E. Association between plasma total testosterone and cardiovascular risk factors in healthy adult men: the Telecom Study. *J. Clin. Endocrinol. Metab.* 1997. Vol. 82, no. 2. P. 682–685.

Svartberg J., von Muhlen D., Schirmer H., Barrett-Connor E., Sundfjord J., Jorde R. Association of endogenous testosterone with blood pressure and left ventricular mass in men. The Tromsø Study. *Eur. J. Endocrinol.* 2004. Vol. 150, no. 1. P. 65–71.

Takahashi J. S., Hong H. K., Ko C. H., McDearmon E. L. The genetics of mammalian circadian order and disorder: implications for physiology and disease. *Nat. Rev. Genet.* 2008. Vol. 9, no. 10. P. 764–775.

Woon P. Y., Kaisaki P. J., Braganca J., Bihoreau M. T., Levy J. C., Farrall M., Gauguier D. Aryl hydrocarbon receptor nuclear translocator-like (BMAL1) is associated with susceptibility to hypertension and type 2 diabetes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2007. Vol. 104, no. 36. P. 14412–14417.

Wu F. C., von Eckardstein A. Androgens and coronary artery disease. *Endocr. Rev.* 2003. Vol. 24, no. 2. P. 183–217.

Received February 01, 2016

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### **Курбатова Ирина Валерьевна**

научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: irina7m@yandex.ru  
тел.: (8142) 571879

### **Топчиева Людмила Владимировна**

ведущий научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: topchieva@krc.karelia.ru

### **Корнева Виктория Алексеевна**

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

## CONTRIBUTORS:

### **Kurbatova, Irina**

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: irina7m@yandex.ru  
tel.: (8142) 571879

### **Topchieva, Lyudmila**

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

### **Korneva, Viktoriya**

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



УДК 581.1

## ВЛИЯНИЕ ДРОП-ВОЗДЕЙСТВИЙ НА ЭФФЕКТИВНОСТЬ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ СВЕТОВОЙ ЭНЕРГИИ В ПРОЦЕССЕ ФОТОСИНТЕЗА У РАСТЕНИЙ ОГУРЦА

Е. Н. Икконен, Т. Г. Шибеева, Е. Г. Шерудило, А. Ф. Титов

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Исследовали видимый квантовый выход фотосинтеза в листьях растений *Cucumis sativus* L., подвергнутых ежесуточному воздействию кратковременных (2 ч) пониженных температуры до 12 °С (ДРОП) в конце ночи (ДРОП в темноте) или в начале дня (ДРОП на свету). Для оценки влияния возрастного состояния листьев на их реакцию на ДРОП листья растений подвергали данному воздействию в фазе активного роста, в зрелом состоянии или на всем протяжении роста. Результаты показали, что ДРОП-воздействия вызывают снижение эффективности использования световой энергии в фотосинтетических реакциях независимо от того, на какой фазе роста находился лист в период действия низкой температуры. Предполагается, что выявленные изменения величины видимого квантового выхода у растений огурца при действии ДРОП связаны с изменениями в пигментном комплексе. В отличие от возрастного состояния листа освещение растений в период ДРОП-воздействий существенно отразилось на степени изменения видимого квантового выхода фотосинтеза. В частности, ДРОП на свету вызывал заметно большее снижение исследованного параметра, чем ДРОП в темноте. При этом в варианте ДРОП на свету уменьшалась не только эффективность использования света фотосинтетическим аппаратом (ФСА) растений, но и скорость фотосинтеза, что не наблюдалось у растений, подвергавшихся ДРОП в темноте. Предполагается, что снижение эффективности использования световой энергии в процессе фотосинтеза является результатом инициации защитных реакций растений на низкую температуру, позволяющих им избежать повреждений ФСА.

Ключевые слова: *Cucumis sativus* L.; ежесуточное кратковременное понижение температуры; квантовый выход фотосинтеза; фаза роста листа.

### Е. N. Ikkonen, T. G. Shibaeva, E. G. Sherudilo, A. F. Titov. EFFECT OF A TEMPERATURE DROP ON THE APPARENT QUANTUM YIELD OF PHOTOSYNTHESIS IN CUCUMBER PLANTS

We studied the apparent quantum yield of photosynthesis in the leaves of cucumber (*Cucumis sativus* L.) plants exposed to daily short-term (2 h) temperature drops to 12 °C in the darkness (in the end of the night) or light (at the beginning of the day). In order to assess the effect of leaf age on their response to DROP, plants were exposed to DROP treatments when the first leaf was non-mature (in the exponential growth phase) or mature, or during the entire period of leaf expansion. It was shown that DROP causes a decrease in the efficiency with which light energy is utilized in photosynthesis regardless of leaf age. It is suggested that changes in the apparent quantum yield under the influence of DROP treatments are associated with changes in the pigment composition.

Unlike leaf age, the presence of light during DROP treatments significantly affected the degree of changes in apparent quantum yield of photosynthesis. In particular, DROP in the light caused significantly greater reduction in the apparent quantum yield than DROP in the darkness. Moreover, DROP in the light reduced not only the apparent quantum yield, but also the rate of photosynthesis. DROP in the darkness did not affect the rate of photosynthesis. It is assumed that the decrease in the light use efficiency in DROP-treated plants results from the initiation of plant defense response to low temperatures that allow avoiding photosynthetic apparatus damage.

**Key words:** *Cucumis sativus* L.; daily short-term temperature drop; apparent quantum yield; leaf age.

## Введение

Эффективность использования растением света при фотосинтезе может быть выражена посредством одного из параметров световой зависимости фотосинтеза, который в отечественной литературе называется видимым квантовым выходом [Гармаш, Головко, 1997]. Он показывает количество связанного в процессе фотосинтеза  $\text{CO}_2$  на один квант падающей на растение световой энергии. Видимый квантовый выход отражает эффективность работы ФСА и влияет на скорость фотосинтеза преимущественно при малой и средней интенсивности света [Гармаш, Головко, 1997]. Поскольку рост растений происходит чаще всего при свете, не достигающем насыщающих фотосинтез значений, величина видимого квантового выхода может определять скорость их первичной продукции [Ehleringer, Björkman, 1977].

Величина видимого квантового выхода фотосинтеза не является постоянной, а меняется в зависимости от условий, в которых осуществляется фотосинтез [Ehleringer, Björkman, 1977; Гармаш, Головко, 1997; Gardiner, Krauss, 2001]. Влияние света на эффективность использования энергии в темновых реакциях фотосинтеза было показано в работе Е. В. Гармаш и Т. К. Головко [1997] на примере *Rhaponticum carthamoides*, произрастающего в контрастных условиях по уровню освещения. Продолжительное затенение растений вызывало повышение эффективности использования световой энергии при фотосинтезе, что было связано с формированием у них более мощного пигментного комплекса, чем у растений, выросших при оптимальной освещенности. Помимо света важным фактором, определяющим величину квантового выхода, является температура. Было установлено, что для  $\text{C}_3$ -растений характерно снижение данного параметра с повышением температуры листа [Ehleringer, Björkman, 1977]. Предполагается, что снижение скорости фотодыхания является основным

фактором высокой эффективности использования энергии в фотосинтетических реакциях при низкой температуре.

В естественных условиях растения часто подвергаются кратковременному действию низких температур. ФСА растений быстро реагирует на понижение температуры инициацией определенных функциональных или структурно-функциональных изменений для поддержания активности на максимально возможном уровне. Так, были выявлены определенные адаптивные изменения в ФСА у растений огурца, подвергавшихся кратковременным понижениям температуры (ДРОП-воздействия, от англ. *drop* – падение) [Икконен и др., 2015]. Однако механизмы, лежащие в основе реакции ФСА растений на ДРОП, пока не до конца ясны. В частности, не исследован вопрос о том, происходит ли под влиянием ДРОП изменение эффективности использования растениями световой энергии. При этом следует учитывать, что действие низких температур на ФСА растений существенно различается в зависимости от того, происходит оно в темноте или на свету [Hodgson, Raison, 1989; Allen, Ort, 2001]. В отличие от ночных понижений температуры низкая температура в условиях освещения может приводить к поглощению ФСА растений не используемой в фотохимических реакциях избыточной световой энергии и вызывать фотоингибирование [Allen, Ort, 2001]. Одним из путей предотвращения повреждений ФСА при этом может выступать уменьшение скорости поглощения и переноса энергии [Климов, 2008], что связано со снижением эффективности использования световой энергии при фотосинтезе.

В фотосинтетическом отклике на изменение температурных условий роста существенную роль играет фаза развития листа. Было установлено, что листья, подвергавшиеся воздействию холода только в зрелом состоянии, в меньшей степени способны к структурным перестройкам ФСА, чем листья, испытывавшие его на ранних фазах роста [Armstrong et al., 2006;

Влияние ДРОП-воздействий и температуры листа на видимый квантовый выход фотосинтеза в листьях огурца

Вариант	Температура листа		
	10 °C	21 °C	37 °C
ДРОП <sub>I</sub>	104 ns	88*	87 ns
ДРОП <sub>II</sub>	96 ns	92 ns	86*
ДРОП <sub>III</sub>	94 ns	88*	89 ns
ДРОП <sub>IIcвет</sub>	92 ns	78*	73*

*Примечание.* \*Различия средних значений с контролем достоверны при  $p < 0,05$ ; ns – различия не достоверны. Значения представлены в процентах от контроля; показатели контрольных растений приняты за 100 %.

Gorsuch et al., 2010]. Исходя из вышесказанного и учитывая, что эффективность использования энергии в темновых реакциях фотосинтеза изменяется по мере роста листа [Кайбеяйнен, 2009], мы поставили своей задачей изучение видимого квантового выхода фотосинтеза в листьях огурца, испытавших кратковременные ежесуточные понижения температуры на разных фазах роста.

### Материалы и методы

Растения огурца (*Cucumis sativus* L., гибрид Зозуля F1) выращивали в камере искусственного климата (Vötsch, Vötsch Industrietechnik GmbH, Германия) при фотопериоде 12 ч, температуре воздуха 23/20 °C день/ночь, фотосинтетически активной радиации (ФАР) 150 мкмоль/(м<sup>2</sup>с), относительной влажности воздуха 70 %. Растения ежедневно поливали полным питательным раствором (рН 6,2–6,4). В момент, когда второй лист достигал длины 1 см, часть растений ежедневно в течение 6 суток переносили в конце темнового периода на 2 ч в камеру искусственного климата (Snijders Microclima 1750; Snijders Scientific BV, Нидерланды) с температурой 12 °C, сохраняя прочие условия неизменными (вариант ДРОП<sub>I</sub>). После окончания 6-суточного ДРОП-воздействия растения данного варианта продолжали выращивать в оптимальных условиях до достижения вторым листом зрелости. Вторую часть растений переносили в условия 12 °C на 2 ч в конце темнового периода, начиная с момента, когда второй лист достигал 70 % от окончательной величины (вариант ДРОП<sub>II</sub>), и далее повторяли эту процедуру в течение 6 суток. Третью часть растений подвергали ДРОП-воздействию в течение 12 суток, со дня, когда второй лист достиг длины 1 см, и до достижения листом окончательного размера (вариант ДРОП<sub>III</sub>). Четвертую часть растений подвергали действию ДРОП на той же фазе роста второго листа, что и растения варианта ДРОП<sub>II</sub>, однако их переносили в условия температуры 12 °C в начале

светового периода (вариант ДРОП<sub>IIcвет</sub>). Контрольные растения выращивали в тех же условиях, но без ДРОП-воздействий. Когда второй лист растений достигал зрелости (для варианта ДРОП<sub>I</sub> через 6 суток, а для вариантов ДРОП<sub>II</sub>, ДРОП<sub>III</sub> и ДРОП<sub>IIcвет</sub> через сутки после окончания ДРОП-воздействий), на нем проводили измерения видимого фотосинтеза с использованием портативной фотосинтетической системы HCM-1000 (Walz, Германия) при температуре листа 10, 21 и 37 °C и ФАР 150, 60, 40 и 20 мкмоль/(м<sup>2</sup>с). Видимый квантовый выход фотосинтеза вычисляли по углу наклона световой кривой фотосинтеза, построенной по значениям скорости фотосинтеза при 60, 40 и 20 мкмоль/(м<sup>2</sup>с) ФАР [Гармаш, Головки, 1997].

В таблице и на рисунках представлены результаты в виде средних значений по двум независимым опытам (4 и более биологических повторностей в каждом варианте отдельного опыта) и их стандартных ошибок. Достоверность различий между средними значениями исследованных параметров определяли на основе дисперсионного анализа (LSD тест) с использованием программного обеспечения Statistica (v. 8.0.550.0, StatSoft, Inc.). В статье обсуждаются величины, достоверно различающиеся между собой при  $p < 0,05$ .

### Результаты и обсуждение

Проведенные исследования показали, что видимый квантовый выход фотосинтеза значительно различался по вариантам опыта и в зависимости от температуры измерения (рис. 1). Вполне очевидна тенденция понижения величины данного параметра с повышением температуры. ДРОП-воздействия вызывали снижение эффективности использования света в темновых реакциях фотосинтеза в листьях огурца, однако не во всех вариантах опыта и не при всех температурах оно было статистически достоверным (табл.). Существенно, что величина видимого квантового выхода фотосинтеза

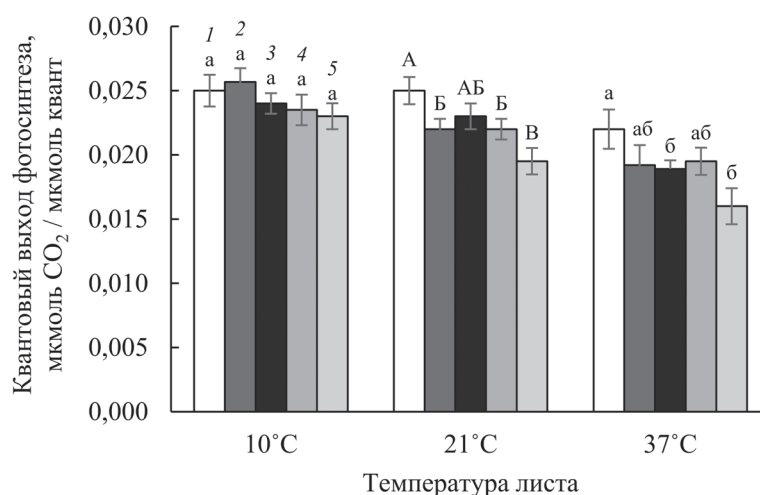


Рис. 1. Видимый квантовый выход фотосинтеза листьев огурца, не подвергавшихся (1) и подвергавшихся действию ДРОП в фазе активного роста (2, ДРОП<sub>I</sub>), в зрелом состоянии (3, ДРОП<sub>II</sub>) и в течение всего периода роста (4, ДРОП<sub>III</sub>) в темноте и действию ДРОП на свету (5, ДРОП<sub>II,свет</sub>). Здесь и на рис. 2 разные буквы указывают на достоверность различий средних значений ( $p < 0,05$ ), определенную для каждой температуры измерения

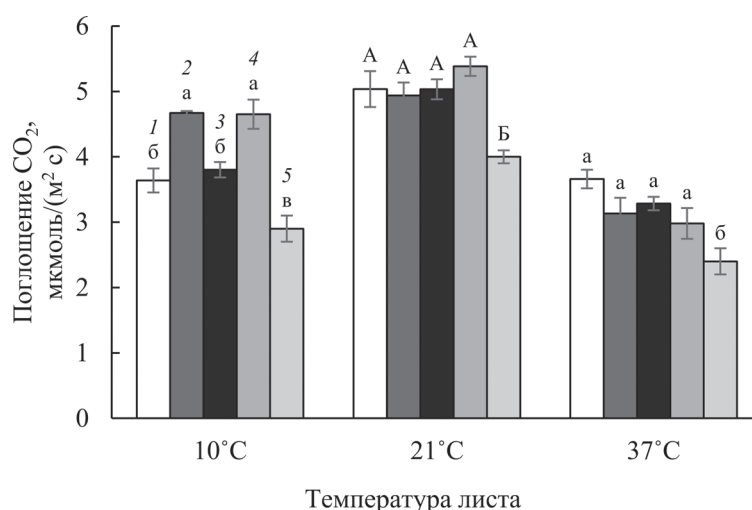


Рис. 2. Видимый фотосинтез листьев огурца, не подвергавшихся (1) и подвергавшихся действию ДРОП в фазе активного роста (2, ДРОП<sub>I</sub>), в зрелом состоянии (3, ДРОП<sub>II</sub>) и в течение всего периода роста (4, ДРОП<sub>III</sub>) в темноте и действию ДРОП на свету (5, ДРОП<sub>II,свет</sub>). Измерения выполнены при освещенности листьев 150 мкмоль/(м<sup>2</sup> с) ФАР

не различалась в вариантах ДРОП<sub>I</sub>, ДРОП<sub>II</sub> и ДРОП<sub>III</sub> при всех температурах листа. Это указывает, что фаза роста листа в период ДРОП-воздействий и увеличение продолжительности ДРОП-воздействий с 6 до 12 суток не отразилось на данном показателе.

Реакция фотосинтеза растений огурца на последующее изменение температуры зависела от фазы роста листа в период ДРОП-воздействий (рис. 2). При низкой температуре (10 °С) скорость фотосинтеза в вариантах

ДРОП<sub>I</sub> и ДРОП<sub>III</sub> была на 25 % выше, чем в контроле и варианте ДРОП<sub>II</sub>, что указывает на повышение устойчивости фотосинтеза к действию пониженных температур, которое, однако, происходило только тогда, когда низкотемпературному воздействию подвергались листья растений, находящиеся в активной фазе роста. Действие ДРОП на свету (ДРОП<sub>II,свет</sub>) вызвало снижение скорости фотосинтеза относительно контроля на 25, 20 и 35 % при температурах измерения 10, 21 и 37 °С соответственно.

Действие ДРОП на свету вызывало снижение эффективности использования света при всех температурах, но в большей степени при оптимальной и высокой температуре. Следует отметить, что с повышением температуры листа степень снижения видимого квантового выхода фотосинтеза в варианте ДРОП<sub>||СВЕТ</sub> относительно контроля увеличивалась (табл.). При этом выявлено снижение величины исследуемого параметра в варианте ДРОП<sub>||СВЕТ</sub> не только относительно контроля, но также относительно варианта ДРОП<sub>||</sub>, листья которого подвергались ДРОП-воздействиям на аналогичной фазе роста.

Полученные результаты показали, что одновременное понижение видимого квантового выхода фотосинтеза и скорости фотосинтеза, вызванное ДРОП, характерно только для растений, подвергавшихся данному воздействию в условиях освещения. У растений, испытывавших понижения температуры в конце ночи, видимый квантовый выход уменьшался, скорость фотосинтеза сохранялась на уровне контроля, а при низкой температуре даже превышала его. Таким образом, уменьшение эффективности использования света на фотосинтез не обязательно сопровождается снижением скорости ассимиляции CO<sub>2</sub> растениями. Очевидно, что скорость фотосинтеза, как интегральный показатель работы ФСА растений, определяется соотносительной активностью целого комплекса составляющих его реакций и процессов. Поэтому вероятно, что снижение эффективности одних процессов, например поглощения квантов света, может, по крайней мере частично, компенсироваться активизацией других реакций ФСА.

Одним из факторов, обуславливавших изменение эффективности использования световой энергии на фотосинтез, может выступать преобразование пигментного комплекса [Гармаш, Головки, 1997], которое, отражая структурно-функциональную реорганизацию ФСА, носит при умеренном стрессе адаптивный характер и является частью процесса повышения его устойчивости к низким температурам [Savitch et al., 2002; Софронова и др., 2014]. Повышение квантового выхода фотосинтеза может сопровождаться формированием более мощного пигментного комплекса, как это было выявлено для затененных растений [Гармаш, Головки, 1997], или, напротив, его уменьшение – снижением содержания хлорофилла, как показано для растений, корни которых были подвергнуты гипоксии [Gardiner, Krauss, 2001]. Ранее нами было установлено уменьшение содержания пигментов, их доли в светособирающем

комплексе и повышение отношения хлорофилла  $a$  к  $b$  в листьях огурца под влиянием ДРОП независимо от того, на какой стадии развития находился лист во время данного воздействия [Икконен и др., 2015]. Видимо, указанные изменения пигментного состава способствовали снижению величины видимого квантового выхода у растений огурца, выявленному в настоящей работе.

Как показали полученные нами данные, кратковременные ежесуточные понижения температуры уменьшают эффективность использования световой энергии на фотосинтез в листьях огурца независимо от того, на какой фазе роста они подвергались действию ДРОП. В отличие от фазы роста листа фактор света во время ДРОП-воздействий заметно повлиял на степень снижения величины видимого квантового выхода. В листьях растений, испытывавших ДРОП в утреннее время, то есть на свету, видимый квантовый выход уменьшался в большей степени, чем в листьях, испытывавших его в конце ночи, то есть в темноте. Снижение эффективности использования световой энергии в темновых реакциях фотосинтеза у растений может быть связано с защитными реакциями растений, позволяющими им избежать отрицательного влияния на клетки и ткани листа пониженной температуры на свету. Поскольку низкие температуры снижают скорость биохимических реакций, в условиях освещенности у растений нарушается баланс между поглощением энергии и ее использованием в метаболизме [Климов, 2008]. Для защиты реакционных центров ФСII от повреждающего действия избыточной энергии в ФСА растений включается ряд механизмов, часть которых направлена на снижение эффективности переноса световой энергии к реакционным центрам, что позволяет избыточно поглощенной энергии света рассеиваться в виде тепла [Allen, Ort, 2001]. Кроме того, такие изменения, как, например, уменьшение размера или количества антенн в светособирающем комплексе [Климов, 2008], также могли повлиять на снижение эффективности использования световой энергии в фотосинтетических реакциях, выявленное в данной работе.

## Заключение

Результаты исследования видимого квантового выхода фотосинтеза, отражающего эффективность использования световой энергии ФСА, показали его зависимость от температурных условий роста растений. Кратковременные ежесуточные понижения температуры (ДРОП) вызывали снижение эффективности использования световой энергии в фотосинтетических

реакциях в листьях огурца, причем независимо от того, на какой фазе роста находился лист в период действия низкой температуры. Также определено, что освещенность растений в период действия пониженной температуры усиливала эффект ДРОП на исследованный параметр. Так, ДРОП на свету в большей степени, чем ДРОП в темноте, вызывал снижение видимого квантового выхода фотосинтеза. При этом ДРОП на свету ингибировал не только эффективность использования света ФСА растений, но и скорость фотосинтеза, что не было характерно для растений, подвергавшихся ДРОП-воздействиям в темноте. Очевидно, снижение эффективности использования световой энергии в фотосинтетических реакциях является результатом инициации ряда защитно-приспособительных реакций растений на низкую температуру, позволяющих им избежать повреждений ФСА.

Работа выполнена с использованием оборудования ЦКП НО Института биологии КарНЦ РАН в рамках государственного задания (№ темы 0221–2014–0002) и частично поддержана РФФИ (проект № 14-04-00840\_а).

## Литература

Гармаш Е. В., Головки Т. К. CO<sub>2</sub>-газообмен и рост *Rhaponticum carthamoides* в условиях подзоны средней тайги европейского северо-востока. Зависимость фотосинтеза и дыхания от внешних факторов // Физиология растений. 1997. Т. 44, № 6. С. 854–863.

Икконен Е. Н., Шибяева Т. Г., Титов А. Ф. Реакция фотосинтетического аппарата листа огурца на кратковременное ежесуточное понижение температуры // Физиология растений. 2015. Т. 62, № 4. С. 528–532. doi: 10.7868/S0015330315040090

Кайбейянен Э. Л. Параметры световой кривой фотосинтеза у *Salix dasyclados* и их изменение в ходе

вегетации // Физиология растений. 2009. Т. 56, № 4. С. 490–499.

Климов С. В. Адаптация растений к стрессам через изменение донорно-акцепторных соотношений на разных уровнях структурной организации // Успехи современной биологии. 2008. Т. 128, № 3. С. 281–299.

Софронова В. Е., Чепалов В. А., Дымова О. В., Головки Т. К. Роль пигментной системы вечнозеленого кустарничка *Ephedra monosperma* в адаптации к климату центральной Якутии // Физиология растений. 2014. Т. 61, № 2. С. 266–274.

Allen D. J., Ort D. R. Impact of chilling temperatures on photosynthesis in warm-climate plants // TRENDS in Plant Science. 2001. Vol. 6, no 1. P. 36–42. doi: 10.1016/S1360–1385(00)01808-2

Armstrong A. F., Logan D. C., Atkin O. W. On the developmental dependence of leaf respiration: responses to short- and long-term changes in growth temperature // American Journal of Botany. 2006. Vol. 93, no. 11. P. 1633–1639. doi: 10.3732/ajb.93.11.1633

Ehleringer J., Björkman O. Quantum yields for CO<sub>2</sub> uptake in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. Dependence on temperature, CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub> concentration // Plant Physiology. 1977. Vol. 59. P. 86–90. doi: http://dx.doi.org/10.1104/pp.59.1.86

Gardiner E. S., Krauss K. W. Photosynthetic light response of flooded cherrybark oak (*Quercus pagoda*) seedlings grown in two light regimes // Tree Physiology. 2001. Vol. 21. P. 1103–1111. doi: 10.1093/treephys/21.15.1103

Gorsuch P. A., Pandey S., Atkin O. K. Temporal heterogeneity of cold acclimation phenotypes in *Arabidopsis* leaves // Plant, Cell and Environment. 2010. No. 33. P. 244–258. doi: 10.1111/j.1365–3040.2009.02074.x

Hodgson R. A. J., Raison J. K. Inhibition of photosynthesis by chilling in moderate light: a comparison of sensitive and insensitive to chilling // Planta. 1989. No. 178. P. 545–552.

Savitch L. V., Leonardos E. D., Krol M. et al. Two different strategies for light utilization in photosynthesis in relation to growth and cold acclimation // Plant, Cell and Environment. 2002. No. 25. P. 761–771. doi: 10.1046/j.1365–3040.2002.00861.x

Поступила в редакцию 01.03.2016

## References

Garmash E. V., Golovko T. K. CO<sub>2</sub> gas-exchange and growth in *Rhaponticum carthamoides* under the conditions of middle taiga subzone of northeastern Europe. 1. Dependence of photosynthesis and respiration on environmental factors. *Russian Journal of Plant Physiology*. 1997. Vol. 44, no. 6. P. 737–745.

Ikkonen E. N., Shibaeva T. G., Titov A. F. Response of the photosynthetic apparatus in cucumber leaves to daily short-term temperature drops. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2015. Vol. 62, no. 4. P. 494–498. doi:10.1134/S1021443715040093

Kaipainen E. Parameters of photosynthesis light curve in *Salix dasyclados* and their changes during the growth season. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2009. Vol. 56, no. 4. P. 445–453. doi: 10.1134/S1021443709040025

Klimov S. V. Adaptacija rastenij k stressam cherez izmenenie donorno-akceptornyh otnoshenij na raznyh urovnjah strukturnoj organizacii [Adaptation of plants to stresses by changing donor-acceptor relations under different structural organization conditions]. *Uspehi sovrem. biologii [Advances in current biology]*. 2008. Vol. 128, no. 3. P. 281–299.

Sofronova V. E., Chepalov V. A., Dymova O. V., Golovko T. K. The role of pigment system of an evergreen dwarf shrub *Ephedra monosperma* in adaptation to the climate of central Yakutia. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2014. Vol. 61, no. 2. P. 246–254. doi: 10.1134/S1021443714010142

Allen D. J., Ort D. R. Impact of chilling temperatures on photosynthesis in warm-climate plants. *TRENDS in Plant Science*. 2001. Vol. 6, no. 1. P. 36–42. doi:10.1016/S1360-1385(00)01808-2

Armstrong A. F., Logan D. C., Atkin O. W. On the developmental dependence of leaf respiration: responses to short- and long-term changes in growth temperature. *American Journal of Botany*. 2006. Vol. 93, no. 11. P. 1633–1639. doi: 10.3732/ajb.93.11.1633

Ehleringer J., Björkman O. Quantum yields for CO<sub>2</sub> uptake in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. Dependence on temperature, CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub> concentration. *Plant Physiology*. 1977. Vol. 59. P. 86–90. doi: 10.1104/pp.59.1.86

Gardiner E. S., Krauss K. W. Photosynthetic light response of flooded cherrybark oak (*Quercus pagoda*) seedlings grown in two light regimes. *Tree Physiology*. 2001. Vol. 21. P. 1103–1111. doi: 10.1093/treephys/21.15.1103

Gorsuch P. A., Pandey S., Atkin O. K. Temporal heterogeneity of cold acclimation phenotypes in *Arabidopsis* leaves. *Plant, Cell and Environment*. 2010. No. 33. P. 244–258. doi: 10.1111/j.1365-3040.2009.02074.x

Hodgson R. A. J., Raison J. K. Inhibition of photosynthesis by chilling in moderate light: a comparison of sensitive and insensitive to chilling. *Planta*. 1989. No. 178. P. 545–552.

Savitch L. V., Leonardos E. D., Krol M., Jansson S., Grodzinski B., Huner N. P. A., Öquist G. Two different strategies for light utilization in photosynthesis in relation to growth and cold acclimation. *Plant, Cell and Environment*. 2002. No. 25. P. 761–771. doi: 10.1046/j.1365-3040.2002.00861.x

Received March 01, 2016

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Икконен Елена Николаевна

старший научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: likkonen@gmail.com

### Шибяева Татьяна Геннадиевна

старший научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: shibaeva@krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 762706

### Шерудило Елена Георгиевна

старший научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: sherudil@krc.karelia.ru

### Титов Александр Федорович

председатель КарНЦ РАН, чл.-корр. РАН, д. б. н., проф.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: titov@krc.karelia.ru

## CONTRIBUTORS:

### Ikkonen, Elena

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

### Shibaeva, Tatyana

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian  
Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: shibaeva@krc.karelia.ru  
tel.: (8142) 762706

### Sherudilo, Elena

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

### Titov, Alexandr

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

УДК 581.1

## **ОСОБЕННОСТИ РЕАКЦИИ РАЗЛИЧНЫХ ПО ТРЕБОВАТЕЛЬНОСТИ К СВЕТУ ГИБРИДОВ *CUCUMIS SATIVUS* L. НА ЕЖЕСУТОЧНЫЕ КРАТКОВРЕМЕННЫЕ ПониЖЕНИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ**

**Т. Г. Шибаета, Е. Н. Икконен, Е. Г. Шерудило, А. Ф. Титов**

*Институт биологии Карельского научного центра РАН*

Изучали реакцию светолюбивых (Кадриль, Кураж, Хасбулат) и теневыносливых (Берендей, Гилянда, Рафаэль) гибридов огурца (*Cucumis sativus* L.) на ежесуточные кратковременные (2 ч) понижения температуры (ДРОП) до 9 °С в конце ночного (темновой ДРОП) или в начале дневного (световой ДРОП) периода. ДРОП-воздействия приводили к замедлению роста и увеличению компактности растений у всех изученных гибридов огурца (по отношению к контролю) независимо от их требовательности к свету. Свет оказывал значительное модифицирующее действие на реакцию растений на ДРОП, а в реакции различных по светотребовательности растений огурца на данный тип низкотемпературного воздействия наряду с общими чертами наблюдалась определенная специфичность, связанная с биологическими (экотипическими) особенностями гибридов. Наибольшие различия между светолюбивыми и теневыносливыми гибридами проявились в их способности к температурной адаптации, которая, в частности, выражалась в том, что светолюбивые гибриды характеризовались по сравнению с теневыносливыми более высокой способностью к повышению холодоустойчивости под влиянием ДРОП на свету. Кроме того, у теневыносливых гибридов, в отличие от светолюбивых, темновой ДРОП не приводил к снижению содержания хлорофиллов, хотя под влиянием светового ДРОП содержание хлорофиллов снижалось у всех гибридов. Отдаленный во времени эффект действия светового ДРОП проявился только у теневыносливых гибридов, у которых отмечено существенное снижение урожайности в варианте со световым ДРОП, особенно по показателю ранней урожайности (на 50–65 %).

**Ключевые слова:** огурец; светолюбивые; теневыносливые гибриды; температура; холодоустойчивость; урожайность.

### **T. G. Shibaeva, E. N. Ikkonen, E. G. Sherudilo, A. F. Titov. SPECIFIC RESPONSES OF CUCUMBER HYBRIDS WITH DIFFERENT LIGHT REQUIREMENTS TO DAILY SHORT-TERM TEMPERATURE DROPS**

We studied the response of light-loving (Quadrille, Courage, Hasbulat) and shade-tolerant (Berendey, Girlyanda, Rafael) hybrids of cucumber (*Cucumis sativus* L.) to a daily 2 h temperature drop (DROP) to 9 °C at the end of the night or at the beginning of the light period. All DROP-treated plants irrespective of their demand for light had a slower growth rate and were more compact than control plants. Light had a significant modifying effect on the plant response to DROP, and although similarity was observed among the hybrids' responses to this type of low temperature treatment, there was also a cer-



tain varietal (ecotypic) specificity. The most pronounced differences between light-loving and shade-tolerant hybrids were related to their ability to adapt to low temperatures. In particular, light-loving hybrids treated by DROP in the light had higher ability to increase chilling tolerance. Besides, in shade-tolerant hybrids, in contrast to the light-loving ones, DROP given in the end of the night did not lead to a decrease in chlorophyll content, while DROP given at the beginning of the light period reduced chlorophyll content in all hybrids. Long-term effect of DROP was manifested in shade-tolerant hybrids only as lower yields (especially in terms of early yields, which were decreased by 50–65 %) in plants treated by DROP at the beginning of the light period.

**Key words:** cucumber; light-loving; shade-tolerant hybrids; temperature; chilling resistance; yield.

## Введение

Температура и свет являются ведущими факторами внешней среды, от которых в первую очередь зависит жизнедеятельность растения. В силу значительной вариабельности оба фактора в естественных условиях достаточно часто выступают в качестве лимитирующих, оказывая негативное влияние на растения. В то же время в условиях теплиц именно температура и свет являются наиболее просто и часто технически регулируемые параметры, что позволяет управлять ростом растений. Так, ежесуточные непродолжительные понижения температуры (обычно в конце ночи или рано утром) широко используются в практике тепличного растениеводства для получения компактной и более устойчивой рассады овощных культур, клумбовых и цветочных растений без применения химических ретардантов [Сысоева и др., 2001; Марковская и др., 2013]. Этот агротехнический прием получил название «temperature DROP» (от англ. *drop* – падение). Экономически он менее затратный, чем понижение дневной температуры относительно ночной (negative DIF) для контроля высоты растений. Однако, судя по имеющимся данным, эффективность применения ДРОП неодинакова в разное время суток, причем у одних видов более эффективным с точки зрения замедления роста в высоту является ДРОП, примененный в утренние часы, у других – в конце ночи, а у третьих реакция не зависит от времени снижения температуры [Moe et al., 1992; Ueber, Hendriks, 1992; Grindal, Moe, 1995; Erwin, Heins, 1995; Grimstad, 1995; Stavang et al., 2007]. Вопрос о том, различается ли реакция на ДРОП у растений, характеризующихся разным отношением к свету (светолюбивых и теневыносливых), в литературе не обсуждался.

Гибриды огурца, который является одной из главных тепличных культур, делятся на теневыносливые (зимне-весенний экотип)

и светолюбивые (весенне-летний экотип). Однако информация о том, различаются ли эти экотипы по устойчивости к низким температурам или перепадам температур в суточном цикле, по сути, отсутствует. Исходя из вышеизложенного, в настоящей работе исследована реакция светолюбивых и теневыносливых гибридов огурца на ежесуточные кратковременные понижения температуры в дневное и ночное время.

## Материалы и методы

Растения огурца (*Cucumis sativus* L., светолюбивые гибриды Кадриль F1, Кураж F1, Хасбулат F1 и теневыносливые Берендей F1, Гирлянда F1, Рафаэль F1) выращивали в камере искусственного климата (Vötsch, Германия) в сосудах с песком при поливе полным питательным раствором (рН 6,2–6,4), температуре воздуха 25/20 °С (день/ночь), ФАР 250 мкмоль/(м<sup>2</sup>с), фотопериоде 16 ч, влажности воздуха 70 %. Растения подвергались 2-часовому воздействию температуры 9 °С (скорость снижения температуры 0,5 °С/мин) в конце ночи (темновой ДРОП) или в начале дня (световой ДРОП) в течение 11 суток в период роста первого настоящего листа. Контрольные растения выращивали при температуре 25/20 °С.

На 18-е сутки от посадки определяли высоту растений, площадь и число листьев, сухую биомассу растений (побегов и корней) (n = 6). Пластохрон определяли как отрезок времени между достижением двумя последовательными листьями условной длины (10 мм) [Марковская, Харькина, 1997].

Скорость видимого фотосинтеза определяли с помощью портативной фотосинтетической системы HCM-1000 (Walz, Германия). Общее содержание хлорофиллов *a* и *b* определяли с помощью измерителя уровня хлорофилла SPAD 502 Plus (Konica Minolta, Osaka, Япония). Для измерения флуоресценции хлорофилла

использовали анализатор фотосинтеза с импульсно-модулированным освещением (MINI-PAM, Walz, Германия). Потенциальный квантовый выход фотохимической активности ФС II ( $F_v/F_m$ ) определяли после 20-минутной темновой адаптации листьев. Измерения проводили на первом настоящем листе, достигшем зрелости ( $n \geq 4$ ).

О холодоустойчивости клеток первого настоящего листа ( $n = 6$ ) судили по температуре ( $LT_{50}$ ), вызывающей гибель 50 % палисадных клеток листовых высечек после их 5-минутного промораживания в термоэлектрическом термостате ТЖР («Интерм», Россия) при последовательном снижении температуры с шагом 0,4 °С [Дроздов и др., 1976]. Жизнеспособность клеток определяли с помощью светового микроскопа Микмед-2 (ЛОМО, Россия) по коагуляции цитоплазмы и деструкции хлоропластов.

Часть растений четырех гибридов (светлюбивые Кураж и Кадриль, теневыносливые Рафаэль и Гирлянда) на 18-е сутки от посадки, в фазе трех настоящих листьев, были высажены в конце мая в обогреваемые пленочные теплицы, находящиеся на Агробиологической станции Института биологии КарНЦ РАН (Петрозаводск, 61°47' с. ш., 34°20' в. д.) и выращивались в условиях естественного фотопериода в весенне-летнем обороте с соблюдением всех необходимых агротехнических требований. Плотность посадки – 3,3 растений/м<sup>2</sup>. Учитывали раннюю (за первые три недели сбора плодов) и общую урожайность плодов.

Результаты представлены в виде средних значений по двум-трем независимым опытам (в каждом отдельном опыте использовали четыре и более повторностей) и их стандартных ошибок. Достоверность различий между средними определена с помощью дисперсионного анализа с использованием программного обеспечения Statistica (v. 8.0.550.0, StatSoft, Inc.). Разницу между средними значениями считали значимой при  $p < 0,05$ .

## Результаты и обсуждение

Ежесуточные 2-часовые понижения температуры в конце ночи и в начале дня приводили к замедлению роста и увеличению компактности растений у всех изученных гибридов огурца (по отношению к контролю) независимо от их требовательности к свету. У большинства из них действие ДРОП вызывало уменьшение высоты растений, площади листьев, сухой биомассы растения и увеличение пластохрона по сравнению с контрольными растениями (рис. 1), хотя и не во всех случаях эти изменения были

статистически достоверны и зафиксированы только как тренд. Обнаруженные различия в реакции растений в большей мере касались того, применялся ли ДРОП утром, то есть на свету, или в ночное время, т. е. в темноте (рис. 1). Так, растения разных гибридов, подвергавшиеся световому ДРОП, были на 16–25 % (в зависимости от гибрида) ниже контрольных растений, в то время как растения, испытывавшие темновой ДРОП, отличались от контрольных соответственно на 7–16 %. Причины подобных различий пока не вполне ясны и требуют изучения. Имеются данные, что при снижении температуры на свету у некоторых видов экспрессируются гены, участвующие в инактивации гиббереллинов, тогда как в темноте это не происходит [Stavang et al., 2007]. Однако ДРОП оказывает влияние на морфогенез и на свету, и в темноте, хотя во втором случае слабее, чем в первом. Это говорит о том, что торможение скорости роста может происходить и вследствие не связанного с гиббереллинами краткосрочного охлаждения тканей.

Уменьшение площади листьев у большинства изученных гибридов в результате действия ДРОП, отмеченное в нашей работе, можно рассматривать как весьма полезный в практическом плане эффект ДРОП, так как при выращивании рассады овощных и цветочных растений нежелательное удлинение стебля происходит в основном в то время, когда листья соседних растений начинают затенять друг друга в условиях плотной посадки растений.

Выявленное замедление скорости появления листьев и, как следствие, увеличение пластохрона при действии ДРОП на свету и в темноте (на 12–33 и 2–15 % соответственно) согласуется с полученными ранее данными о некотором торможении роста под влиянием ДРОП [Grimstad, 1993, 1995]. Обычно снижение скорости появления листьев объясняют ее сильной зависимостью от среднесуточной температуры [Karlsson et al., 1989]. В наших опытах среднесуточная температура была одинаковой в вариантах светового и темнового ДРОП, тем не менее световой ДРОП оказывал более сильное тормозящее действие на скорость появления листьев, и это говорит о том, что свет может оказывать существенное модифицирующее влияние, усиливая эффект низкотемпературного воздействия на величину пластохрона.

У всех гибридов, за исключением гибрида Рафаэль, ДРОП-воздействия приводили к снижению скорости видимого фотосинтеза, при этом прослеживалась тенденция более выраженного снижения в варианте со световым ДРОП (рис. 2, а). Потенциальный квантовый

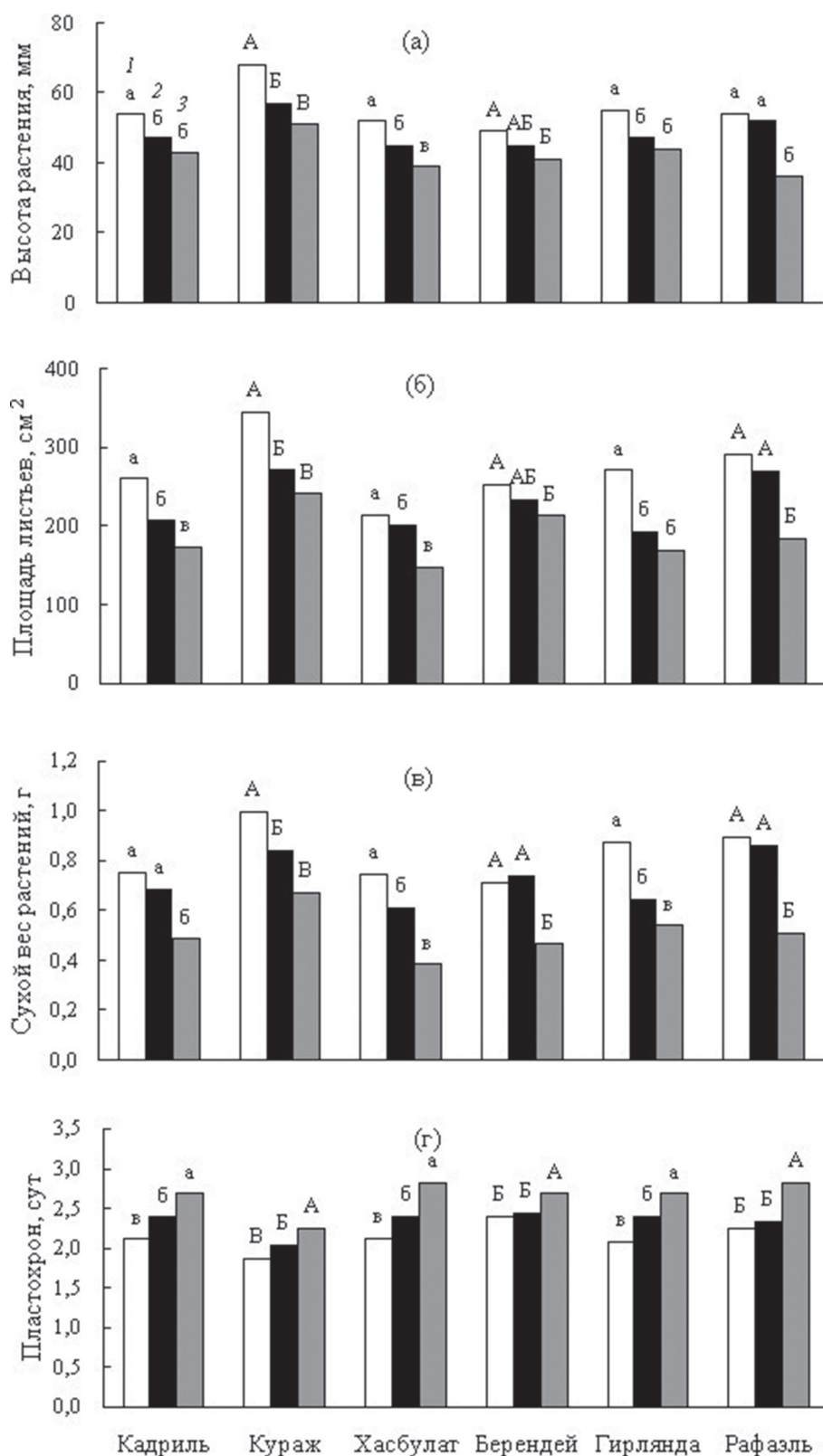


Рис. 1. Высота растений (а), площадь листьев (б), сухой вес растения (в) и пластохрон (г) светолюбивых (Кадриль, Кураж, Хасбулат) и теневыносливых (Берендей, Гирлянда, Рафаэль) гибридов огурца, не подвергавшихся (1) и подвергавшихся ДРОП-воздействию в конце ночи (2) или в начале дня (3). Здесь и далее: разные буквы указывают на достоверность различных средних значений при  $p < 0,05$ , определенную для каждого гибрида отдельно

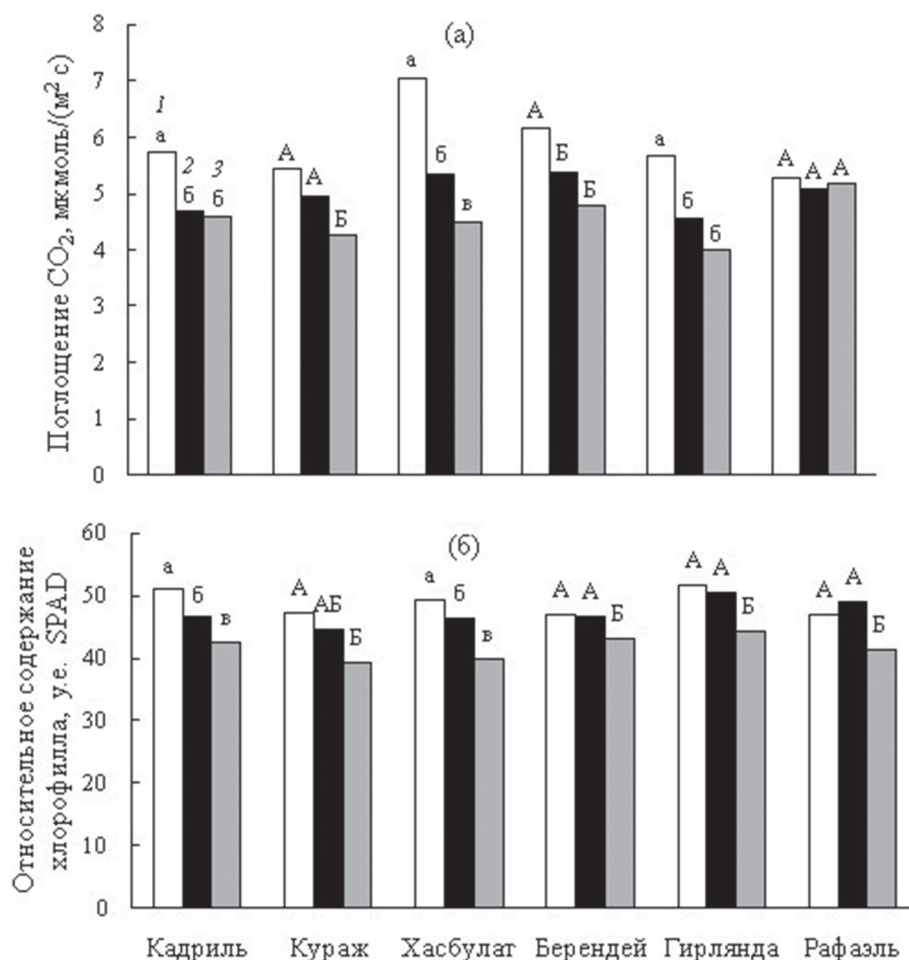


Рис. 2. Видимый фотосинтез (а) и общее содержание хлорофиллов а и б (б) в листьях светолюбивых (Кадриль, Кураж, Хасбулат) и теневыносливых (Берендей, Гирлянда, Рафаэль) гибридов огурца, не подвергавшихся (1) и подвергавшихся ДРОП-воздействию в конце ночи (2) или в начале дня (3). Измерения видимого фотосинтеза выполнены при температуре листа 23°

выход фотохимической активности ФСII ( $F_v / F_m$ ) хотя и снижался незначительно под влиянием темнового ДРОП и более значимо при действии светового ДРОП (данные не приведены), однако значения  $F_v / F_m$  во всех случаях превышали величину 0,79, что указывает на отсутствие сколько-нибудь серьезных нарушений в фотосинтетическом аппарате растений [Bohàr-Nordenkamp et al., 1989].

Необходимо отметить, что наряду с общими чертами в реакции на ДРОП различных по светотребовательности гибридов огурца по ряду показателей выявлены определенные различия между светолюбивыми и теневыносливыми гибридами. Например, у теневыносливых гибридов, в отличие от светолюбивых, темновой ДРОП не приводил к снижению содержания хлорофиллов, хотя под влиянием светового ДРОП содержание хлорофиллов снижалось

у всех гибридов (рис. 2, б). Все изученные гибриды характеризовались повышенной по сравнению с контролем холодоустойчивостью при ДРОП-воздействии в темноте (рис. 3), что соответствует ранее установленному нами факту роста холодоустойчивости огурца при кратковременном периодическом понижении температуры в ночной период [Марковская и др., 2000; Sysoeva et al., 2005, 2008; Сысоева и др., 2013]. Свет заметно усиливал этот эффект, но только у светолюбивых гибридов.

Урожайность растений, подвергшихся воздействию ДРОП в рассадный период, также различалась в зависимости от их светолюбия. Светолюбивые гибриды характеризовались одинаковой урожайностью во всех вариантах опыта, а у теневыносливых гибридов отмечено существенное снижение урожайности в варианте со световым ДРОП, особенно по

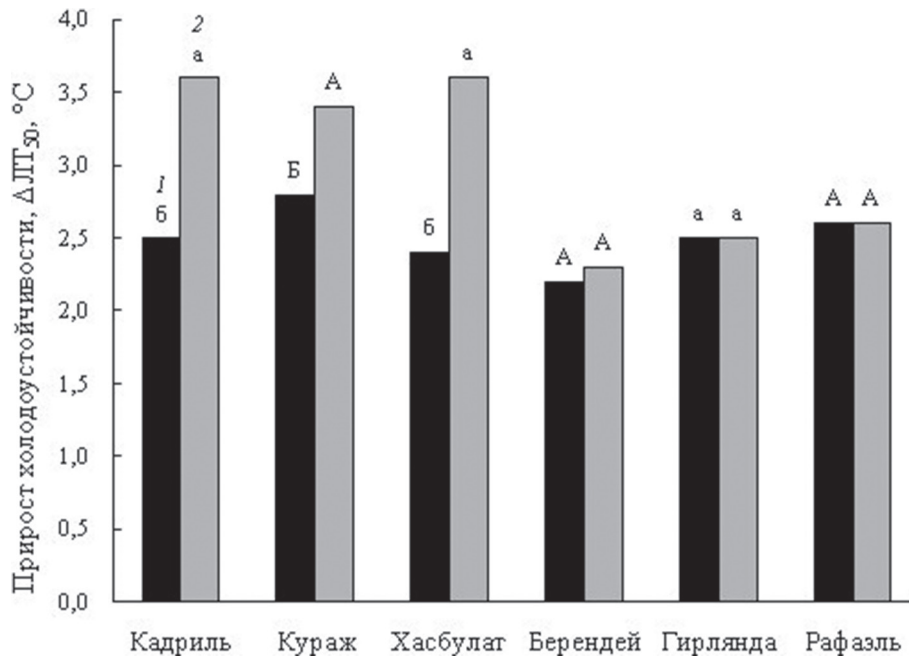


Рис. 3. Приrost холодоустойчивости листьев по сравнению с контролем у светолюбивых (Кадриль, Кураж, Хасбулат) и теневыносливых (Берендей, Гирлянда, Рафаэль) гибридов огурца, подвергавшихся ДРОП-воздействию в конце ночи (1) или в начале дня (2)

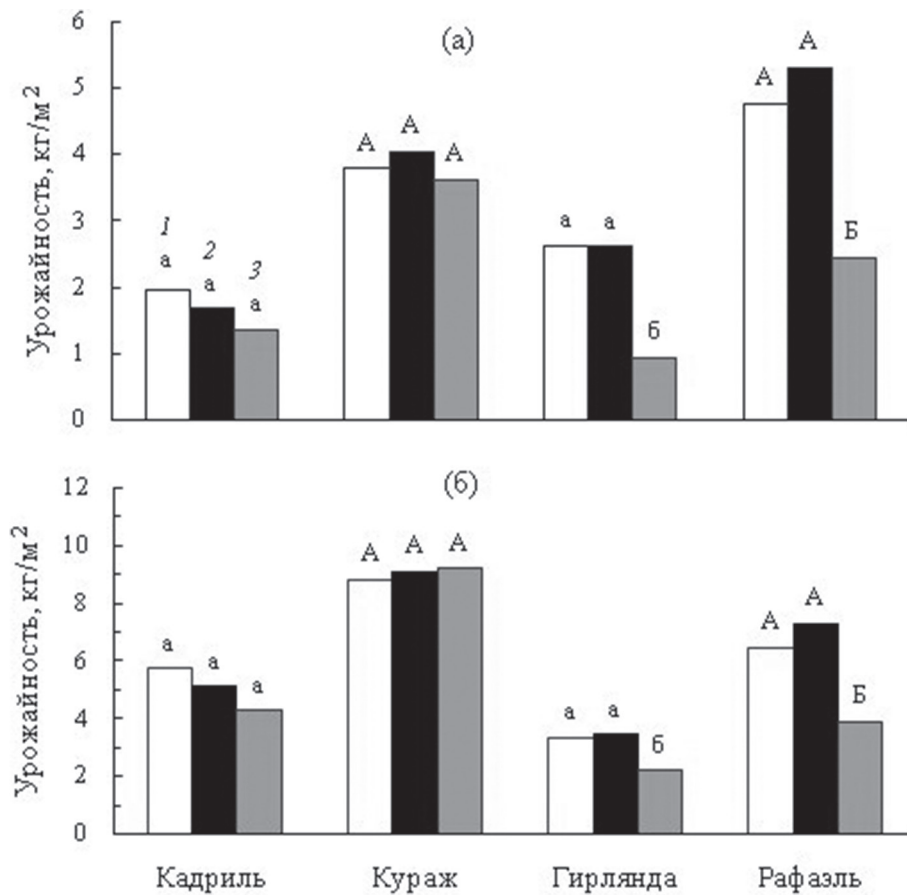


Рис. 4. Ранняя (а) и общая (б) урожайность светолюбивых (Кадриль, Кураж, Хасбулат) и теневыносливых (Берендей, Гирлянда, Рафаэль) гибридов огурца, не подвергавшихся (1) и подвергавшихся ДРОП-воздействию в конце ночи (2) или в начале дня (3)

показателю ранней урожайности (на 50–65 %) (рис. 4).

Таким образом, проведенное исследование показало, что свет способен оказывать значительное модифицирующее действие на реакцию растений на ДРОП, а в реакции различных по светотребовательности растений огурца на данный тип низкотемпературного воздействия наряду с общими чертами наблюдается определенная специфичность, связанная с биологическими (экотипическими) особенностями того или иного гибрида. Наибольшие различия между светолюбивыми и теневыносливыми гибридами проявились в их способности к температурной адаптации, которая, в частности, выражается в том, что все изученные светолюбивые гибриды характеризуются по сравнению с теневыносливыми более высокой способностью к повышению холодоустойчивости под влиянием ДРОП на свету. Отдаленный же во времени эффект действия светового ДРОП в виде снижения продуктивности проявился только у теневыносливых гибридов.

Авторы выражают глубокую благодарность Т. Ф. Алексеевой, Т. С. Гоголевой, Л. Н. Корибицыной и Н. И. Хилкову за помощь в проведении опытов на Агробиологической станции ИБ КарНЦ РАН.

Работа выполнена с использованием оборудования ЦКП НО Института биологии КарНЦ РАН при финансовой поддержке из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания (№ темы 0221–2014–0002) и РФФИ (проект № 14-04-00840\_а).

## Литература

- Дроздов С. Н., Будыкина Н. П., Курец В. К., Балагурова Н. И. Определение устойчивости растений к заморозкам // Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. Л.: Колос, 1976. С. 222–228.
- Марковская Е. Ф., Сысоева М. И., Харьковина Т. Г., Шерудило Е. Г. Влияние кратковременного снижения ночной температуры на рост и холодостойкость растений огурца // Физиология растений. 2000. Т. 47, № 4. С. 511–515.
- Марковская Е. Ф., Сысоева М. И., Шерудило Е. Г. Кратковременная гипотермия и растение. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 194 с.
- Марковская Е. Ф., Харьковина Т. Г. Временная организация процесса формирования листовой поверхности *Cucumis sativus* L. // Онтогенез. 1997. Т. 28, № 2. С. 83–87.
- Сысоева М. И., Марковская Е. Ф., Некрасова Т. Г. Современное состояние проблемы воздействия кратковременного снижения температуры на рост растений // Успехи современной биологии. 2001. Т. 121, № 2. С. 172–179.
- Сысоева М. И., Марковская Е. Ф., Шерудило Е. Г. Роль фитохрома В в холодовом закаливании и раззакаливании растений огурца на свету и в темноте // Физиология растений. 2013. Т. 60, № 1. С. 393–396. doi: 10.7868/S0015330313020206
- Bolhár-Nordenkamp H. R., Long S. P., Baker N. R. et al. Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrumentation // Funct. Ecol. 1989. Vol. 3. P. 497–514. doi: 10.2307/2389624
- Erwin J. E., Heins R. D. Thermomorphogenetic responses in stem and leaf development // HortScience 1995. Vol. 30. P. 940–949.
- Grimstad S. O. The effect of a daily low temperature pulse on growth and development of greenhouse cucumber and tomato plants during propagation // Scientia Hort. 1993. Vol. 53. P. 53–62. doi: 10.1016/0304-4238(93)90137-F
- Grimstad S. O. Low-temperature pulse affects growth and development of young cucumber and tomato plants // J. Hort. Sci. 1995. Vol. 70, no. 1. P. 75–80. doi: 10.1080/14620316.1995.11515275
- Grindal G., Moe R. Growth rhythms and temperature DROP // Acta Hort. 1995. Vol. 378. P. 47–52. doi: 10.17660/ActaHortic.1995.378.6
- Karlsson M. G., Heins R. D., Erwin J. E., Berg-hage R. D. Development rate during four phases of chrysanthemum growth as determined by preceding and prevailing temperatures // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1989. Vol. 114, no. 2. P. 158–162. doi: 10.1590/S0103-84782004000100008
- Moe R., Glomsrud N., Bratberg I., Valsø S. Control of plant height in poinsettia by temperature drop and graphical tracking // Acta Hort. 1992. Vol. 327. P. 41–48. doi: 10.17660/ActaHortic.1992.327.5
- Stavang J. A., Junttila O., Moe R., Olsen J. Differential temperature regulation of GA metabolism in light and darkness in pea // J. Exp. Bot. 2007. Vol. 58, no. 11. P. 3061–3069. doi: 10.1093/jxb/erm163
- Sysoeva M. I., Patil Grindal G., Sherudilo E. G. et al. Effect of temperature drop and photoperiod on cold resistance in young cucumber plants – involvement of phytochrome B // Plant Stress. 2008. Vol. 2. P. 84–88.
- Sysoeva M. I., Sherudilo E. G., Markovskaya E. F. et al. Temperature drop as a tool for cold tolerance increment in plants // Plant Growth Regul. 2005. Vol. 46. P. 189–191. doi: 10.1007/s10725-005-7357-2
- Ueber E., Hendriks L. Effects of intensity, duration and timing of a temperature drop on the growth and flowering of *Euphorbia pulcherrima* Willd. ex Klotzsch // Acta Hort. 1992. Vol. 327. P. 33–40. doi: 10.17660/ActaHortic.1992.327.4

Поступила в редакцию 26.01.2016

## References

- Drozдов S. N., Budykina N. P., Kurec V. K., Balagurova N. I. Opredelenie ustojchivosti rastenij k zamorozkam [Determination of frost tolerance in plants]. Metody ocenki ustojchivosti rastenij k neblagoprijatnym usloviyam sredi [Methods of assessment of plant hardiness under unfavorable conditions]. Leningrad: Kolos, 1976. P. 222–228.
- Markovskaya E. F., Sysoeva M. I., Kharkina T. G., Sherudilo E. G. Influence of a night temperature drop on the growth and cold tolerance of cucumber plants. *Russ. J. Plant Physiol.* 2000. Vol. 47, no. 34. P. 445–448.
- Markovskaja E. F., Sysoeva M. I., Sherudilo E. G. Kratkovremennaja gipotermija i rastenie [Short-term hypothermia and plant]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2013. 194 p.
- Markovskaja E. F., Kharkina T. G. Temporal organization of the formation of leaf surface in *Cucumis sativus* L. *Russ. J. Dev. Biol.* 1997. Vol. 28, no. 2. P. 83–87.
- Sysoeva M. I., Markovskaja E. F., Nekrasova T. G. Sovremennoe sostojanie problemy vozdejstvija kratkovremennogo snizhenija temperatury na rost rastenij [Recent studies on the effect of short-term temperature decrease on the growth of plants]. *Uspehi sovremennoj biologii [Advances in current biology]*. 2001. Vol. 121, no. 2. P. 172–179.
- Sysoeva M. I., Markovskaya E. F., Sherudilo E. G. Role of phytochrome B in the development of cold tolerance in cucumber plants under light and in darkness. *Russ. J. Plant Physiol.* 2013. Vol. 60, no. 3. P. 383–387. doi: 10.1134/S1021443713020180
- Bolhär-Nordenkamp H. R., Long S. P., Baker N. R., Öquist G., Schreiber U., Lechner E. G. Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrumentation. *Funct. Ecol.* 1989. Vol. 3. P. 497–514. doi: 10.2307/2389624
- Erwin J. E., Heins R. D. Thermomorphogenetic responses in stem and leaf development. *HortScience* 1995. Vol. 30. P. 940–949.
- Grimstad S. O. The effect of a daily low temperature pulse on growth and development of greenhouse cucumber and tomato plants during propagation. *Scientia Hort.* 1993. Vol. 53. P. 53–62. doi: 10.1016/0304-4238(93)90137-F
- Grimstad S. O. Low-temperature pulse affects growth and development of young cucumber and tomato plants. *J. Hort. Sci.* 1995. Vol. 70, no. 1. P. 75–80. doi: 10.1080/14620316.1995.11515275
- Grindal G., Moe R. Growth rhythms and temperature DROP. *Acta Hort.* 1995. Vol. 378. P. 47–52. doi: 10.17660/ActaHortic.1995.378.6
- Karlsson M. G., Heins R. D., Erwin J. E., Berg-hage R. D. Development rate during four phases of chrysanthemum growth as determined by preceding and prevailing temperatures. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 1989. Vol. 114, no. 2. P. 158–162. doi: 10.1590/S0103-84782004000100008
- Moe R., Glomsrud N., Bratberg I., Valsø S. Control of plant height in poinsettia by temperature drop and graphical tracking. *Acta Hort.* 1992. Vol. 327. P. 41–48. doi: 10.17660/ActaHortic.1992.327.5
- Stavang J. A., Junttila O., Moe R., Olsen J. Differential temperature regulation of GA metabolism in light and darkness in pea. *J. Exp. Bot.* 2007. Vol. 58, no. 11. P. 3061–3069. doi: 10.1093/jxb/erm163
- Sysoeva M. I., Patil Grindal G., Sherudilo E. G., Torre S., Markovskaya E. F., Moe R. Effect of temperature drop and photoperiod on cold resistance in young cucumber plants – involvement of phytochrome B. *Plant Stress.* 2008. Vol. 2. P. 84–88.
- Sysoeva M. I., Sherudilo E. G., Markovskaya E. F., Obshatko L. A., Matveeva E. M. Temperature drop as a tool for cold tolerance increment in plants. *Plant Growth Regul.* 2005. Vol. 46. P. 189–191. doi: 10.1007/s10725-005-7357-2
- Ueber E., Hendriks L. Effects of intensity, duration and timing of a temperature drop on the growth and flowering of *Euphorbia pulcherrima* Willd. ex Klotzsch. *Acta Hort.* 1992. Vol. 327. P. 33–40. doi: 10.17660/ActaHortic.1992.327.4

Received January 26, 2016

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Шибяева Татьяна Геннадиевна

старший научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: shibaeva@krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 762706

### Икконен Елена Николаевна

старший научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: likkonen@gmail.com

## CONTRIBUTORS:

### Shibaeva, Tatyana

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: shibaeva@krc.karelia.ru  
tel.: (8142) 762706

### Ikkonen, Elena

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

**Шеруди́ло Елена Георгиевна**

старший научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: sherudil@krc.karelia.ru

**Титов Александр Федорович**

председатель КарНЦ РАН, руководитель  
лаб. экологической физиологии растений,  
чл.-корр. РАН, д. б. н., проф.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: titov@krc.karelia.ru

**Sherudilo, Elena**

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

**Titov, Alexandr**

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



УДК 581.1

## ВЛИЯНИЕ НИЗКОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ И КАДМИЯ НА ЭКСПРЕССИЮ ГЕНА ДЕГИДРИНА *WCS120* В ЛИСТЬЯХ ПШЕНИЦЫ

Н. С. Репкина, А. Ф. Титов, В. В. Таланова

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Проведено сравнительное изучение влияния низкой закаливающей температуры (4 °С) и сульфата кадмия (100 мкМ) на экспрессию гена дегидрина *WCS120* в листьях проростков озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Московская 39. Показано, что низкая температура и кадмий, вызывая торможение роста проростков, не оказывают отрицательного влияния на оводненность тканей побега и проницаемость мембран клеток листа. Установлено также, что уже через 0,5 ч от начала действия температуры 4 °С происходит достоверное повышение холодоустойчивости проростков пшеницы, которая затем монотонно увеличивается, достигая максимума на 6–7-е сутки эксперимента. Воздействие на проростки кадмия также приводило к повышению их холодоустойчивости, но в меньшей степени, чем действие низкой температуры. Закаливание проростков пшеницы сопровождалось увеличением содержания мРНК гена дегидрина *WCS120* в листьях, которое зафиксировано уже через 0,5–1 ч действия холода, когда наблюдалось начальное повышение холодоустойчивости растений, и сохранялось в дальнейшем на повышенном уровне в течение 7 суток. В отличие от этого обработка проростков кадмием не сказывалась на содержании транскриптов этого гена в листьях пшеницы, которое оставалось практически неизменным как в начальный период действия кадмия, так и при его более длительном воздействии (1–7 сут). Полученные результаты свидетельствуют о зависимости экспрессии гена дегидрина *WCS120* от действия холода и указывают на возможность использования индукции экспрессии данного гена, как и его продукта белка *WCS120*, в качестве молекулярного маркера устойчивости растений пшеницы к действию низких температур.

Ключевые слова: низкая температура; кадмий; пшеница; экспрессия гена *WCS120*; устойчивость; проницаемость мембран; оводненность тканей.

### N. S. Repkina, A. F. Titov, V. V. Talanova. LOW TEMPERATURE AND CADMIUM EFFECT ON DEHYDRIN *WCS120* GENE EXPRESSION IN WHEAT LEAVES

The effect of low temperature (4 °C) and cadmium sulphate (100 μM) on *WCS120* dehydrin gene expression in wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.) cv. Moskovskaya 39 leaves was studied. While inhibiting the growth of seedlings, low temperature and cadmium had no negative effect on relative water content or membrane permeability of leaf cells. It was established that after 30 min of exposure to 4 °C temperature the wheat cold tolerance increased and reached a maximum on the 6<sup>th</sup> – 7<sup>th</sup> day of the experiment. Exposure of the seedlings to cadmium also promoted their cold tolerance, but this effect was lower than under low temperature. The mRNA *WCS120* dehydrin gene content in leaves rose in the initial period (after 30 min – 1 h) of cold treatment, when the cold tolerance started

to build up, and remained high for 7 days thereafter. In contrast, the seedlings' exposure to cadmium had no effect on the *WCS120* transcript level, which remained practically unchanged both in the initial period and after long-term (1–7 days) impact. Our results indicate a dependence of *WCS120* dehydrin gene expression on low temperature impact, and suggest the induced expression of this gene, as well as its product, *WCS120* protein, can be used as a molecular marker of wheat cold tolerance.

**Key words:** low temperature; cadmium; wheat; *WCS120* gene expression; tolerance; membrane permeability; relative water content.

## Введение

В природных условиях растения в течение своей жизни часто подвергаются действию тех или иных неблагоприятных факторов внешней среды, в частности низкой температуры и тяжелых металлов [Войников, 2013; Титов и др., 2014]. Как показывают многочисленные исследования, и низкие температуры, и тяжелые металлы, в том числе один из самых токсичных – кадмий, способны оказывать отрицательное влияние на рост, развитие и продуктивность растений [Winfield et al., 2010; Clemens et al., 2013]. В ответ на действие этих стресс-факторов у растений включаются различные защитно-приспособительные реакции и адаптационные механизмы, благодаря которым растениям удается выживать в возникающих неблагоприятных условиях [Winfield et al., 2010; Manara, 2012].

В последние годы благодаря развитию молекулярных и генетических методов установлено, что важную роль в механизмах повышения устойчивости растений к низким температурам играют гены холодового ответа, в том числе *COR* (Cold Responsive), *RAB* (Responsive to Abscisic Acid) и *LEA* (Late Embryogenesis Abundant) гены [Thomashow, 1998; Jan et al., 2009]. К настоящему времени гены этих семейств выделены и охарактеризованы для таких видов растений, как арабидопсис, люцерна, шпинат, томат, ячмень и пшеница [Wanner, Junttila, 1999; Zalunskaitė et al., 2008]. Среди *LEA* генов особое внимание исследователей привлекают гены, кодирующие *LEA* белки, участвующие в процессах холодовой адаптации растений. *LEA* белки – водорастворимые низкомолекулярные белки [Колесниченко, Войников, 2003; Войников, 2013], локализованные в различных компартментах клетки [Neuyen et al., 2002; Grelet et al., 2005]. Экспрессия кодирующих их генов тканеспецифична [Hong-Bo et al., 2005]. Функционируя как шапероны, они предотвращают агрегацию белков [Goyal et al., 2005] и препятствуют потере воды клеткой, стабилизируя клеточные мембраны при обезвоживании, вызванном

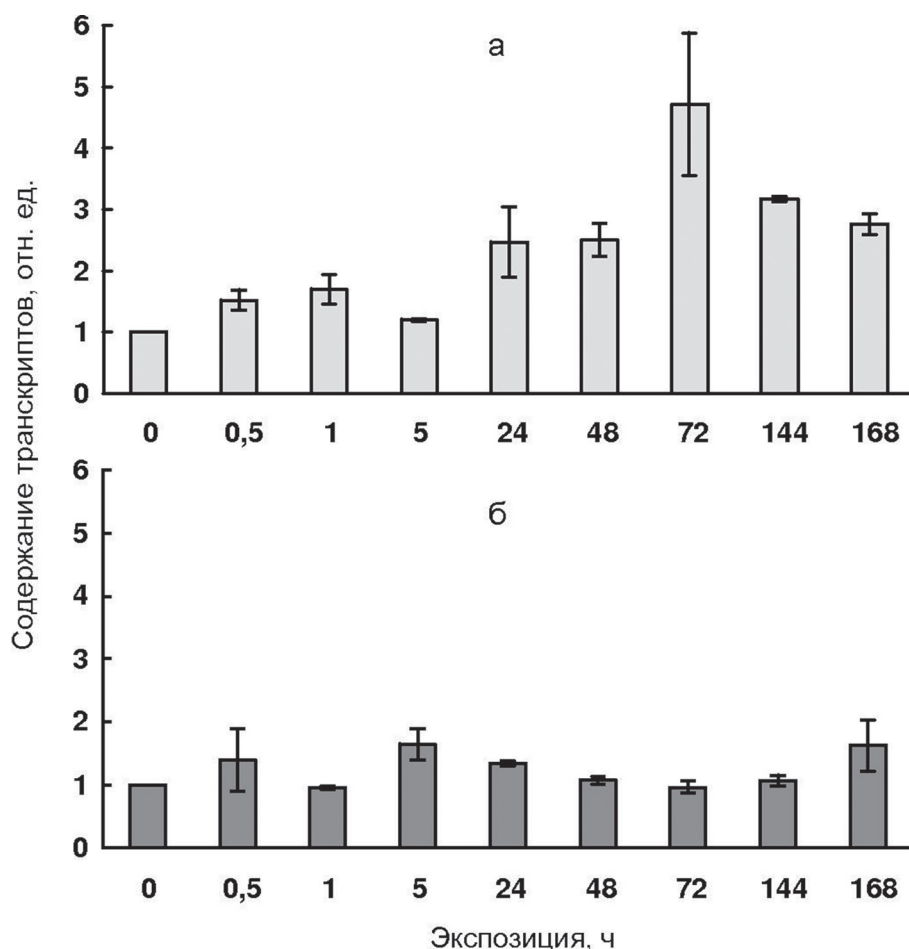
действием низкой температуры или другими стресс-факторами [Колесниченко, Войников, 2003; Войников, 2013].

Ко II группе класса *LEA* белков относится семейство *WCS* (Wheat Cold Specific), специфичное для злаковых растений [Close, 1996; Fowler, Thomashow, 2001; Winfield et al., 2010]. Оно включает белки с молекулярной массой от 12 до 200 КДа и состоит как минимум из пяти представителей: *WCS40*, *WCS66*, *WCS120*, *WCS180*, *WCS200* [Houde et al., 1992]. В настоящее время охарактеризовано семейство генов *WCS*, кодирующих белки-дегидрины семейства *WCS* [Колесниченко, Войников, 2003]. Известно, что накопление дегидринов, принадлежащих к *LEA* белкам, и увеличение экспрессии кодирующих их генов наблюдается в растениях под влиянием не только низкой температуры, но и других стресс-факторов, в частности засухи и засоления [Dalal et al., 2009; Winfield et al., 2010]. Однако пока такого рода данные в отношении дегидринов семейства *WCS* и их роли в устойчивости растений к стресс-факторам немногочисленны. Более того, сведения о влиянии тяжелых металлов на экспрессию генов и синтез белков-дегидринов *WCS* в известной нам литературе отсутствуют.

Учитывая это, целью данной работы явилось исследование влияния низкой температуры и кадмия на экспрессию гена *WCS120* в листьях пшеницы.

## Материалы и методы

В качестве объекта исследований использовали проростки озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Московская 39. Их выращивали в рулонах фильтровальной бумаги на питательном растворе (рН 6,2–6,4) с добавлением микроэлементов в климатической камере при температуре воздуха 22 °С, его относительной влажности 60–70 %, освещенности около 10 клк и 14-часовом фотопериоде. По достижении недельного возраста проростки пшеницы подвергали действию низкой температуры 4 °С или сульфата кадмия в концентрации



Влияние низкой температуры (4 °С) (а) и сульфата кадмия (100 мкМ) (б) на содержание транскриптов гена *WCS120* в листьях пшеницы

100 мкМ в течение 7 сут, сохраняя прочие условия неизменными.

Площадь 1-го листа пшеницы определяли стандартным методом [Аникиев, Кутузов, 1961].

Оводненность тканей побега рассчитывали по общепринятой формуле [Рогожин, Рогожина, 2013].

Проницаемость мембран клеток определяли кондуктометрически по выходу электролитов из высечек листьев пшеницы с использованием кондуктометра (HANNA, Италия) [Гришенкова, Лукаткин, 2005].

Устойчивость растений к действию низких температур оценивали по реакции клеток высечек из листьев на 5-минутное тестирующее промораживание в термоэлектрическом микрохолодильнике ТЖР-02/–20 («Интерм», Россия) при последовательном изменении температуры с интервалом 0,4° [Балагурова и др., 1982]. В качестве критерия устойчивости использовали температуру гибели 50 % паренхимных клеток ( $LT_{50}$ ), определяемую по деструкции хлоропластов и коагуляции цитоплазмы.

Накопление транскриптов гена *WCS120* анализировали методом ПЦР в режиме реального времени. Для этого навеску листьев пшеницы (50 мг) растирали в жидком азоте. Тотальную РНК выделяли с помощью набора ExtractRNA («Евроген», Россия). Для удаления остатков ДНК препарат РНК обрабатывали ДНКазой (10 ед/мл) («Синтол», Россия). кДНК синтезировали, используя набор для обратной транскрипции с M-MLV обратной транскриптазой и случайными (random) гексапраймерами («Евроген», Россия). Количество и качество выделенной РНК и синтезированной кДНК проверяли спектрофотометрически (SmartSpecPlus, «Био-Рад»). Амплификацию образцов проводили в приборе iCycler с оптической приставкой iQ5 («Био-Рад»), используя наборы для амплификации с интеркалирующим красителем SYBR Green («Евроген», Россия). Смесь для ПЦР объемом 25 мкл содержала 1 мкл кДНК (100 нг), 10 мкл реакционной смеси, по 1 мкл прямого и обратного праймеров (10 мкМ) (табл. 1), 1 мкл  $MgCl_2$  и 17 мкл деионизованной воды, свободной от нуклеаз. В качестве референсного гена

Таблица 1. Праймеры для проведения ПЦР в режиме реального времени

Ген	Прямой и обратный праймеры	Нуклеотидная последовательность праймера 5' ... 3'	Номер доступа в базе данных NCBI
<i>Actin</i>	прямой	GGGACCTCACGGATAATCTAATG	AJ579382
	обратный	AACCTCCACTGAGAACAACATTAC	
<i>WCS120</i>	прямой	CACGGCACTGGCGAGAAGAAAGG	M93342
	обратный	TGATGTTCTCCATGACGCCCTTC	

Таблица 2. Влияние низкой температуры (4 °С) и сульфата кадмия (100 мкМ) на площадь 1-го листа растений пшеницы

Вариант	Исходный уровень, см <sup>2</sup>	Площадь листа, % к исходному уровню					
		экспозиция, ч					
		0	24	48	72	144	168
Контроль	3,1 ± 0,1	100	125*	154*	170*	176*	182*
4 °С	2,9 ± 0,1	100	104	109	113*	123*	128*
Cd	3,0 ± 0,1	100	117*	128*	140*	152*	159*

Примечание. \*Отличия от исходного уровня достоверны при  $p \leq 0,05$ .

использовали актин. Протокол ПЦР: 5 мин при 95 °С, далее 45 циклов 15 с при 95 °С, 30 с при 56 °С. Специфичность продуктов амплификации проверяли плавлением ПЦР фрагментов: 1 мин при 95 °С, 1 мин при 50 °С, 10 с при 60 °С (80 циклов, повышая в каждом цикле температуру на 0,5 °С). Накопление транскриптов генов вычисляли по формуле:

$$\text{Накопление транскриптов гена} = \frac{2^{\text{Ст (контрольный)} - \text{Ст (тестовый образец)}}}{\text{Ст (контрольный)}}$$

где Ст – значения пороговых циклов.

В качестве контрольных образцов были выбраны кДНК, выделенные из растений, не подвергнутых воздействию низкой температуры и кадмия.

Повторность при анализе холодоустойчивости проростков в пределах одного опыта 6-кратная, при исследовании роста 50-кратная, проницаемости мембран и оводненности тканей побега 3-кратная, а при проведении ПЦР-анализа 2-кратная. На рисунках приведены средние арифметические значения из нескольких независимых опытов и их стандартные отклонения. В статье обсуждаются величины, достоверные при  $p \leq 0,05$ .

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

## Результаты

Изучение реакции растений пшеницы на действие низкой температуры и кадмия показало, что уже через 24 ч от его начала

происходит торможение ростовых процессов. При этом более сильное негативное влияние на рост растений оказывала низкая температура. В частности, если в контроле (22 °С) площадь листа на 7-е сут опыта увеличилась по отношению к исходному значению примерно на 80 %, то при действии низкой температуры – на 30 %, а в присутствии кадмия – на 60 % (табл. 2).

Анализ выхода электролитов из листьев пшеницы показал, что в процессе закаливания не происходит заметных изменений этого показателя (табл. 3). Действие кадмия (100 мкМ) в начальный его период (1–24 ч) приводило к некоторому увеличению выхода электролитов из листьев, но в дальнейшем (2–7 сут) он снижался и на 7-е сут практически не отличался от исходных значений.

Показано также, что под влиянием этих стресс-факторов происходит некоторое снижение оводненности тканей побега растений пшеницы. Причем она уменьшалась в несколько большей степени при действии низкой температуры, чем кадмия (табл. 3).

Установлено, что уже через 0,5–5 ч от начала действия температуры 4 °С устойчивость листьев растений пшеницы к промораживанию достоверно увеличивается, затем в течение 1–7 сут она продолжает монотонно возрастать, достигая максимума на 6–7-е сут (табл. 4). Под влиянием кадмия также происходило быстрое (1–5 ч), но меньшее по величине повышение устойчивости растений, которая достигала максимума на 3-и сут действия металла, а затем несколько снижалась к 6–7-м сут (табл. 4).

Изучение содержания транскриптов гена дегидрина *WCS120* в листьях пшеницы показало, что уже в начальный период (0,5–1 ч) действия низкой закаливающей температуры

Таблица 3. Влияние низкой температуры (4 °С) и сульфата кадмия (100 мкМ) на проницаемость мембран клеток листа растений и оводненность тканей побега пшеницы

Экспозиция, ч	Выход электролитов, % от полного выхода		Оводненность побега, %	
	4 °С	Cd	4 °С	Cd
0	9 ± 0,6	9 ± 0,6	89,3 ± 0,4	89,3 ± 0,4
24	10 ± 0,5	16 ± 0,6	88,1 ± 0,6	88,7 ± 0,1
48	13 ± 1,5	13 ± 0,8	87,1 ± 0,1	88,8 ± 0,1
144	10 ± 0,3	10 ± 0,4	85,1 ± 0,6	86,9 ± 0,3
168	9 ± 0,4	10 ± 1	85,1 ± 0,3	86,8 ± 0,1

происходит накопление мРНК данного гена (рис.). В дальнейшем, при более продолжительном (1–7 сут) воздействии температуры 4 °С содержание транскриптов гена *WCS120* существенно увеличивалось (в 2–3 раза) и сохранялось на повышенном уровне до конца эксперимента. В отличие от этого действие кадмия не приводило к достоверным изменениям в содержании транскриптов гена дегидрина *WCS120* в листьях пшеницы.

### Обсуждение

Проведенные исследования показали, что даже длительное (7 сут) воздействие температуры 4 °С и кадмия в концентрации 100 мкМ не вызывает полной остановки роста, значительного снижения оводненности и нарушения проницаемости мембран клеток листьев пшеницы. Это свидетельствует о том, что растения пшеницы были достаточно хорошо адаптированы к действию этих факторов. Интересно, что не только низкая температура, но и кадмий вызывал повышение их холодоустойчивости. Отметим, в настоящее время имеются лишь единичные сведения относительно влияния тяжелых металлов на холодоустойчивость растений. В частности, известны данные о повышении холодоустойчивости растений пшеницы под влиянием свинца [Титов, Таланова, 2009]. В данном случае установлено, что кадмий способен повышать холодоустойчивость пшеницы, хотя и в меньшей степени, чем низкая закалывающая температура.

Как известно, важную роль в механизмах адаптации растений к низким температурам наряду с антифризными белками играют дегидрины, аквапорины и белки холодового ответа [Трунова, 2007]. В частности, под влиянием холода в клетках растений происходит накопление гидрофильных, осмопротекторных белков-дегидринов, принадлежащих к LEA белкам [Войников, 2013].

К дегидринам, активируемым холодом у пшеницы, относятся белки семейства *WCS* [Winfield et al., 2010]. В нашей работе проведено

Таблица 4. Влияние низкой температуры (4 °С) и сульфата кадмия (100 мкМ) на холодоустойчивость растений пшеницы

Экспозиция, ч	Холодоустойчивость (ЛТ <sub>50</sub> ), °С	
	4 °С	Cd
0	-5,8 ± 0,0	-5,8 ± 0,0
0,5	-6,0 ± 0,0	-5,6 ± 0,0
1	-6,5 ± 0,0	-6,1 ± 0,1
5	-6,5 ± 0,1	-6,3 ± 0,0
24	-7,1 ± 0,0	-6,5 ± 0,0
48	-7,3 ± 0,1	-6,4 ± 0,0
72	-7,2 ± 0,1	-6,6 ± 0,1
144	-8,5 ± 0,1	-6,4 ± 0,0
168	-8,7 ± 0,1	-6,4 ± 0,0

изучение экспрессии гена дегидринов *WCS120* семейства генов *WCS*, специфичного для злаковых растений [Fowler, Thomashow, 2001; Winfield et al., 2010]. В ходе исследований было установлено, что уже в самом начале (0,5–1 ч) действия температуры 4 °С, когда происходит начальное повышение холодоустойчивости и небольшое снижение оводненности растений пшеницы, наблюдается некоторое увеличение содержания транскриптов гена *WCS120*. При более длительных экспозициях (1–7 сут) на фоне продолжающегося роста холодоустойчивости растений и снижения оводненности отмечено значительное увеличение содержания мРНК гена *WCS120*, которое сохраняется на повышенном уровне до конца эксперимента (рис.). Эти результаты согласуются с данными о повышении экспрессии гена *WCS120* у пшеницы (с. Мироновская 808) при 5 °С [Kosová et al., 2011, 2013] и его гомологов у ячменя при 10 °С [Fowler, Thomashow, 2001]. Кроме того, показано, что холодоустойчивые сорта пшеницы характеризуются более высоким уровнем экспрессии гена *WCS120* [Wenda-Piesik et al., 2016]. Отметим также, что в настоящее время предлагается использовать белок *WCS120* в качестве маркера холодоустойчивости растений [Holikova et al., 2009; Vitamvas et al., 2010].

Ранее было высказано предположение, что ген *WCS120* экспрессируется у растений

пшеницы только под влиянием низкой температуры, так как при других неблагоприятных воздействиях (высокая температура, засуха) этого не происходит [Houde et al., 1992]. В наших экспериментах сульфат кадмия также не оказывал существенного влияния на содержание транскриптов гена *WCS120*: даже при длительных экспозициях (1–7 сут), когда, как показано нами ранее [Репкина и др., 2015], кадмий уже накапливался в листе, содержание мРНК практически не превышало исходный уровень. В отличие от этого накопление транскриптов генов других семейств, в том числе *WRAB15* и *WRAB18*, кодирующих белки-дегидрины, происходит не только под влиянием низкой закалывающей температуры (4 °С), но и при воздействии кадмия. В частности, содержание мРНК генов дегидринов *WRAB15* и *WRAB18* практически не изменялось в течение первых суток от начала действия кадмия (100 мкМ), тогда как при более длительном воздействии (2–7 сут) накопление транскриптов этих генов усиливалось [Таланова и др., 2013]. Таким образом, полученные нами результаты позволяют заключить, что экспрессия гена *WCS120* может быть индуцирована холодом, в то время как кадмий на нее не влияет.

## Заключение

Исследование реакции растений пшеницы на действие низкой температуры 4 °С и кадмия в концентрации 100 мкМ показало, что, судя по таким показателям, как рост растений, оводненность тканей и проницаемость мембран клеток, эти факторы не оказывают повреждающего эффекта и растения способны вполне успешно адаптироваться к ним. При этом оказалось, что не только низкая температура, но и кадмий способен вызывать повышение холодоустойчивости пшеницы. Важно, что рост холодоустойчивости растений под влиянием низкой температуры сопровождается значительным накоплением мРНК гена *WCS120* в листьях, что свидетельствует о его участии в процессах холодной адаптации. В отличие от этого при действии на растения кадмия, как в начальный период (часы), так и при более длительных экспозициях (сутки), когда уже происходило значительное накопление этого металла в листьях, в содержании транскриптов гена *WCS120* не происходит значительных изменений, и оно остается на уровне контрольных растений. Совокупность полученных нами данных, а также уже известные факты об отсутствии влияния засухи и высокой температуры на экспрессию гена *WCS120* позволяют

говорить о его специфичной роли в устойчивости растений к действию низких температур. Исходя из этого логично полагать, что индукция экспрессии гена *WCS120*, кодирующего белок-дегидрин *WCS120*, может быть использована в качестве молекулярного маркера устойчивости растений пшеницы к действию низких температур.

*Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания (тема № 0021–2014–0002).*

## Литература

- Аникиев В. В., Кутузов Ф. Ф. Новый способ определения площади листовой поверхности у злаков // Физиология растений. 1961. № 8. С. 375–377.
- Балагурова Н. И., Дроздов С. Н., Хилков Н. И. Метод определения устойчивости растительных тканей к промораживанию. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1982. 6 с.
- Войников В. К. Энергетическая и информационная системы растительных клеток при гипотермии. Новосибирск: Наука, 2013. 212 с.
- Гришенкова Н. Н., Лукаткин А. С. Определение устойчивости растительных тканей к абиотическим стрессам с использованием кондуктометрического метода // Поволжский экологический журнал. 2005. № 1. С. 3–11.
- Колесниченко А. В., Войников В. К. Белки низкотемпературного стресса растений. Иркутск: Арт-Пресс, 2003. 196 с.
- Репкина Н. С., Батова Ю. В., Титов А. Ф., Таланова В. В. Экспрессия гена глутатионсинтетазы *GS3* в корнях и листьях проростков пшеницы при действии кадмия // Труды КарНЦ РАН. 2015. № 11. С. 67–75. doi: 10.17076/eb229
- Рогожин В. В., Рогожина Т. В. Практикум по физиологии и биохимии растений. СПб.: ГИОРД, 2013. 352 с.
- Таланова В. В., Титов А. Ф., Репкина Н. С., Топчиева Л. В. Гены холодового ответа *COR/LEA* участвуют в реакции растений пшеницы на действие тяжелых металлов // Доклады Академии наук. 2013. Т. 448, № 2. С. 242–245. doi: 10.7868/S0869565213020308
- Титов А. Ф., Казнина Н. М., Таланова В. В. Тяжелые металлы и растения. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2014. 194 с.
- Титов А. Ф., Таланова В. В. Устойчивость растений и фитогормоны. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. 206 с.
- Трунова Т. И. Растения и низкотемпературный стресс. М.: Наука, 2007. 54 с.
- Clemens S., Aarts M. G. M., Thomine S., Verbruggen N. Plant science: the key to preventing slow cadmium poisoning // Trends in Plant Science. 2013. Vol. 18, no. 2. P. 92–99. doi: 10.1016/j.plants.2012.08.003
- Close T. J. Dehydrins: A commonality in the response of plants to dehydration and low temperature // *Physiol.*

Plant. 1996. Vol. 97. P. 795–803. doi: 10.1111/j.1399-3054.1997.tb04785.x

Dalal M., Tayal D., Chinnusamy V., Bansal K. C. Abiotic stress and ABA-inducible Group 4 LEA from *Brassica napus* plays a key role in salt and drought tolerance // J. Biotech. 2009. Vol. 139. P. 137–145. doi: 10.1016/j.biotech.2008.09.014

Fowler S., Thomashow M. F. Arabidopsis transcriptome profiling indicates that multiple regulatory pathways are activated during cold acclimation in addition to the CBF cold response pathway // Plant Cell. 2001. Vol. 14. P. 1675–1690.

Goyal K., Walton L. J., Tunnacliffe A. LEA proteins prevent protein aggregation due to water stress // Biochem. J. 2005. Vol. 388. P. 151–157. doi: 10.1042/BJ20041931

Grelet J., Benamar A., Teyssier E. et al. Identification in pea seed mitochondria of a late-embryogenesis abundant protein able to protect enzyme from drying // Plant Physiol. 2005. Vol. 137. P. 157–167.

Heyen B. J., Alshekh M. K., Smith E. A. et al. The calcium-binding activity of a vacuole-associated, dehydrin-like protein is regulated by phosphorylation // Plant Physiol. 2002. Vol. 130. P. 675–687.

Holkova L., Prasil T., Bradacova M. et al. Screening for frost tolerance in wheat using the expression of dehydrin genes *Wcs120* and *Wdhn13* at 17°C // Plant Breeding. 2009. Vol. 128. P. 420–422. doi: 10.1111/j.1439-0523.2008.01606.x

Hong-Bo S., Zong-Suo L., Ming-An S. LEA proteins in higher plants structure, function, gene expression and regulation // Colloids and Surfaces B: Biointerfaces. 2005. Vol. 45. P. 131–135. doi: 10.1016/j.colsurfb.2005.07.017

Houde M., Danyluk J., Laliberte J. F. et al. A molecular marker to select for freezing tolerance in Gramineae // Mol. Gen. Genet. 1992. Vol. 234. P. 43–48.

Jan N., Hussain M., Andrabi K. I. Cold resistance in plants: A mystery unresolved // Electronic

Journal of Biotechnology. 2009. Vol. 12, no. 3. P. 1–15. doi: 10.2225/vol12-issue3-fulltext-3

Kosová K., Vitamvas P., Prasil I. T. Expression of dehydrins in wheat and barley under different temperatures // Plant Sci. 2011. Vol. 180. P. 46–52. doi: 10.1016/j.plantsci.2010.07.003

Kosová K., Vitamvas P., Prasilova P., Prasil I. T. Accumulation of WCS120 and DHN5 proteins in differently frost-tolerant wheat and barley cultivars grown under a broad temperature scale // Biol. Plant. 2013. Vol. 57. P. 105–112.

Manara A. Plants and Heavy metals. Ed. A. Furini. The Netherlands. Springer, 2012. P. 27–53.

Thomashow M. F. Role of cold-responsive genes in plant freezing tolerance // Plant Physiol. 1998. Vol. 118, no. 1. P. 1–7.

Vitamvas P., Kosová K., Prasilova P., Prasil T. Accumulation of WCS120 protein in wheat cultivars grown at 9 °C or 17 °C in relation to their winter survival // Plant Breeding. 2010. Vol. 129. P. 611–616. doi: 10.1111/j.1439-0523.2010.01783.x

Wanner L. A., Junttila O. Cold-induced freezing tolerance in Arabidopsis // Plant Physiol. 1999. Vol. 120. P. 391–399.

Wenda-Piesik A., Holkova L., Solařová E., Pokorný R. Attributes of wheat cultivars for late autumn sowing in genes expression and field estimates // Europ. J. Agronomy. 2016. Vol. 75. P. 42–49. doi: 10.1016/j.eja.2016.01.002

Winfield M. O., Lu C., Wilson I. D. et al. Plant response to cold: transcriptome analysis of wheat // Plant Biotech. J. 2010. Vol. 8. P. 749–771. doi: 10.1111/j.1467-7652.2010.00536.x

Zalunskaitė I., Rugienius R., Vinskienė J. et al. Expression of COR gene homologues in different plants during cold acclimation // Biologija. 2008. Vol. 54, no. 1. P. 33–35.

Поступила в редакцию 21.04.2016

## References

Anikiev V. V., Kutuzov F. F. Novyj sposob opredeleniya ploshhadi listovoj poverhnosti u zlakov [A new method for leaf area estimation in cereals]. *Fiziologija rastenij* [Russ. J. Plant Physiol.]. 1961. No. 8. P. 375–377.

Balagurova N. I., Drozdov S. N., Hilkov N. I. Metod opredeleniya ustojchivosti rastitel'nyh tkanej k promorazhivaniyu [Method for determination of the resistance of plant tissues to freezing]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1982. 6 p.

Grishenkova N. N., Lukatkin A. S. Opredelenie ustojchivosti rastitel'nyh tkanej k abioticheskim stressam s ispol'zovaniem konduktometricheskogo metoda [A conductometric technique to estimate the plant tissue stability to abiotic stresses]. *Povolzhskij jekologicheskij zhurnal* [Povolzhskiy J. Ecology]. 2005. No. 1. P. 3–11.

Kolesnichenko A. V., Vojnikov V. K. Belki nizektemperaturnogo stressa rastenij [Proteins of low-temperature stress in plants]. Irkutsk: Art-Press, 2003. 196 p.

Repkina N. S., Batova Ju. V., Titov A. F., Talanova V. V. Jekspressija gena glutationsintetazy GS3 v kornjah

i list'jah prorstokov pshenicy pri dejstvii kadmija [Glutathione synthetase (GS3) gene expression in the leaves and roots of wheat seedlings under cadmium impact]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2015. No. 11. P. 67–75.

Rogozhin V. V., Rogozhina T. V. Praktikum po fiziologii i biohimii rastenij [Practical course on plant physiology and biochemistry]. St. Petersburg: GIOR, 2013. 352 p.

Talanova V. V., Titov A. F., Repkina N. S., Topchieva L. V. Geny holodovogo otveta COR/LEA uchastvujut v reakcii rastenij pshenicy na dejstvie tjazhelyh metallov [Cold-responsive COR/LEA genes participate in the response of wheat plants to heavy metals stress]. *Doklady Akademii nauk* [Proc. Acad. Sci.]. 2013. Vol. 448, no. 2. P. 242–245.

Titov A. F., Kaznina N. M., Talanova V. V. Tjazhelye metally i rastenija [Heavy metals and plants]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2014. 194 p.

Titov A. F., Talanova V. V. Ustojchivost' rastenij i fitogormony [Plant resistance and phytohormones]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2009. 206 p.

Trunova T. I. Rastenija i nizkotemperaturnyj stress [Plants and low-temperature stress]. Moscow: Nauka, 2007. 54 p.

Vojnikov V. K. Jenergeticheskaja i informacionnaja sistemy rastitel'nyh kletok pri gipotermii [Energy and information systems of plant cells under hypothermia]. Novosibirsk: Nauka, 2013. 212 p.

Clemens S., Aarts M. G. M., Thomine S., Verbruggen N. Plant science: the key to preventing slow cadmium poisoning. *Trends in Plant Science*. 2013. Vol. 18, no. 2. P. 92–99. doi: 10.1016/j.plants.2012.08.003

Close T. J. Dehydrins: A commonality in the response of plants to dehydration and low temperature. *Physiol. Plant*. 1996. Vol. 97. P. 795–803. doi: 10.1111/j.1399-3054.1997.tb04785.x

Dalal M., Tayal D., Chinnusamy V., Bansal K. C. Abiotic stress and ABA-inducible Group 4 LEA from *Brassica napus* plays a key role in salt and drought tolerance. *J. Biotech*. 2009. Vol. 139. P. 137–145. doi: 10.1016/j.biotech.2008.09.014

Fowler S., Thomashow M. F. Arabidopsis transcriptome profiling indicates that multiple regulatory pathways are activated during cold acclimation in addition to the CBF cold response pathway. *Plant Cell*. 2001. Vol. 14. P. 1675–1690.

Goyal K., Walton L. J., Tunnacliffe A. LEA proteins prevent protein aggregation due to water stress. *Biochem. J*. 2005. Vol. 388. P. 151–157. doi: 10.1042/BJ20041931

Grelet J., Benamar A., Teyssier E., Avelange-Machereel M. H., Grunwald D., Machereel D. Identification in pea seed mitochondria of a late-embryogenesis abundant protein able to protect enzyme from drying. *Plant Physiol*. 2005. Vol. 137. P. 157–167.

Heyen B. J., Alshekh M. K., Smith E. A., Torvik C. F., Seals D. F., Randall S. K. The calcium-binding activity of a vacuole-associated, dehydrin-like protein is regulated by phosphorylation. *Plant. Physiol*. 2002. Vol. 130. P. 675–687.

Holkova L., Prasil T., Bradacova M., Vitamvas P., Chloupek O. Screening for frost tolerance in wheat using the expression of dehydrin genes *Wcs120* and *Wdhn13* at 17°C. *Plant Breeding*. 2009. Vol. 128. P. 420–422. doi: 10.1111/j.1439-0523.2008.01606.x

Hong-Bo S., Zong-Suo L., Ming-An S. LEA proteins in higher plants structure, function, gene expression and regulation. *Colloids and Surfaces*

*B: Biointerfaces*. 2005. Vol. 45. P. 131–135. doi: 10.1016/j.colsurfb.2005.07.017

Houde M., Danyluk J., Laliberte J. F., Rassart E., Dhinda D. S., Sarhan F. A molecular marker to select for freezing tolerance in Gramineae. *Mol. Gen. Genet*. 1992. Vol. 234. P. 43–48.

Jan N., Hussain M., Andrabi K. I. Cold resistance in plants: A mystery unresolved. *Electronic Journal of Biotechnology*. 2009. Vol. 12, no. 3. P. 1–15. doi: 10.2225/vol12-issue3-fulltext-3

Kosová K., Vitamvas P., Prasil I. T. Expression of dehydrins in wheat and barley under different temperatures. *Plant Sci*. 2011. Vol. 180. P. 46–52. doi: 10.1016/j.plantsci.2010.07.003

Kosová K., Vitamvas P., Prasilova P., Prasil I. T. Accumulation of WCS120 and DHN5 proteins in differently frost-tolerant wheat and barley cultivars grown under a broad temperature scale. *Biol. Plant*. 2013. Vol. 57. P. 105–112.

Manara A. Plants and Heavy metals. Ed. A. Furini. The Netherlands. Springer, 2012. P. 27–53.

Thomashow M. F. Role of cold-responsive genes in plant freezing tolerance. *Plant Physiol*. 1998. Vol. 118, no. 1. P. 1–7.

Vitamvas P., Kosová K., Prasilova P., Prasil T. Accumulation of WCS120 protein in wheat cultivars grown at 9°C or 17°C in relation to their winter survival. *Plant Breeding*. 2010. Vol. 129. P. 611–616. doi: 10.1111/j.1439-0523.2010.01783.x

Wanner L. A., Junttila O. Cold-induced freezing tolerance in Arabidopsis. *Plant Physiol*. 1999. Vol. 120. P. 391–399.

Wenda-Piesik A., Holkova L., Solařová E., Pokorný R. Attributes of wheat cultivars for late autumn sowing in genes expression and field estimates. *Europ. J. Agronomy*. 2016. Vol. 75. P. 42–49. doi: 10.1016/j.eja.2016.01.002

Winfield M. O., Lu C., Wilson I. D., Coghill J. A., Edwards K. J. Plant response to cold: transcriptome analysis of wheat. *Plant Biotech. J*. 2010. Vol. 8. P. 749–771. doi: 10.1111/j.1467-7652.2010.00536.x

Zalunskaitė I., Rugienius R., Vinskienė J., Bendokas V., Gelvonauskienė D., Stanys Stanys V. Expression of COR gene homologues in different plants during cold acclimation. *Biologija*. 2008. Vol. 54, no. 1. P. 33–35.

Received April 21, 2016

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Репкина Наталья Сергеевна

научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: nrt9@ya.ru  
тел.: (8142) 762712

## CONTRIBUTORS:

### Repkina, Natalia

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: nrt9@ya.ru  
tel.: (8142) 762712



**Титов Александр Федорович**

председатель КарНЦ РАН, руководитель  
лаб. экологической физиологии растений,  
чл.-корр. РАН, д. б. н, проф.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: titov@krc.karelia.ru

**Таланова Вера Викторовна**

главный научный сотрудник, д. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: talanova@krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 762712

**Titov, Alexandr**

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

**Talanova, Vera**

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

УДК 577.152.3:57.017.3

## **АКТИВНОСТЬ ЛИЗОСОМАЛЬНЫХ ПРОТЕИНАЗ (КАТЕПСИНОВ В И D) В ОРГАНАХ СЕЛЬДИ *CLUPEA PALLASI MARISALBI* BERG (CLUPEIDAE) ИЗ РАЗНЫХ ЗАЛИВОВ БЕЛОГО МОРЯ**

**Н. Н. Немова, М. Ю. Крупнова, С. А. Мурзина**

*Институт биологии Карельского научного центра РАН*

Проведены сравнительные исследования активности основных протеолитических ферментов лизосом (катепсинов В и D) в печени, гонадах, мышцах и жабрах беломорской малопопозвонковой сельди *Clupea pallasii marisalbi* Berg (сем. Clupeidae) из разных заливов Белого моря (Онежского, Кандалакшского и Двинского). Во всех исследованных тканях сельди из Двинского залива обнаружен повышенный уровень активности цистеиновой протеиназы лизосом – катепсина В, играющего регуляторную роль во внутриклеточном белковом метаболизме. Разница в активности аспартатной протеиназы лизосом – катепсина D, основной функцией которого является полная деградация белковых молекул, обнаружена только в жабрах сельди. Полученные результаты свидетельствуют об участии лизосомальной системы протеолиза в развитии адаптивных реакций рыб на складывающиеся в Двинском заливе экологические условия. Для Двинского залива Белого моря, по сравнению с Кандалакшским и Онежским заливами, характерны более высокие температуры, пониженная соленость, меньшая прозрачность, заиливание вод, более низкие скорости приливно-отливных течений, а также повышенная загрязненность. На лизосомальный протеолиз в тканях исследуемых рыб влияет совокупность факторов среды их обитания, однако можно полагать, что основными действующими факторами являются соленость и степень загрязненности заливов.

**Ключевые слова:** беломорская сельдь; протеиназы; биохимическая адаптация; Белое море.

### **N. N. Nemova, M. Yu. Krupnova, S. A. Murzina. ACTIVITIES OF LYSOSOMAL PROTEASES (CATHEPSINS B AND D) IN TISSUES OF THE WHITE SEA HERRING, *CLUPEA PALLASI MARISALBI* BERG (CLUPEIDAE), INHABITING DIFFERENT BAYS OF THE WHITE SEA**

A comparative study of the activity of the main lysosomal proteolytic enzymes (cathepsins B and D) in the liver, gonads, muscles, and gills in the White Sea herring, *Clupea pallasii maris albi* Berg (Clupeidae family), caught in different bays (Onega, Kandalaksha, and Dvina) of the White Sea in autumn was performed. All the studied tissues of herring from the Gulf of Dvina featured an increased level of activity of the lysosomal cysteine protease – cathepsin B, which plays a regulatory role in intracellular protein metabolism. The activity of aspartate protease lysosomes – cathepsin D, the main function of which is the complete degradation of protein molecules, changed only in the gills of herring. The results obtained in the study prove that the lysosomal proteolysis system contributes to the formation of adaptive reactions of fish to specific environmental conditions in the Gulf of Dvina. The Gulf of Dvina, White Sea, is characterized by higher water temperatures,

lower salinity and water transparency, siltation of water, lower rates of tidal currents, and increased pollution in comparison to the Gulf of Kandalaksha and Onega Bay. The complex of environmental factors influences lysosomal proteolysis in the tissues of the studied fish, but salinity and the degree of contamination of the bays can be regarded as the key factors.

**Key words:** The White Sea herring; proteases; biochemical adaptation; White Sea.

---

## Введение

Сельдь Белого моря имеет характерные для данного подвида особенности: короткий жизненный цикл и низкий темп роста, при этом в разных районах моря выявлены локальные группировки рыб, различающиеся меристическими признаками [Зеленков и др., 1995; Мишин и др., 2008]. Ранее считалось, что беломорская сельдь из разных заливов Белого моря представляет собой общую популяцию, «единое биологическое целое» [Лапин, 1966; Лапин, Похилюк, 1987]. Однако обнаруженные генетические различия беломорской сельди из разных местообитаний, весенне- и летнерестующих сельдей внутренних заливов Белого моря [Семенова, 2004] указывают на существование комплекса генетически изолированных форм, связанных общим происхождением [Лайус, 1990]. Основная масса молодежи сельди концентрируется на юге Белого моря, главным образом в Двинском заливе. С возрастом быстрорастущая часть поколения сельди активно распространяется к северу по Кандалакшскому заливу и открытому морю (Бассейну), а тугорослая часть поколения «оседает» в районах Онежского залива [Похилюк, 1992]. Известно, что гидробиологическая и гидрологическая специфика среды обитания так или иначе сказывается на биохимическом статусе гидробионтов и индуцирует развитие приспособительных реакций на уровне клеточного метаболизма [Сидоров, 1983; Немова, Высоцкая, 2004; Бергер, 2007]. Зачастую разнокачественность организмов на более высоких уровнях организации определяется тонкими различиями их биохимических процессов и макромолекул. Известно, что биохимические адаптации обеспечиваются деятельностью целого комплекса механизмов, лежащих в основе развития компенсаторных реакций клетки [Hochachka, Somero, 2002]. К числу таких механизмов можно отнести реконструктивную функцию лизосом, включающих комплекс гидролитических ферментов, способных при кислом pH расщеплять все биохимические компоненты живых организмов [Покровский, Тутельян, 1968; Дин, 1980; Высоцкая, Немова, 2008]. За деградацию

белков в лизосомах отвечают кислые протеиназы, среди которых наиболее важную роль отводят катепсинам В и D [Дин, 1980; Bohley, 1987]. Известно, что интенсивность деградации белка в мышцах рыб может значительно изменять скорость их роста и накопление белковой массы [Bahuaud et al., 2010; Aussanasuwanpakul et al., 2011]. Кроме того, особенностью метаболизма рыб является доминирующая роль белков и липидов в качестве энергетических субстратов (в отличие от млекопитающих, энергопродукция которых, как известно, основана на гидролизе углеводов) [Alsop et al., 1999], в связи с чем протеолитические системы отвечают не только за базовый обмен белков в органах рыб, но и обеспечивают жизнеспособность особей в ситуациях, связанных с повышенными энергозатратами.

Настоящая работа посвящена сравнительному исследованию активности основных протеолитических ферментов лизосом (катепсинов В и D) в тканях сельди из заливов Белого моря, которые отличаются экологическими (абиотическими и антропогенными) факторами.

## Материалы и методы

Исследования проводились на беломорской малопозвонковой сельди *Clupea pallasii marisalbi* Berg (сем. Clupeidae), выловленной в осенний период на основных нерестилищах в разных заливах Белого моря (Онежском, Кандалакшском, Двинском), обладающего двухслойной структурой: сверху – бореальная зона, а снизу – арктическая. Заливы различаются глубинами и, соответственно, температурой по всей толще воды, соленостью, цветом и прозрачностью, уровнем приливо-отливных течений, грунтами, степенью антропогенного влияния и т. д. (табл. 1).

Двинский залив имеет относительно ровное дно, максимальная глубина (более 100 м) отмечена в его северной части. Сельдь Двинского залива в течение всего года обитает в предустьевых участках Северной Двины и мелких речках. Сельдь из этого залива в основной своей массе самая мелкая из беломорских сельдей: длина тела большинства рыб промыслового

Таблица 1. Гидрологические параметры и географическое положение мест сбора проб беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* Berg (Clupeidae)

Залив	t° воды, °С	Соленость, ‰	Глубина вылова, м	Координаты постановки		Координаты подъема	
Двинский	8,50	18,84	13	65.12.5	39.39.7	65.13.3	39.39.5
Онежский	5,57	27,33	28	65.03.2	36.44.1	65.02.5	36.43.9
Кандалакшский	6,66	25,19	21	67.02.7	32.21.5	67.02.8	32.22.9

улова не превышает 10–12 см. Мелкие размеры этой сельди являются следствием низкой скорости роста и малой продолжительности жизни.

Онежский залив вытянут в северо-западном направлении. Наибольшие глубины около 50–60 м располагаются в центре залива. На северо-запад и юго-восток от центра глубины убывают до 15–20 и 30–40 м соответственно. Сельдь Онежского залива распространена преимущественно вдоль Поморского берега, у Соловецких островов и в районе устья р. Онеги. Сельдь Онежского залива имеет средние размеры, самые крупные экземпляры достигают в длину 22 см.

Кандалакшский залив также достаточно глубок в той части, которая примыкает к Бассейну. В этом районе недалеко от полуострова Турий в так называемом Кандалакшском желобе обнаружена максимальная для всего моря глубина (343 м); по мере продвижения вдоль оси залива от Бассейна в кут глубина уменьшается. Мелкая сельдь Кандалакшского залива (егорьевская) распространена вдоль Терского берега, от южной части Горла до Кандалакши, и вдоль Карельского берега, от Кандалакши до губы Чупа. Длина тела самых крупных рыб достигает 25 см.

Для биохимического анализа использовали печень, мышцы, гонады и жабры сельди. Гомогенаты готовили на 0,25 М растворе сахарозы с добавлением ЭДТА и 0,1 % неионного детергента тритона X-100, который разрушает мембраны внутриклеточных органелл и способствует выходу из них ферментов [Покровский, Тутельян, 1968]. Пробы осветляли центрифугированием при 10 000 г на центрифуге Allegra 64R (Beckman Coulter, США) и в надосадочной жидкости определяли активность лизосомальных протеиназ: катепсина В по расщеплению 0,065 М этилового эфира гидрохлорида N-бензоил L-аргинина в 0,1 М ацетатном буфере (pH 5,0) [Matsuda, Misaka, 1974] и катепсина D по гидролизу 1%-го бычьего гемоглобина в 0,1 М ацетатном буфере (pH 3,6), согласно модифицированному методу Ансона [Barrett, Heath, 1977]. Активность катепсинов В и D выражали в единицах изменения оптического поглощения при

$E_{525}$  и  $E_{280}$  соответственно на 1 мг белка за 1 ч инкубации при 37 °С (ед. акт.). Количественное содержание растворимого белка в тканях (мг/г ткани) определяли по методу Бредфорд [Bradford, 1976], используя в качестве стандарта бычий сывороточный альбумин.

Достоверность различий между показателями активности ферментов в органах сельди из различных мест обитания оценивали с помощью однофакторного дисперсного анализа One-Way Analysis of Variance (Anova). Различия считали достоверными при  $p \leq 0,05$  [Коросов, Горбач, 2007].

Работа проведена на базе лаборатории экологической биохимии с использованием оборудования ЦКП ИБ КарНЦ РАН.

## Результаты

Результаты сравнительного изучения активности исследуемых лизосомальных протеиназ (катепсинов В и D) и содержания белка в органах и тканях сельди из разных заливов Белого моря представлены в таблице 2.

Данные, представленные в таблице, показывают, что на фоне незначительных различий в содержании белка активность цистеиновой протеиназы лизосом (катепсина В) в изученных органах сельди из разных по экологическим условиям заливов достоверно различается. В активности аспартатной протеиназы лизосом, катепсина D, существенные различия (почти 7-кратные) между особями из разных заливов обнаружены только для жабр. Сравнительно высокое содержание белка, обнаруженное в печени и гонадах рыб, объясняется, соответственно, функциональной метаболической активностью печени и накоплением белка в гонадах рыб в процессе созревания.

## Обсуждение

Для Двинского залива Белого моря по сравнению с Кандалакшским и Онежским заливами характерны повышенная температура воды, пониженная соленость, меньшая прозрачность, заиливание вод, более низкие скорости приливно-отливных течений [Похилюк, 1992].

Таблица 2. Активность лизосомальных гидролаз (катепсинов В и D) в органах сельди *Clupea pallasii marisalbi* Berg (Clupeidae) из разных заливов Белого моря; n = 5

Залив	Возраст	Органы			
		печень	мышцы	жабры	гонады
Активность катепсина D, ед. акт.					
Двинский	3+	0,05 ± 0,00	0,07 ± 0,01	0,70 ± 0,11*	0,05 ± 0,01
Онежский	2+	0,12 ± 0,02	0,01 ± 0,00	0,01 ± 0,00	0,01 ± 0,00
Кандалакшский	2+	0,14 ± 0,02	0,09 ± 0,02	0,09 ± 0,00	0,07 ± 0,00
Активность катепсина В, ед. акт.					
Двинский	3+	0,16 ± 0,02*	0,41 ± 0,09*	0,71 ± 0,14*	0,30 ± 0,06*
Онежский	2+	0,06 ± 0,01	0,01 ± 0,00	0,26 ± 0,08	0,03 ± 0,00
Кандалакшский	2+	0,05 ± 0,01	0,21 ± 0,07	0,42 ± 0,09	0,12 ± 0,01
Содержание белка, мг/г ткани					
Двинский	3+	11,00 ± 0,86	5,00 ± 0,44	3,70 ± 0,30	11,90 ± 0,98
Онежский	2+	10,30 ± 0,71	4,00 ± 0,38	3,10 ± 0,29	9,80 ± 0,60
Кандалакшский	2+	12,20 ± 0,74	5,60 ± 0,22	4,70 ± 0,30	8,60 ± 0,66

Примечание. \*Отличие от проб из других мест сбора достоверно ( $p \leq 0,05$ ).

Также следует отметить, что в Двинском заливе по данным мониторинговых наблюдений отмечаются превышение ПДК нефтепродуктов, повышенные концентрации ртути и метана, загрязнение отходами целлюлозно-бумажного производства [Долотов и др., 2004; Овсепян, 2007]. В период сбора материала температура воды в Двинском заливе была на 2–3 °С выше, а соленость на 6–8 ‰ ниже по сравнению с аналогичными показателями Кандалакшского и Онежского заливов Белого моря. Повышенный (в 2,0–3,5 раза) уровень активности цистеиновой протеиназы, катепсина В, во всех изученных органах беломорской сельди, отловленной в Двинском заливе, по сравнению с сельдью из двух других заливов, свидетельствует о повышенной интенсивности процессов катепсин В-зависимого протеолиза в лизосомах, имеющего реконструктивное значение, и связан, скорее всего, с развитием адаптивной (защитной) реакции организма в ответ на опреснение. Аналогичный эффект был показан при изучении влияния пониженной солености на активность катепсина В у стерляди (в аквариальном эксперименте) и у мидий из эстуариев Белого моря [Крупнова и др., 2009; Lysenko et al., 2014]. Адаптивное значение повышения интенсивности катепсин В-зависимого протеолиза, играющего регуляторную роль во внутриклеточном белковом метаболизме, было ранее установлено при изучении влияния абиотических факторов на некоторые виды гидробионтов [Немова, Высоцкая, 2004; Высоцкая, Немова, 2008; Крупнова и др., 2011]. На фоне отсутствия значимых различий по уровню активности другой эндопротеиназы лизосом, катепсина D, между сельдью из Онежского, Кандалакшского и Двинского заливов обнаружен

избирательный активирующий эффект (почти 7-кратное увеличение активности) для катепсина D в жабрах сельди из Двинского залива. Можно предположить, что ведущим фактором такого специфического влияния может быть загрязнение среды обитания сельди. Из данных, представленных в литературе [Овсепян, 2007; Самохина, 2007], известно, что за счет стоков Сев. Двины в этом заливе происходит 2–3-кратное превышение ПДК нефтепродуктов, повышены концентрации ртути и метана, обнаруживаются бенз(а)пирены и отходы целлюлозно-бумажного производства. Подавление основных функций жабр, в том числе из-за загрязнения среды, в особо тяжелых случаях «...может привести к столь же быстрому вымиранию рыб, как если бы из воды вдруг исчез весь кислород» [Fu et al., 2010]. Обнаруженная в проведенном исследовании сравнительно высокая активность катепсина D, протеиназы лизосом, основной функцией которой является белковая деградация, в жабрах сельди из Двинского залива свидетельствует, скорее всего, о развитии негативных изменений у рыб в ответ на загрязнение среды их обитания. Не исключено, что в последующем, при увеличении антропогенной нагрузки, такой эффект может быть обнаружен и в других органах рыб, прежде всего в печени.

## Заключение

Повышенный уровень активности катепсина В в печени, гонадах, мышцах и жабрах сельди, а также значительное увеличение уровня активности катепсина D в жабрах сельди из Двинского залива свидетельствует об участии лизосомальной системы протеолиза в развитии

ответных реакций рыб на складывающиеся экологические условия в этом заливе. Можно полагать, что среди всей совокупности факторов среды обитания, влияющей на протеолитические процессы в лизосомах исследуемых рыб, основными действующими факторами в Двинском заливе являются его опреснение и высокая степень загрязненности. Эти предположения требуют дальнейших исследований, однако уже сейчас можно определенно говорить, что перечисленные факторы, различающиеся для исследованных заливов Белого моря, оказывают влияние на биохимические процессы в органах населяющей их сельди, включая не только изученный нами лизосомальный протеолиз, но также липидный [Немова и др., 2014] и углеводный [неопубликованные данные] обмен.

Выражаем глубокую благодарность к. б. н. А. В. Семушину (СевПИНРО) за ценные консультации при организации полевой части работ.

Работа выполнялась при финансовой поддержке грантов РФФИ (проект № 14-04-00473) и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН на 2014–2016 гг. «Поисковые фундаментальные научные исследования в интересах развития Арктической зоны Российской Федерации» (проект «Эколого-биохимическая характеристика устойчивости гидробионтов Арктической зоны России в условиях изменения климата», № г. р. 114061940010), а также бюджетной темы № 0221–2014–003 «Биохимические и молекулярно-генетические механизмы развития приспособительных реакций у гидробионтов: экологические аспекты».

## Литература

Бергер В. Я. Продукционный потенциал Белого моря // Исследования фауны морей. СПб.: ЗИН РАН, 2007. Т. 60(68). 292 с.

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

Дин Р. Процессы распада в клетке. М.: Мир, 1980. 120 с.

Долотов Ю. С., Филатов Н. Н., Петров М. П. и др. О характере природных процессов в фазы прилива и отлива в эстуариях Карельского побережья Белого моря // Океанология. 2004. Т. 44, № 5. С. 1–9.

Зеленков В. М., Похилюк В. В., Стасенков В. А. Сельдь // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. СПб.: ЗИН РАН, 1995. Ч. 2. С. 14–28.

Коросов А. В., Горбач В. В. Компьютерная обработка биологических данных. Петрозаводск: ПетрГУ, 2007. 76 с.

Крупнова М. Ю., Ильмаст Н. В., Немова Н. Н. Активность лизосомальных протеиназ в органах щук (*Esox lucius* L.), отловленных из озер с различной антропогенной нагрузкой // Труды Карельского научного центра РАН. 2011. № 3. С. 69–72.

Крупнова М. Ю., Кяйвярайнен Е. И., Борвинская Е. В. и др. Влияние солености и кислотности на активность ферментов осморегуляции и протеолиза молоди стерляди (*Acipenser ruthenus*) // Известия КГТУ. Калининград. 2009. № 15. С. 18–23.

Лайус Д. Л. Популяционная структура беломорской сельди: данные бактериологического анализа // Результаты исследования беломорской сельди. СПб.: ЗИН РАН, 1990. С. 113–125.

Лапин Ю. Е. Сельдь Белого моря как биологическое целое // Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейна. М.: Наука, 1960. С. 5–28.

Лапин Ю. Е., Похилюк В. В. О пространственной динамике поколений беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* Berg // Вопросы ихтиологии. 1993. Т. 33, вып. 3. С. 367–371.

Мишин А. В., Евсеенко С. А., Евдокимов Ю. В. О видовом составе и распределении летнего ихтиопланктона губы Чупа (Кандалакшский залив Белого моря) // Вопросы ихтиологии. 2008. Т. 48, № 6. С. 844–850.

Немова Н. Н., Высоцкая Р. У. Биохимическая индикация состояния рыб. М.: Наука, 2004. 215 с.

Немова Н. Н., Мещерякова О. В., Лысенко Л. А., Фокина Н. Н. Оценка состояния водных организмов по биохимическому статусу // Труды Карельского научного центра РАН. 2014. № 5. С. 18–29.

Овсеян А. Э. Распределение, миграция и трансформация ртути в устьевой области р. Северная Двина: автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Ростов-на-Дону. 2007. 26 с.

Покровский А. А., Тутельян В. А. Изменение ферментов лизосом при белковой недостаточности // Биохимия. 1968. Т. 33, № 4. С. 809–816.

Похилюк В. В. Экология и промысел беломорской сельди: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 1992. 22 с.

Семенова А. В. Генетическая изменчивость малопозвонковых сельдей северо-восточной Атлантики: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 2004. 25 с.

Сидоров В. С. Экологическая биохимия рыб. СПб.: Наука, 1983. 240 с.

Alsop D. H., Kieffer J. D., Wood C. M. The effects of temperature and swimming speed on instantaneous fuel use and nitrogenous waste excretion of the Nile tilapia // *Physiol. Biochem. Zool.* 1999. Vol. 72. P. 474–483.

Aussanasuwannakul A., Kenney P. B., Weber G. M. et al. Effect of sexual maturation on growth, fillet composition, and texture of female rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) on a high nutritional plane // *Aquaculture*. 2011. Vol. 317. P. 79–88.

Bahuaud D., Gaarder M., Veiseth-Kent E., Thomassen M. Fillet texture and protease activities in different families of farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // *Aquaculture*. 2010. Vol. 310. P. 213–220.

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

Bohley P. Intracellular proteolysis // Hydrolytic enzymes. Biomedical division. 1987. P. 307–332.

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

Fu C., Wilson J. M., Rombough P. J., Brauner C. J. Na<sup>+</sup> uptake shifts from the skin to the gills before O<sub>2</sub> uptake in developing rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* // Proc. R. Soc. 2010. B. 277. P. 1553–1560. doi: 10.1098/rspb.2009.1545

Hochachka P. W., Somero G. N. Biochemical adaptation: mechanisms and process in physiological evolution. 2<sup>nd</sup> edition. Oxford University Press, New York. 2002. 466 p.

Lysenko L., Kantserova N., Käiväräinen E. et al. Biochemical markers of pollutant responses in macrozoobenthos from the White Sea: Intracellular proteolysis // Marine Env. Res. 2014. Vol. 96. P. 38–44.

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

Поступила в редакцию 01.04.2016

## References

Berger V. Ja. Produkcionnyj potencial Belogo morja. Issledovaniya fauny morej [Production potential of the White Sea. Study of marine fauna]. St. Petersburg: ZIN RAN, 2007. Vol. 60 (68). 292 p.

Vysockaja R. U., Nemova N. N. Lizosomy i lizosomal'nye fermenty ryb [Fish lysosomes and lysosomal enzymes]. Moscow: Nauka, 2008. 284 p.

Din R. Processy raspada v kletke [Decay processes in cells]. Moscow: Mir, 1980. 120 s.

Dolotov Ju. S., Filatov N. N., Petrov M. P., Platonov A. V., Tolstikov A. V., Shevchenko V. P., Polytova N. V., Filippov A. S., Kutcheva I. P. O karaktere prirodnyh processov v fazy priliva i otliva v jestuarijah Karel'skogo poberezh'ja Belogo morja [On the character of natural processes at high and low tides in the estuaries of the Karelian coast of the White Sea]. *Okeanologija* [Oceanology]. 2004. Vol. 44, no. 5. P. 1–9.

Korosov A. V., Gorbach V. V. Komp'yuternaja obrabotka biologicheskikh dannyh [Computer-aided processing of biological data]. Petrozavodsk: PetrGU, 2007. 76 p.

Krupnova M. Ju., Il'mast N. V., Nemova N. N. Aktivnost' lizosomal'nyh proteinaz v organah shhuk (*Esox lucius* L.), otlovlennyh iz ozer s razlichnoj antropogennoj nagruzkoj [Activity of lysosomal proteinases in organs of pike (*Esox lucius* L.) from lakes with different anthropogenic pressure]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo centra RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2011. No. 3. P. 69–72.

Krupnova M. Ju., Kjavjarjajnen E. I., Borvinskaja E. V., Nemova N. N., Serpunin G. G. Vlijanie solednosti i kisljotnosti na aktivnost' fermentov osmoreguljacji i proteoliza molodi sterljadi (*Acipenser ruthenus*) [Influence of salinity and acidity of environment on activity of osmoregulation and proteolysis enzymes of young fish sterlets (*Acipenser ruthenus*)]. *Izvestija KGTU* [KSTU News]. Kaliningrad. 2009. No. 15. P. 18–23.

Lajus D. L. Populyacionnaya struktura belomorskoj sel'di: dannye bakteriolgicheskogo analiza [Population structure of the White Sea herring: data of karyological analysis]. Rezul'taty issledovaniya belomorskoj sel'di [Results of the research of the White Sea herring]. St. Petersburg: ZIN RAN, 1990. P. 113–125.

Lapin Yu. E. Sel'di Belogo morya kak biologicheskoe celoe [The White Sea herring as a biological entity].

Zakonomernosti dinamiki chislennosti ryb Belogo morya i ego bassejna [Regularities of fish population dynamic in the White Sea and its basin]. Moscow: Nauka, 1960. P. 5–28.

Lapin Yu. E., Pohilyuk V. V. O prostranstvennoj dinamike pokolenij belomorskoj sel'di *Clupea pallasii marisalbi* Berg [Spatial dynamics of generations of the White Sea herring *Clupea pallasii marisalbi* Berg]. *Voprosy ihtologii* [J. Ichthyology]. 1993. Vol. 33, iss. 3. P. 367–371.

Mishin A. V., Evseenko S. A., Evdokimov Ju. V. O vidovom sostave i raspredelenii letnego ihtoplanktona guby Chupa (Kandalakshskij zaliv Belogo morja) [Species composition and distribution of summer ichthyoplankton in Chupa estuary (Kandalaksha Bay of the White Sea)]. *Voprosy ihtologii* [J. Ichthyology]. 2008. Vol. 48, no. 6. P. 844–850.

Nemova N. N., Vysockaja R. U. Biohimicheskaja indikacija sostojanija ryb [Biochemical indication of fish state]. Moscow: Nauka, 2004. 215 p.

Nemova N. N., Meshherjakova O. V., Lysenko L. A., Fokina N. N. Ocenka sostojanija vodnyh organizmov po biohimicheskomu statusu [The assessment of the fitness of aquatic organisms relying on the biochemical status]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo centra RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2014. P. 18–29.

Ovsepjan A. Je. Raspredelenie, migracija i transformacija rtuti v ust'evoj oblasti r. Severnaja Dvina [Mercury distribution, migration and transformation in the estuarine area of the Northern Dvina River]: Summary of PhD (Cand. of Geog.) thesis. Rostov-on-Don. 2007. 26 p.

Pohiljuk V. V. Jekologija i promysel belomorskoj sel'di [Ecology and fisheries of the White Sea herring]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow, 1992. 22 p.

Pokrovskij A. A., Tutel'jan V. A. Izmenenie fermentov lizosom pri belkovoju nedostatochnosti [Changes in lysosomal enzymes under protein deficiency]. *Biohimija* [Biochemistry]. 1968. Vol. 33, no. 4. P. 809–816.

Semyonova A. V. Geneticheskaya izmenchivost' malopozvonkovykh sel'dej severo-vostochnoj Atlantiki [Genetic variability in herring in the North-East Atlantic Ocean]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. MGU. 2004. 25 p.

Sidorov V. S. Jekologicheskaja biohimija ryb [Ecological biochemistry of fish]. St. Petersburg: Nauka, 1983. 240 p.

Zelenkov V. M., Pohiljuk V. V., Stasenkov V. A. Sel'd' [Herring]. Beloe more. Biologicheskie resursy i problemy ih racional'nogo ispol'zovanija [The White Sea. Biological resources and problems of their rational use]. St. Petersburg: ZIN RAN, 1995. Pt. 2. P. 14–28.

Alsop D. H., Kieffer J. D., Wood C. M. The effects of temperature and swimming speed on instantaneous fuel use and nitrogenous waste excretion of the Nile tilapia. *Physiol. Biochem. Zool.* 1999. Vol. 72. P. 474–483.

Aussanasuwannakul A., Kenney P. B., Weber G. M. et al. Effect of sexual maturation on growth, fillet composition, and texture of female rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) on a high nutritional plane. *Aquaculture*. 2011. Vol. 317. P. 79–88.

Bahuud D., Gaarder M., Veiseth-Kent E., Thomassen M. Fillet texture and protease activities in different families of farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture*. 2010. Vol. 310. P. 213–220.

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

Bohley P. Intracellular proteolysis. *Hydrolytic enzymes. Biomedical division*. 1987. P. 307–332.

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

Clarice F., Jonathan M. Wilson, Peter J. Rombough, Colin J. Brauner. Na<sup>+</sup> uptake shifts from the skin to the gills before O<sub>2</sub> uptake in developing rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Proc. R. Soc. B.* Published 13 January 2010. B. 277, 1553–1560. doi: 10.1098/rspb.2009.1545

Hochachka P. W., Somero G. N. Biochemical adaptation: mechanisms and process in physiological evolution, 2<sup>nd</sup> edition. *Oxford University Press*, New York. 2002. 466 p.

Lysenko L., Kantserova N., Käiväräinen E., Krupnova M., Shklyarevich G., and Nemova N. Biochemical markers of pollutant responses in macrozoobenthos from the White Sea: Intracellular proteolysis. *Marine Env. Res.* 2014. Vol. 96. P. 38–44.

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

Received April 1, 2016

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Немова Нина Николаевна

директор, чл.-корр. РАН, д. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: nemova@krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 783615

### Крупнова Марина Юрьевна

старший научный сотрудник лаб. экологической биохимии,  
к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: mukrupnova@rambler.ru  
тел.: (8142) 571879

### Мурзина Светлана Александровна

старший научный сотрудник лаб. экологической биохимии,  
к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: murzina.svetlana@mail.ru  
тел.: (8142) 571879

## CONTRIBUTORS:

### Nemova, Nina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,  
Karelia, Russia  
e-mail: nemova@krc.karelia.ru  
tel.: (8142) 783615

### Krupnova, Marina

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

### Murzina, Svetlana

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



УДК 597.554.3.538

## **ДЕЙСТВИЕ ФЛУКТУАЦИЙ МАГНИТНОГО ПОЛЯ, ИМИТИРУЮЩИХ ГЕОМАГНИТНУЮ АКТИВНОСТЬ, ВО ВРЕМЯ ЭМБРИОГЕНЕЗА НА АМИЛОЛИТИЧЕСКУЮ АКТИВНОСТЬ В КИШЕЧНИКЕ СЕГОЛЕТКОВ ПЛОТВЫ *RUTILUS RUTILUS* (L.)**

**И. Л. Голованова, А. А. Филиппов, Ю. В. Чеботарева,  
Ю. Г. Изюмов, В. В. Крылов**

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН*

Исследованы отдаленные последствия действия флуктуаций магнитного поля, имитирующих главную фазу и начальный период фазы восстановления геомагнитной бури (ИГВФМБ) в диапазоне 0–0,001 Гц, на размерно-массовые показатели и амилолитическую активность в кишечнике сеголетков плотвы *Rutilus rutilus* (L.). Эмбрионы были экспонированы в ИГВФМБ с интенсивностью 100, 300 и 500 нТл в периоды до (1–6 ч после оплодотворения) и после (33–39 ч после оплодотворения) гастрюляции. Контрольная группа находилась в условиях естественного магнитного поля. Длина и масса сеголетков, подвергшихся воздействию ИГВФМБ после гастрюляции, были ниже, а амилолитическая активность и значения константы Михаэлиса ( $K_m$ ) гидролиза крахмала в кишечнике рыб опытных групп были выше, чем у рыб контрольной группы. У рыб опытных групп относительная активность ферментов в зоне температуры жизнедеятельности была выше, а температурный оптимум гидролиза крахмала шире и сдвинут к 40 °С по сравнению с контролем (50 °С). Максимальное влияние на изученные показатели выявлено при действии ИГВФМБ 100 нТл на эмбрионы после гастрюляции. Величина и направленность наблюдаемых эффектов зависели от интенсивности ИГВФМБ и стадии эмбриогенеза, когда проводилась экспозиция.

**Ключевые слова:** рыбы; плотва *Rutilus rutilus*; пищеварение; амилолитическая активность; магнитное поле; эмбриогенез.

**I. L. Golovanova, A. A. Filippov, Yu. V. Chebotareva, Yu. G. Izyumov,  
V. V. Krylov. DIGESTIVE GLYCOSIDASE ACTIVITY IN ROACH *RUTILUS  
RUTILUS* (L.) UNDERYEARLINGS AFTER THE ACTION OF SIMULATIONS  
OF GEOMAGNETIC ACTIVITY ON EMBRYOS**

The delayed consequences of the impact of a simulation of the main phase and the initial period of the recovery phase of a typical geomagnetic storm (SMRGMS) in the range of 0–0.001 Hz on roach (*Rutilus rutilus* (L.)) embryos were studied. The embryos were exposed to SMRGMS with intensities of 100, 300 and 500 nT before (1–6 h post fertilization) and after (33–39 h post fertilization) gastrulation. The control group was under natural magnetic field. The length and weight of underyearlings exposed to SMRGMS after gastrulation were lower compared to the control. The amylolytic activity and the Michaelis constant ( $K_m$ ) of starch hydrolysis in the intestine of fish from experimental groups were higher than in the control group. The relative enzyme activity in vital tem-

peratures was higher and the temperature optimum of starch hydrolysis was wider and shifted to 40 °C in fish from experimental groups as compared with the control (50 °C). Maximum effects were revealed after the exposure of embryos to SMRGMS 100 nT after gastrulation. The magnitude and direction of observed effects depended on the intensity of SMRGMS and time intervals in embryogenesis when the exposures were carried out.

**Key words:** fish, roach *Rutilus rutilus*; digestion; amylolytic activity; magnetic field; embryogenesis.

## Введение

Жизнеспособность отдельных организмов и их сообществ в значительной мере зависит от эффективности питания. Пищеварение, занимающее центральное место в процессах экзотрофии, обеспечивает начальные этапы ассимиляции пищи. Рыбы обладают необходимым набором ферментов для эффективного гидролиза основных компонентов корма, и активность пищеварительных ферментов может меняться при действии природных и антропогенных факторов [Уголев, Кузьмина, 1993; Golovanova et al., 1994, 2013]. Отдаленные последствия действия различных агентов в эмбриональный период представляют особый интерес, поскольку ранний онтогенез является наиболее чувствительной стадией развития организма к действию внешних факторов.

Плотва *Rutilus rutilus* (L.) – широко распространенный вид, по типу питания бентофаг – факультативный фитофаг. Молодь плотвы питается фито- и зоопланктоном, и активность пищеварительных гликозидаз – ферментов, гидролизующих углеводы, в этот период у нее максимальна [Уголев, Кузьмина, 1993]. В настоящее время убедительно доказана высокая чувствительность пищеварительных гидролаз плотвы к действию физических (температура, электромагнитное поле) и химических агентов (медь, хлорофос, нитрозогуанидин) в эмбриональный период [Кузьмина, Таликина, 1998; Голованова, Таликина, 2006; Голованова и др., 2006, 2008, 2013]. В последние годы появились работы по влиянию естественных флуктуаций магнитного поля Земли – магнитных бурь (МБ) – на пищеварительные ферменты рыб [Krylov et al., 2014; Кузьмина и др., 2014, 2015; Голованова и др., 2015]. Установлено, что имитация сильной МБ в период эмбриогенеза впоследствии приводит к изменениям активности, температурных и кинетических характеристик кишечных гликозидаз и их чувствительности к действию тяжелых металлов (Cu, Zn) и органических загрязнителей (гербицид Раундап)

у сеголетков плотвы [Filippov et al., 2014, 2015; Голованова и др., 2015; Филиппов и др., 2015]. Воспроизведение сигналов естественной МБ, а также ее отдельных фаз и частотных диапазонов показало, что значимые биологические эффекты вызывают главным образом медленные изменения геомагнитного поля в диапазоне 0–0,001 Гц во время главной фазы и начальных этапов фазы восстановления МБ [Krylov et al., 2014]. Во время этого эффективного интервала наблюдается максимальный размах флуктуации геомагнитного поля.

Эмбриогенез рыб – это сложный этапный процесс, формирование различных систем и органов происходит в разные временные промежутки развития. Однако сведения об отдаленных последствиях действия флуктуаций магнитного поля, имитирующих естественные процессы, в разные периоды эмбриогенеза на пищеварительную функцию рыб единичны [Голованова и др., 2015]. В указанной работе был использован лишь один сигнал сильной МБ с размахом амплитуды флуктуаций магнитного поля около 300 нТл. Однако интенсивность природных МБ варьирует. Вполне вероятно, что действие разных по интенсивности МБ во время раннего развития будет вызывать разные биологические эффекты.

Цель работы – изучить отдаленные последствия имитации главной фазы и начального периода фазы восстановления геомагнитной бури (ИГВФМБ) с различной интенсивностью во время разных промежутков эмбриогенеза (до и после гастрюляции) на амилолитическую активность, кинетические и температурные характеристики гидролиза крахмала в кишечнике сеголетков плотвы.

## Материалы и методы

Объектом действия ИГВФМБ были эмбрионы плотвы. Половые продукты получены от 4 самок и 8 самцов, отловленных на нерестилище Рыбинского водохранилища (58°30' с. ш., 38°20' в. д.) в мае 2013 г. Осемененную сухим

способом икру (по 2500–3000 экз.) поместили в семь одинаковых кристаллизаторов (диаметр 23 см, высота 7,5 см) с речной водой, которую меняли два раза в день. Средняя температура воды в кристаллизаторах во время экспериментов составила 18 °С. В качестве действующего фактора были использованы шестичасовые сигналы, имитирующие главную фазу и начальные этапы фазы восстановления типичных умеренной, сильной и экстремальной МБ в диапазоне 0–0,001 Гц. В первые три часа воздействия модельных сигналов компоненты геомагнитного поля в результате суперпозиции с генерируемым полем линейно отклонялись от невозмущенного состояния до максимальных значений, в последующие три часа линейно возвращались к невозмущенному состоянию. Шесть часов – это обычная продолжительность главной фазы и начальных этапов фазы восстановления МБ. Максимальное отклонение сигнала по каждой компоненте для сигналов, имитирующих умеренную, сильную и экстремальную бурю, составило соответственно около 100, 300 и 500 нТл. Генерация ИГВФМБ в направлении трех компонент геомагнитного поля происходила в системе из трех пар взаимно ортогональных колец Гельмгольца. Модельные сигналы подавали на систему через цифро-аналоговый преобразователь (LTR-EU-8, ЗАО «Л-кард», Москва). Детальное описание элементов экспериментальной установки дано в работе Крылова с соавторами [Krylov et al., 2014].

В экспериментах исследовано шесть вариантов воздействия. Эмбрионы трех экспериментальных групп были экспонированы в ИГВФМБ с размахом амплитуды колебаний около 100, 300 и 500 нТл в течение первых шести часов развития, то есть до гастрюляции. Эмбрионы из трех других групп были экспонированы в тех же условиях, но в течение 33–39 ч после оплодотворения, то есть после гастрюляции. Эмбрионы из контрольного варианта на протяжении всего эмбриогенеза находились в условиях естественного магнитного поля. Опыты проводили во время спокойной геомагнитной обстановки.

Вылупление предличинок во всех вариантах произошло синхронно. Различия в количестве вылупившихся предличинок между контролем и экспериментальными вариантами были незначительны. После рассасывания желточного мешка по 400 личинок из каждого варианта опыта поместили в пруды с естественной кормовой базой на 4 мес. Смертность плотвы в прудах была минимальна и не зависела от примененного воздействия. Комплексную

оценку отдаленных последствий действия ИГВФМБ на эмбрионы плотвы проводили на основе анализа размерно-массовых показателей, а также амилолитической активности, температурных и кинетических характеристик гидролиза крахмала в кишечнике у 4-месячной молоди.

Для получения ферментативно-активных препаратов рыб обездвигивали, вскрывали брюшную полость, извлекали кишечника и помещали их на ледяную баню. Затем кишечник очищали от жира, освобождали от химуса и промывали охлажденным до 2–4 °С раствором Рингера для холоднокровных животных (110 мМ NaCl; 1,9 мМ KCl; 1,3 мМ CaCl<sub>2</sub>; pH 7,4). Специальным скребком снимали слизистую оболочку с медиальной части кишечника и готовили суммарные гомогенаты (от 30 экз. рыб из каждой группы) при помощи стеклянного гомогенизатора, добавляя охлажденный раствор Рингера в соотношении 1 : 9. Раствор субстрата (картофельный крахмал в концентрации 18 г/л) готовили на таком же растворе Рингера. Инкубацию гомогената и субстрата проводили в течение 30 мин при температуре 20 °С, pH 7,4 при непрерывном перемешивании. При определении температурных и кинетических характеристик гидролиза крахмала был использован более широкий диапазон температуры (0–70 °С) и концентраций субстрата (4,5–72 ммоль/л).

Амилолитическую активность, отражающую суммарную активность ферментов, гидролизующих крахмал, – α-амилазы КФ 3.2.1.1, глюкоамилазы КФ 3.2.1.3 и мальтазы КФ 3.2.1.20, оценивали по приросту гексоз методом Нельсона [Nelson, 1944] в модификации Уголева, Иезуитовой [1969]. Активность ферментов определяли в пяти повторностях с учетом фона (количества конечных продуктов реакции в исходном гомогенате) и выражали в микромолях продуктов реакции, образующихся за 1 мин инкубации в расчете на 1 г влажной массы ткани (мкмоль/(г·мин)). Кинетические характеристики гидролиза крахмала – значения кажущейся константы Михаэлиса (K<sub>m</sub>) и максимальной скорости реакции (V) – определяли графическим методом Лайнуивера–Берка, строя графики зависимости скорости ферментативной реакции от концентрации субстрата в координатах двойных обратных величин. Средние значения K<sub>m</sub> и V рассчитывали на основании данных пяти повторностей.

Статистическую обработку данных проводили общепринятыми методами [Коросов, Горбач, 2010]. Результаты представлены в виде средних значений и их ошибок (M ± m). Все исследуемые показатели протестированы на

Морфометрические и физиолого-биохимические показатели сеголетков плотвы *Rutilus rutilus* контрольной и опытных групп

Показатели	Контроль	Размах флуктуаций магнитного поля, нТл					
		До гастрюляции			После гастрюляции		
		100	300	500	100	300	500
Длина тела, см	7,52 ± 0,05 <sup>a</sup>	7,84 ± 0,06 <sup>a</sup>	7,68 ± 0,09 <sup>a</sup>	7,50 ± 0,07 <sup>a</sup>	6,16 ± 0,06 <sup>b</sup>	6,95 ± 0,06 <sup>b</sup>	7,11 ± 0,05 <sup>b</sup>
Масса тела, г	7,99 ± 0,20 <sup>a</sup>	8,79 ± 0,20 <sup>b</sup>	8,60 ± 0,26 <sup>b</sup>	8,06 ± 0,22 <sup>a</sup>	4,11 ± 0,11 <sup>a</sup>	5,89 ± 0,17 <sup>г</sup>	6,21 ± 0,13 <sup>г</sup>
Амилолитическая активность, мкмоль/г·мин	16,47 ± 0,39 <sup>a</sup>	17,93 ± 0,50 <sup>b</sup>	18,07 ± 0,16 <sup>b</sup>	20,33 ± 0,37 <sup>b</sup>	16,13 ± 0,25 <sup>a</sup>	18,47 ± 0,13 <sup>b</sup>	26,33 ± 0,41 <sup>г</sup>
<i>K<sub>m</sub></i> гидролиза крахмала, г/л	1,38 ± 0,06 <sup>a</sup>	2,18 ± 0,06 <sup>b</sup>	2,41 ± 0,09 <sup>b</sup>	2,33 ± 0,09 <sup>b</sup>	1,47 ± 0,11 <sup>a,в</sup>	2,12 ± 0,07 <sup>b</sup>	1,64 ± 0,09 <sup>b</sup>
<i>V</i> гидролиза крахмала, мкмоль/г·мин	18,35 ± 0,38 <sup>a</sup>	21,06 ± 0,43 <sup>b</sup>	22,43 ± 0,13 <sup>b</sup>	24,99 ± 0,26 <sup>b</sup>	17,12 ± 0,20 <sup>a</sup>	22,04 ± 0,31 <sup>b</sup>	27,04 ± 0,33 <sup>a</sup>

Примечание.  $M \pm m$  – среднее значение показателя и его ошибка; разные индексы указывают на статистически достоверные различия показателей в строке (ANOVA, LSD-test),  $p < 0,05$ .

нормальность распределения (критерий Шапиро–Уилка) и гомогенность (критерий Левена). Значения амилолитической активности были приведены к нормальному распределению путем трансформации Бокса–Кокса [Sakia, 1992]. Достоверность различий показателей у рыб контрольной и экспериментальных групп оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA, LSD-тест,  $p \leq 0,05$ ). Двухфакторный дисперсионный анализ был использован для оценки влияния интенсивности ИГВФМБ и временных интервалов эмбриогенеза на исследуемые характеристики.

## Результаты

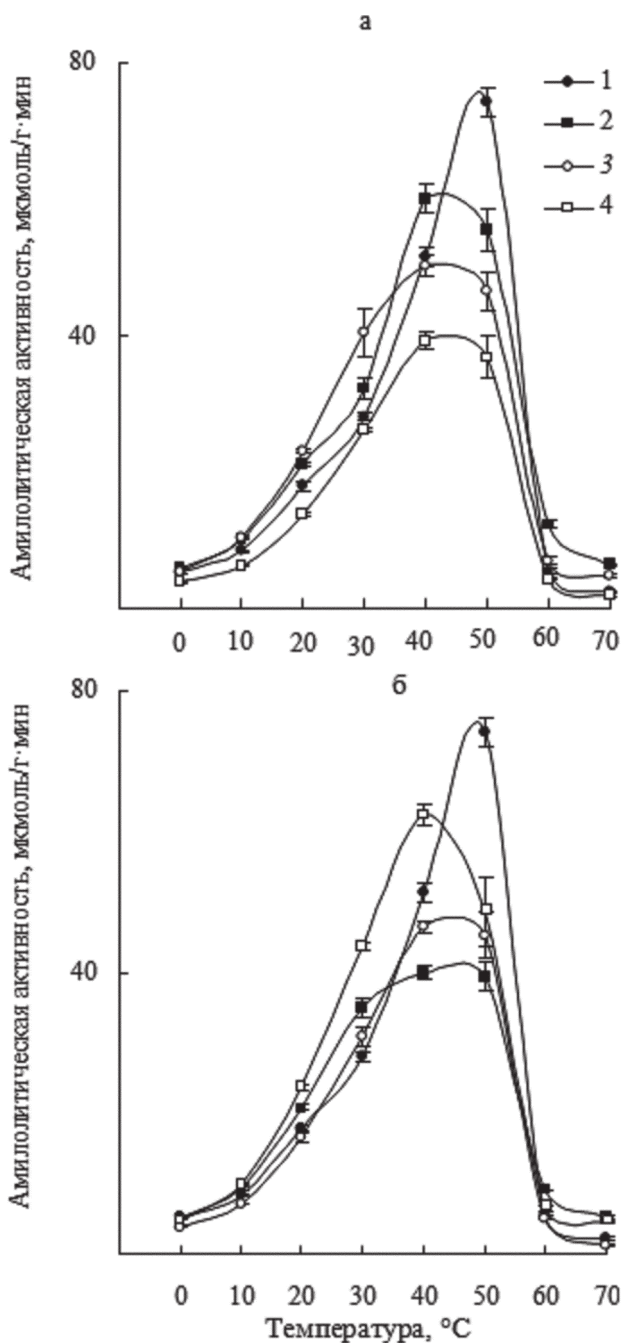
Длина сеголетков, подвергавшихся действию ИГВФМБ до гастрюляции, не изменилась, масса тела в вариантах ИГВФМБ 100 и 300 нТл была выше на 14 и 8 % по сравнению с контролем (табл.). У рыб, подвергавшихся действию ИГВФМБ после гастрюляции, эти характеристики были ниже, чем у контрольных особей. Самые низкие значения показателей отмечены после действия ИГВФМБ 100 нТл: длина тела ниже на 18 %, масса тела – на 49 % по сравнению с контролем.

Уровень амилолитической активности, измеренный при стандартной температуре 20 °С, у сеголетков опытных групп (исключая вариант ИГВФМБ 100 нТл после гастрюляции) был выше по сравнению с контрольной группой (табл.). Наибольшая активность ферментов, превышающая контроль соответственно на 23 и 60 %, отмечена в вариантах ИГВФМБ 500 нТл до и после гастрюляции. Значения *K<sub>m</sub>* гидролиза крахмала были на 58–74 % выше по сравнению с контролем (сродство ферментов к субстрату ниже) после действия всех вариантов

ИГВФМБ на эмбрионы до гастрюляции. Этот показатель был также выше контрольного значения соответственно на 54 и 19 % в вариантах ИГВФМБ 300 и 500 нТл после гастрюляции (табл.). Значения *V* гидролиза крахмала изменялись в соответствии с уровнем ферментативной активности.

Определение амилолитической активности в широком диапазоне температуры инкубации выявило различия в форме кривых температурной зависимости скорости гидролиза крахмала у рыб исследованных групп (рис.). Температурный оптимум гидролиза крахмала у рыб из контрольного варианта был равен 50 °С, амилолитическая активность при этой температуре составляет 74,1 ± 2,1 мкмоль/(г·мин). Во всех экспериментальных вариантах он был более широк и сдвинут к 40 °С. При температуре 40 °С амилолитическая активность равнялась соответственно 60,0 ± 2,1; 50,1 ± 1,6 и 39,2 ± 1,2 мкмоль/(г·мин) в вариантах ИГВФМБ 100, 300 и 500 нТл до гастрюляции и 40,0 ± 0,9; 46,4 ± 0,8 и 62,4 ± 1,6 мкмоль/(г·мин) в вариантах ИГВФМБ 100, 300 и 500 нТл после гастрюляции. Относительная активность гликозидаз при температуре 0, 10 и 20 °С составляла соответственно 7, 11 и 24 % от максимальной активности (при 50 °С) у рыб из контрольной группы и 8–13, 16–24, 35–52 % от максимальной активности у рыб из экспериментальных групп. Наиболее широкий температурный оптимум гидролиза крахмала и наибольшая относительная активность отмечены у сеголетков плотвы из варианта ИГВФМБ 100 нТл в период после гастрюляции.

Дисперсионный анализ выявил достоверные эффекты влияния интенсивности ИГВФМБ во время эмбриогенеза на размеры сеголетков ( $F_{2, 174} = 15,42$ ;  $p < 0,001$ ;  $\eta = 4,88$  %), а также на



Амилолитическая активность (мкмоль/г·мин) в кишечнике сеголетков плотвы в диапазоне температуры инкубации от 0 до 70 °С в контроле (1) и после экспозиции в ИГВФМБ в диапазоне 0–0,001 Гц с размахом флуктуаций 100 нТл (2), 300 нТл (3) и 500 нТл (4) в период (а) до гастрюляции (1–6 ч после оплодотворения), (б) после гастрюляции (33–39 ч с момента оплодотворения)

амилолитическую активность в их кишечнике ( $F_{2,24} = 195,70$ ;  $p < 0,001$ ;  $\eta = 67,05$  %). Обнаруженные эффекты влияния интенсивности ИГВФМБ связаны со снижением длины и массы тела у рыб из вариантов 100 нТл относительно других и увеличением амилолитической активности с повышением интенсивности

ИГВФМБ. Экспонирование эмбрионов во время разных промежутков эмбриогенеза не повлияло на амилолитическую активность у сеголетков ( $F_{1,24} = 0,02$ ;  $p > 0,05$ ), однако сказались на их размерах ( $F_{1,174} = 318,74$ ;  $p < 0,001$ ;  $\eta = 50,44$  %). Это проявилось в снижении размеров сеголетков, экспонированных в различных по интенсивности ИГВФМБ после гастрюляции, по сравнению с вариантами до гастрюляции. Двухфакторный дисперсионный анализ выявил достоверные эффекты влияния взаимодействия факторов (интенсивность ИГВФМБ, в которых экспонировались эмбрионы, и промежутки эмбриогенеза, на которые приходилась экспозиция) на размеры сеголетков ( $F_{2,174} = 54,16$ ;  $p < 0,001$ ;  $\eta = 17,14$  %), а также на амилолитическую активность в их кишечнике ( $F_{2,24} = 74,90$ ;  $p < 0,001$ ;  $\eta = 26,94$  %). В группах, подвергавшихся экспозиции до гастрюляции, размеры рыб уменьшались с увеличением интенсивности ИГВФМБ, в группах, подвергавшихся экспозиции после гастрюляции, наоборот, размеры росли с увеличением интенсивности ИГВФМБ. Амилолитическая активность увеличивалась с ростом интенсивности ИГВФМБ. Однако в группах, подвергавшихся экспозиции после гастрюляции, это увеличение было более интенсивным по сравнению с группами, экспонированными до гастрюляции.

### Обсуждение

Более высокий уровень амилолитической активности и размерно-массовых показателей рыб контрольной группы по сравнению с одновозрастной молодью плотвы из Рыбинского водохранилища [Уголев, Кузьмина, 1993] свидетельствует об удовлетворительной кормовой базе выростных прудов и высокой функциональной активности пищеварительной системы плотвы в конце первого нагульного периода. Поскольку рыбы контрольной и экспериментальных групп в течение 4 мес. находились в разных прудах, на исследованные характеристики могли повлиять и такие неучтенные факторы, как различия в спектре и количестве кормовых объектов. Однако результаты наших многолетних экспериментов показали, что условия в конкретном пруду, по всей видимости, не оказывают значительного влияния на рост сеголетков по сравнению с другими прудами, расположенными на территории экспериментальной прудовой базы ИБВВ «Сунога» [Krylov et al., 2016]. Кроме того, активность гликозидаз в кишечнике молоди плотвы контрольных групп, развивавшихся в разных выростных прудах, на протяжении многих лет была близка [Голованова и др.,

2006; Голованова, Таликина, 2006; Filippov et al., 2014; Голованова и др., 2015].

Закладка органов пищеварительной системы у рыб происходит в эмбриональный период, ее формирование завершается в конце личиночного периода развития. К концу первых суток после оплодотворения зародыши карповых рыб достигают стадии гастрюляции, в течение вторых суток происходит закладка осевых структур и формирование кишечной трубки; в течение третьих и четвертых – дальнейшее разрастание кишечной трубки [Ланге и др., 1975; Попова, 1975]. Флуктуации магнитного поля во время эмбриогенеза рыб могли спровоцировать изменения в формировании и развитии различных структур организма, включая пищеварительную систему, и, как следствие, привести к изменениям размерно-массовых характеристик. Действительно, в экспериментах, проводимых на протяжении ряда лет, установлено значительное снижение стандартной длины и массы тела у сеголетков плотвы после действия переменного синусоидального магнитного поля на эмбрионы [Krylov et al., 2016]. В нашем эксперименте показано снижение морфометрических характеристик сеголетков, подвергшихся ИГВФМБ после гастрюляции по сравнению с контролем. При этом выявлена прямая зависимость между размерами рыб и интенсивностью ИГВФМБ (Spearman  $R = 0,74$ ;  $p < 0,001$ ;  $n = 90$ ), что согласуется с результатами предыдущих работ [Krylov et al., 2016]. В наших предыдущих экспериментах экспозиция эмбрионов плотвы в имитации МБ с размахом амплитуды около 300 нТл с 1-го по 24-й час после оплодотворения вызвала уменьшение длины и массы тела, с 24-го по 48-й час – снижение массы тела сеголетков по сравнению с контрольной группой [Голованова и др., 2015]. Однако в настоящей работе действие ИГВФМБ с интенсивностью 300 нТл на эмбрионы плотвы в течение первых 6 ч после оплодотворения не привело к каким-либо существенным изменениям в размерно-массовых характеристиках. Это несоответствие может быть вызвано различиями в сигналах, используемых для моделирования геомагнитной активности или/и продолжительности воздействия.

Установлено, что магнитные поля могут изменять активность пищеварительных гидролаз в кишечнике рыб [Голованова и др., 2006, 2013, 2015; Кузьмина и др., 2014, 2015; Krylov et al., 2014; Li et al., 2015]. Пребывание карася *Carassius carassius* (L.) в течение 1 ч в комбинированном магнитном поле с параметрами резонанса для ионов Са снижало амилолитическую и протеолитическую активность в кишечнике,

с параметрами резонанса для ионов К приводило к снижению лишь амилолитической активности [Кузьмина и др., 2015]. Пребывание карпа *Cyprinus carpio* (L.) и карася в условиях сильной МБ продолжительностью 20 ч вызвало значительное снижение активности кишечных гликозидаз, особенно у голодных рыб, и слабо влияло на активность протеиназ [Кузьмина и др., 2014]. Также показано, что активность кишечной протеазы у молоди тилляпии *Oreochromis niloticus* (L.) после экспозиции в магнитном поле с частотой 50 Гц и интенсивностью 30, 100, 150 и 200 мкТл в течение 30 дней была ниже по сравнению с контрольной группой [Li et al., 2015]. При этом активность протеазы восстанавливалась спустя 20 дней после прекращения действия магнитного поля. Воздействие магнитного поля (500 Гц, 150 мкТл или 72,5 Гц, 150 мкТл) на плотву во время эмбриогенеза (в течение первых 48 или 60 ч после оплодотворения) приводило к изменениям амилолитической и сахаразной активности в кишечнике сеголетков [Голованова и др., 2006, 2013]. Имитация сильной МБ (0–5 Гц; 300 нТл) во время разных промежутков раннего развития плотвы вызвала разнонаправленные изменения активности гликозидаз (мальтазы, сахаразы, амилолитической активности) и кинетических характеристик гидролиза углеводов у сеголетков [Голованова и др., 2015]. Если воздействие продолжалось в течение 0–24 ч после оплодотворения, амилолитическая активность и активность сахаразы в кишечнике сеголетков снижалась (активность мальтазы повышалась), в течение 24–48 ч – активность всех исследованных гликозидаз и сродства ферментов к субстрату повышалась. Несмотря на отсутствие изменений уровня ферментативной активности у сеголетков после действия имитации сильной МБ на эмбрионы в интервале 48–72 ч после оплодотворения, было выявлено изменение чувствительности гликозидаз к действию ионов  $\text{Cu}^{2+}$ ,  $\text{Zn}^{2+}$  и гербицида Раундап *in vitro* [Филиппов и др., 2015]. Чувствительность ферментов, гидролизующих крахмал, усиливалась в большей мере по сравнению с собственно мембранным ферментом мальтазой. Действие имитации сильной МБ на эмбрионы в отрезок 72–96 ч. после оплодотворения снижало амилолитическую активность и активность мальтазы у сеголетков, однако температурные характеристики гликозидаз у рыб опытной и контрольной групп были сходны [Filippov et al., 2014].

Снижение величины температурного оптимума у рыб опытных групп может рассматриваться как снижение термоустойчивости

ферментов после действия ИГВФМБ в период эмбриогенеза. Однако расширение зоны температурного оптимума, наряду с более высокой относительной амилолитической активностью в зоне физиологических температур, свидетельствует об адаптивных изменениях ферментов, гидролизующих крахмал, у рыб опытных групп. Поскольку амилолитическая активность отражает суммарную активность ферментов, гидролизующих крахмал (панкреатической  $\alpha$ -амилазы и мембранных глюкоамилазы и мальтазы), изменение характеристик гидролиза крахмала у рыб, подвергнутых во время эмбриогенеза действию ИГВФМБ, может быть обусловлено не только изменением свойств ферментов, но и их соотношения.

Результаты дисперсионного анализа подтвердили зависимость эффектов от интенсивности ИГВФМБ и того промежутка в эмбриогенезе, на который приходилось воздействие. Снижение размерно-массовых показателей, более низкий уровень амилолитической активности по сравнению с другими экспериментальными вариантами, а также более широкий температурный оптимум и наибольшая относительная активность ферментов, гидролизующих крахмал, выявлены у сеголетков, экспонированных в ИГВФМБ 100 нТл после гастрюляции. Именно в этот отрезок эмбриогенеза происходит формирование системы пищеварения [Ланге и др., 1975; Попова, 1975], и проявление максимального эффекта было вполне ожидаемым. Вариант ИГВФМБ 100 нТл по своей интенсивности соответствует умеренной МБ. Есть данные о том, что некоторые медико-биологические эффекты более выражены в дни умеренной геомагнитной активности, чем в дни сильных МБ [StoupeI и др., 2004]. Суточная вариация геомагнитного поля рассматривается как вторичный синхронизатор для биологических циркадных ритмов [Weydahl и др., 2001; Krylov et al., 2014]. Амплитуда флуктуаций геомагнитного поля во время умеренных МБ ближе к амплитуде суточной геомагнитной вариации по сравнению с более интенсивными МБ. По этой причине ИГВФМБ 100 нТл, вероятно, чаще воспринималась эмбрионами как изменение суточной геомагнитной вариации, что в свою очередь приводило к несогласованности биологических циркадных ритмов.

## Заключение

Действие ИГВФМБ в диапазоне 0–0,001 Гц с размахом амплитуды 100, 300 и 500 нТл на эмбрионы плотвы в промежутки эмбриогенеза до (1–6 ч после оплодотворения) и после

(33–39 ч после оплодотворения) гастрюляции приводило к изменениям размерно-массовых и физиолого-биохимических показателей сеголетков. Масса и длина тела сеголетков, развившихся из эмбрионов, подвергнутых действию ИГВФМБ после гастрюляции, была ниже по сравнению с контрольной группой. Амилолитическая активность в кишечнике сеголетков опытных групп (исключая вариант ИГВФМБ 100 нТл после гастрюляции) была, как правило, выше, чем в контроле. Температурный оптимум гидролиза крахмала у рыб опытных групп был более широк и сдвинут к 40 °С (у рыб контрольной группы равен 50 °С), относительная активность ферментов в зоне жизнедеятельности была выше по сравнению с контролем. Наиболее низкие размерно-массовые показатели, уровень амилолитической активности, а также более широкий температурный оптимум и наибольшая относительная активность ферментов, гидролизующих крахмал, выявлены у сеголетков, подвергнутых экспозиции ИГВФМБ 100 нТл после гастрюляции. Величина наблюдаемых эффектов и их направленность зависит от интенсивности ИГВФМБ и тех промежутков в эмбриогенезе, на которые пришлось воздействие.

*Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 14–04–31170–мол\_а) и Совета по грантам Президента РФ (проект МК-4737.2016.4).*

## Литература

Голованова И. Л., Изюмов Ю. Г., Чеботарева Ю. В., Таликина М. Г. Отдаленные последствия раздельного и сочетанного влияния хлорофоса и переменного электромагнитного поля в период эмбриогенеза на эффективность гидролиза углеводов у сеголетков плотвы // Токсикологический вестник. 2006. № 5. С. 34–38.

Голованова И. Л., Таликина М. Г. Влияние низких концентраций хлорофоса в период раннего индивидуального развития на пищеварительные карбогидразы сеголетков плотвы *Rutilus rutilus* // Вопр. ихтиологии. 2006. Т. 46, № 3. С. 412–416.

Голованова И. Л., Таликина М. Г., Филиппов А. А. и др. Влияние сверхмалых концентраций N-метил-N'-нитро-N-нитрозогуанидина на ранний онтогенез плотвы *Rutilus rutilus*: Активность карбогидраз и кинетические характеристики гидролиза углеводов в кишечнике сеголетков // Вопр. ихтиологии. 2008. Т. 48, № 2. С. 276–283.

Голованова И. Л., Филиппов А. А., Крылов В. В. и др. Действие магнитного поля и меди на активность гидролитических ферментов у сеголетков плотвы *Rutilus rutilus* // Вопр. ихтиологии. 2013. Т. 53, № 2. С. 227–232.

Голованова И. Л., Филиппов А. А., Чеботарева Ю. В. и др. Влияние флуктуаций магнитного поля, имитирующих магнитную бурю, на активность пищеварительных гликозидаз у сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* // Вопросы ихтиологии. 2015. Т. 54, № 4. С. 476–481.

Коросов А. В., Горбач В. В. Компьютерная обработка биологических данных: метод. пособие. Петрозаводск: ПетрГУ, 2010. 84 с.

Кузьмина В. В., Таликина М. Г. Влияние экстремальных воздействий в период раннего индивидуального развития на пищеварительные гидролазы сеголеток плотвы *Rutilus rutilus* // Вопр. ихтиологии. 1998. Т. 38, № 4. С. 524–529.

Кузьмина В. В., Ушакова Н. В., Крылов В. В. Влияние магнитных полей на активность протеиназ и гликозидаз кишечника карася *Carassius carassius* // Известия РАН. Серия биологическая. 2015. № 1. С. 70–76.

Кузьмина В. В., Ушакова Н. В., Крылов В. В., Петров Д. В. Влияние магнитной бури на активность протеиназ и гликозидаз слизистой оболочки кишечника рыб // Известия РАН. Сер. биологическая. 2014. № 2. С. 161–167.

Ланге Н. О., Дмитриева Е. Н., Исламгазиева Р. Б. Особенности развития жереха *Aspius aspius* (L.) нижнего течения р. Урал // Особенности развития рыб в различных естественных и экспериментальных условиях. М.: Наука, 1975. С. 3–33.

Полова К. С. Некоторые особенности развития красноперки *Scardinius erithroptalmus* L. Самурского озера (Дагестанская АССР) и дельты Волги // Особенности развития рыб в различных естественных и экспериментальных условиях. М.: Наука, 1975. С. 33–55.

Уголев А. М., Иезуитова Н. Н. Определение активности инвертазы и других дисахаридаз // Исследование пищеварительного аппарата у человека. Обзор современных методов. Л.: Наука, 1969. С. 192–196.

Уголев А. М., Кузьмина В. В. Пищеварительные процессы и адаптации у рыб. СПб.: Гидрометеоздат, 1993. 238 с.

Филиппов А. А., Крылов В. В., Голованова И. Л. Влияние флуктуаций локального магнитного поля во время эмбриогенеза на чувствительность пищеварительных гликозидаз сеголеток плотвы к *in vitro* действию меди, цинка и гербицида Раундап // Вестник АГТУ. Серия: Рыбное хозяйство. 2015. № 3. С. 119–125.

Filippov A. A., Aminov A. I., Golovanova I. L. et al. Effect of magnetic storm on the sensitivity of juvenile roach intestinal glycosidase to heavy metals (Cu,

Zn) and the herbicide Roundup // Inland Water Biology. 2015. Vol. 8, no. 4. P. 417–420. doi: 10.1134/S1995082915040070

Filippov A. A., Krylov V. V., Golovanova I. L. Effect of magnetic storms on the temperature characteristics of digestive glycosidase in roach fingerlings // Вестник АГТУ. Серия: Рыбное хозяйство. 2014. No. 2. С. 101–105.

Golovanova I. L., Chuiko G. M., Pavlov D. F. Effects of cadmium, Naphthalene and DDVP on Gut Carbohydrases Activity in Bream (*Abramis brama* L.) and Mozambique Tilapia (*Oreochromis mossambicus* Peters) // Bull. Envir. Contam. Toxicol. 1994. Vol. 52, no. 3. P. 338–345.

Golovanova I. L., Golovanov V. K., Smirnov A. K., Pavlov D. D. Effect of ambient temperature increase on intestinal mucosa amylolytic activity in freshwater fish // Fish Physiol. Biochem. 2013. Vol. 39, no. 6. P. 1497–1504. doi: 10.1007/s10695-013-9803-9

Krylov V. V., Chebotareva Yu. V., Izyumov Yu. G. Delayed consequences of extremely low-frequency magnetic fields and the influence of adverse environmental conditions on roach *Rutilus rutilus* embryos // J. Fish Biol. 2016. doi: 10.1111/jfb.12869

Krylov V. V., Zotov O. D., Klain B. I. et al. An experimental study of the biological effects of geomagnetic disturbances: The impact of a typical geomagnetic storm and its constituents on plants and animals // J. Atmospheric and Solar-Terrestrial Physics. 2014. Vol. 110–111. P. 28–36.

Li Y., Ru B., Miao W. et al. Effects of extremely low frequency alternating-current magnetic fields on the growth performance and digestive enzyme activity of tilapia *Oreochromis niloticus* // Environ. Biol. Fish. 2015. Vol. 98. P. 337–343. doi: 10.1007/s10641-014-0263-6

Nelson N. J. A photometric adaptation of the Somogyi method for the determination of glucose // J. Biol. Chem. 1944. Vol. 153. P. 375–381.

Sakia R. M. The Box-Cox Transformation Technique: A Review // Journal of the Royal Statistical Society. Series D (The Statistician). 1992. Vol. 41, no. 2. P. 169–178.

Stoupele E., Domarkiene S., Radishauskas R. et al. Link between monthly rates of four subtypes of acute myocardial infarction and their corresponding cosmophysical activity parameters // J. Basic Clin. Physiol. Pharmacol. 2004. Vol. 15. P. 175–184.

Weydahl A., Sothorn R. B., Cornelissen G., Wetterberg L. Geomagnetic activity influences the melatonin secretion at latitude 70 N // Biomed. Pharmacother. 2001. Vol. 55. P. 57–62.

Поступила в редакцию 31.03.2016

## References

Filippov A. A., Krylov V. V., Golovanova I. L. Vliyaniye fluktuatsii lokal'nogo magnitnogo polya vo vremya embriogeneza na chuvstvitel'nost' pishchevaritel'nykh glikozidaz segoletok plotvy k *in vitro* deistviyu medi, tsinka i gerbitsida Raundap [Influence of changes of the local magnetic field during embryogenesis on the

sensitivity of roach's digestive glycosidases to heavy metals (copper, zinc) and Roundup herbicide]. *Vestnik AGTU. Seriya: Rybnoe khozyaistvo* [Vestnik ASTU. Series: fishing industry]. 2015. No. 3. P. 119–125.

Golovanova I. L., Izyumov Yu. G., Chebotareva Yu. V., Talikina M. G. Otdalennye posledstviya razdel'nogo



i sochetannogo vliyaniya khlorofosa i peremennogo elektromagnitnogo polya v period embriogeneza na effektivnost' gidroliza uglevodov u segoletkov plotvy [Delayed effects of separate and joined impact of trichlorofon and alternating electromagnetic field on effectiveness of hydrocarbon hydrolysis during embryogenesis in *Rutilus rutilus* (L.)]. *Toksikologicheskii vestnik* [Toxicological Review]. 2006. No. 5. P. 34–38.

Golovanova I. L., Talikina M. G. Vliyanie nizkikh kontsentratsii khlorofosa v period rannego individual'nogo razvitiya na pishchevaritel'nye karbogidrazy segoletkov plotvy *Rutilus rutilus* [On the impact of low concentrations of chlorophos in the period of early ontogenesis on digestive carbohydrases of underyearlings of roach *Rutilus rutilus*]. *Vopr. Ikhtiologii* [Journal of Ichthyology]. 2006. Vol. 46, no. 3. P. 412–416.

Golovanova I. L., Talikina M. G., Filippov A. A. et al. Vliyanie sverkhmalykh kontsentratsii N-metil-N'-nitro-N-nitrozoguanidina na rannii ontogenez plotvy *Rutilus rutilus*: Aktivnost' karbogidraz i kineticheskie kharakteristiki gidroliza uglevodov v kishechnike segoletkov [Effect of ultralow concentrations of N-methyl-N'-nitro-N-nitrosoguanidine upon early development in roach (*Rutilus rutilus*): Intestine carbohydrase activities and kinetic characteristics of carbohydrate hydrolysis in the intestine of underyearlings]. *Vopr. Ikhtiologii* [Journal of Ichthyology]. 2008. Vol. 48, no. 2. P. 276–283.

Golovanova I. L., Filippov A. A., Krylov V. V. et al. Deistvie magnitnogo polya i medi na aktivnost' gidroliticheskikh fermentov u segoletok plotvy *Rutilus rutilus* [Effect of magnetic field and copper upon activity of hydrolytic enzymes in roach (*Rutilus rutilus*) underyearling]. *Vopr. Ikhtiologii* [Journal of Ichthyology]. 2013. Vol. 53, no. 2. P. 227–232.

Golovanova I. L., Filippov A. A., Chebotareva Yu. V. et al. Vliyanie fluktuatsii magnitnogo polya, imitiruyushchikh magnitnyu buriu, na aktivnost' pishchevaritel'nykh glikozidaz u segoletok plotvy *Rutilus rutilus* [Impact of simulated geomagnetic storm on activity of digestive glycosidases in roach *Rutilus rutilus* underyearlings]. *Voprosy ikhtiologii* [Journal of Ichthyology]. 2015. Vol. 54, no. 4. P. 476–481.

Korosov A. V., Gorbach V. V. Komp'yuternaya obrabotka biologicheskikh dannyykh: metod. Posobie [Computer-aided processing of biological data: manual]. Petrozavodsk: PetrGU, 2010. 84 p.

Kuz'mina V. V., Talikina M. G. Vliyanie ekstremal'nykh vozdeistvii v period rannego individual'nogo razvitiya na pishchevaritel'nye gidrolazy segoletok plotvy *Rutilus rutilus* [Extreme effects on digestive hydrolases during early individual development in fingerlings of roach *Rutilus rutilus*]. *Vopr. Ikhtiologii* [Journal of Ichthyology]. 1998. Vol. 38, no. 4. P. 524–529.

Kuz'mina V. V., Ushakova N. V., Krylov V. V. Vliyanie magnitnykh polei na aktivnost' proteinaz i glikozidaz kishechnika karasya *Carassius carassius* [The effect of magnetic fields on the activity of proteinases and glycosidases in the intestine of the crucian carp *Carassius carassius*]. *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya* [Biology Bulletin]. 2015. No. 1. P. 70–76.

Kuz'mina V. V., Ushakova N. V., Krylov V. V., Petrov D. V. Vliyanie magnitnoi buri na aktivnost' proteinaz i glikozidaz slizistoi obolochki kishechnika ryb [The effects

of geomagnetic storms on proteinase and glycosidase activities in fish intestinal mucosa]. *Izvestiya RAN. Ser. Biologicheskaya* [Biology Bulletin]. 2014. No. 2. P. 161–167.

Lange N. O., Dmitrieva E. N., Islamgaziya R. B. Osobennosti razvitiya zhrekha *Aspius aspius* (L.) nizhnego techeniya r. Ural [Peculiarities of *Aspius aspius* (L.) ontogeny in downstream of the Ural River]. Osobennosti razvitiya ryb v razlichnykh estestvennykh i eksperimental'nykh usloviyakh [Peculiarities of fish ontogeny under different natural and experimental conditions]. Moscow: Nauka, 1975. P. 3–33.

Popova K. S. Nekotorye osobennosti razvitiya krasnoperki *Scardinius erythrophthalmus* L. Samurskogo ozera (Dagestanskaya ASSR) i del'ty Volgi [Some features of *Scardinius erythrophthalmus* L. ontogeny in Samurskoe Lake (Dagestan ASSR) and the Volga River delta]. Osobennosti razvitiya ryb v razlichnykh estestvennykh i eksperimental'nykh usloviyakh [Peculiarities of fish ontogeny under different natural and experimental conditions]. Moscow: Nauka, 1975. P. 33–55.

Ugolev A. M., Iezuitova N. N. Opredelenie aktivnosti invertazy i drugikh disakharidaz [Determination of the activity of invertase and other disaccharidases]. Issledovanie pishchevaritel'nogo apparata u cheloveka. Obzor sovremennykh metodov [Study of digestive tract of humans: a review of modern methods]. Leningrad: Nauka, 1969. P. 192–196.

Ugolev A. M., Kuz'mina V. V. Pishchevaritel'nye protsessy i adaptatsii u ryb [Digestive processes and adaptations in fish]. St. Petersburg: Gidrometeoizdat, 1993. 238 p.

Filippov A. A., Aminov A. I., Golovanova I. L. et al. Effect of magnetic storm on the sensitivity of juvenile roach intestinal glycosidase to heavy metals (Cu, Zn) and the herbicide Roundup. *Inland Water Biology*. 2015. Vol. 8, no. 4. P. 417–420. doi: 10.1134/S1995082915040070

Filippov A. A., Krylov V. V., Golovanova I. L. Effect of magnetic storms on the temperature characteristics of digestive glycosidase in roach fingerlings // Вестник АГТУ. Серия: Рыбное хозяйство. 2014. No. 2. С. 101–105.

Golovanova I. L., Chuiko G. M., Pavlov D. F. Effects of cadmium, Naphthalene and DDVP on Gut Carbohydrases Activity in Bream (*Abramis brama* L.) and Mozambique Tilapia (*Oreochromis mossambicus* Peters). *Bull. Envir. Contam. Toxicol.* 1994. Vol. 52, no. 3. P. 338–345.

Golovanova I. L., Golovanov V. K., Smirnov A. K., Pavlov D. D. Effect of ambient temperature increase on intestinal mucosa amylolytic activity in freshwater fish. *Fish Physiol. Biochem.* 2013. Vol. 39, no. 6. P. 1497–1504. doi: 10.1007/s10695-013-9803-9

Krylov V. V., Chebotareva Yu. V., Izyumov Yu. G. Delayed consequences of extremely low-frequency magnetic fields and the influence of adverse environmental conditions on roach *Rutilus rutilus* embryos. *J. Fish Biol.* 2016. doi: 10.1111/jfb.12869

Krylov V. V., Zotov O. D., Klain B. I. et al. An experimental study of the biological effects of geomagnetic disturbances: The impact of a typical geomagnetic storm and its constituents on plants and animals. *J. Atmospheric and Solar-Terrestrial Physics*. 2014. Vol. 110–111. P. 28–36.

Li Y., Ru B., Miao W. et al. Effects of extremely low frequency alternating-current magnetic fields on the growth performance and digestive enzyme activity of tilapia *Oreochromis niloticus*. *Environ. Biol. Fish.* 2015. Vol. 98. P. 337–343. doi: 10.1007/s10641-014-0263-6

Nelson N. J. A photometric adaptation of the Somogyi method for the determination of glucose. *J. Biol. Chem.* 1944. Vol. 153. P. 375–381.

Sakia R. M. The Box-Cox Transformation Technique: A Review. *Journal of the Royal Statistical Society. Series D (The Statistician)* 1992. Vol. 41, no. 2. P. 169–178.

Stoupele E., Domarkiene S., Radishauskas R. et al. Link between monthly rates of four subtypes of acute myocardial infarction and their corresponding cosmophysical activity parameters. *J. Basic Clin. Physiol. Pharmacol.* 2004. Vol. 15. P. 175–184.

Weydahl A., Sothorn R. B., Cornelissen G., Wetterberg L. Geomagnetic activity influences the melatonin secretion at latitude 70 N. *Biomed. Pharmacother.* 2001. Vol. 55. P. 57–62.

Received March 31, 2016

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Голованова Ирина Леонидовна

главный научный сотрудник, д. б. н.  
Институт биологии внутренних вод РАН  
Борок, Ярославская обл.,  
Некоузский р-н, Россия, 152742  
эл. почта: golovanova5353@mail.ru  
тел.: (485) 4724484

### Филиппов Андрей Андреевич

старший научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии внутренних вод РАН  
Борок, Ярославская обл.,  
Некоузский р-н, Россия, 152742  
эл. почта: andron@ibiw.yaroslavl.ru  
тел.: (485) 4724526

### Чеботарева Юлия Владимировна

старший научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии внутренних вод РАН  
Борок, Ярославская обл.,  
Некоузский р-н, Россия, 152742  
эл. почта: julia@ibiw.yaroslavl.ru  
тел.: (485) 4724214

### Изюмов Юрий Глебович

заведующий лабораторией популяционной биологии  
и генетики, к. б. н.  
Институт биологии внутренних вод РАН  
Борок, Ярославская обл.,  
Некоузский р-н, Россия, 152742  
эл. почта: izum@ibiw.yaroslavl.ru  
тел.: (485) 4724214

### Крылов Вячеслав Владимирович

ведущий научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии внутренних вод РАН  
Борок, Ярославская обл.,  
Некоузский р-н, Россия, 152742  
эл. почта: kryloff@ibiw.yaroslavl.ru  
тел.: (485) 4724214

## CONTRIBUTORS:

### Golovanova, Irina

I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters  
Russian Academy of Sciences  
152742 Borok, Yaroslavl Region, Russia  
e-mail: golovanova5353@mail.ru  
tel.: (485) 4724484

### Filippov, Andrey

I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters  
Russian Academy of Sciences  
152742 Borok, Yaroslavl Region, Russia  
e-mail: andron@ibiw.yaroslavl.ru  
tel.: (485) 4724526

### Chebotareva, Yulia

I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters,  
Russian Academy of Sciences  
152742 Borok, Yaroslavl Region, Russia  
e-mail: julia@ibiw.yaroslavl.ru  
tel.: (485) 4724214

### Izyumov, Yuri

I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters,  
Russian Academy of Sciences  
152742 Borok, Yaroslavl Region, Russia  
e-mail: izum@ibiw.yaroslavl.ru  
tel.: (485) 4724214

### Krylov, Viacheslav

I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters,  
Russian Academy of Sciences  
152742 Borok, Yaroslavl Region, Russia  
e-mail: kryloff@ibiw.yaroslavl.ru  
tel.: (485) 4724214

УДК 639.041.2: 597.552.51 (282.247.213/.218)

## **ИСПЫТАНИЕ ГНЕЗД-ИНКУБАТОРОВ ИКРЫ КУМЖИ (*SALMO TRUTTA* L.) ДВУХЪЯРУСНОЙ КОНСТРУКЦИИ В РЕКЕ УЛМОСЕНЬОКИ (БАССЕЙН ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА)**

**М. А. Ручьев<sup>1</sup>, Д. А. Ефремов<sup>1</sup>, М. А. Скоробогатов<sup>2</sup>, А. Е. Веселов<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> Институт биологии Карельского научного центра РАН

<sup>2</sup> Тверской государственный технический университет

Представлен результат внезаводского метода воспроизводства кумжи (*Salmo trutta* L.), испытанный в р. Улмосеньоки (бассейн Ладожского озера). Использованы специально сконструированные гнезда-инкубаторы, устанавливаемые на дно порогового участка реки. Каждое устройство представляет собой обтекаемую уплощенную емкость, внутри которой в два яруса размещены инкубационные пластины с лунками для икры. В дне устройства имеется водозаборник, обеспечивающий постоянное поступление свежей воды к икре, сбоку вмонтированы патрубки для расселения личинок. Гнездо позволяет инкубировать в течение зимы оплодотворенную икру кумжи и весной получать жизнестойких личинок, самостоятельно расселяющихся в пороге реки. В ходе испытания были выявлены как преимущества (повышенная емкость для инкубируемой икры), так и конструктивные недостатки – слабая проточность нижней инкубационной пластины, что затруднило выход личинок. В целом эффективность выклева личинок составила 92–95 %. Выход личинок в реку не превысил 70 %. При небольшой доработке устройство можно использовать для восстановления численности кумжи в небольших реках, где заводское воспроизводство по разным причинам невыгодно.

**Ключевые слова:** внезаводской метод инкубации; икра кумжи; двухъярусные гнезда-инкубаторы; технологии инкубации.

### **M. A. Ruch'ev, D. A. Efremov, M. A. Skorobogatov, A. E. Veselov. TRIALS OF TWO-LEVEL NESTS FOR INCUBATION OF BROWN TROUT (*SALMO TRUTTA* L.) EGGS IN THE ULMOSENJOKI RIVER (LAKE LADOGA CATCHMENT)**

The outcome of a trial application of a non-hatchery method for the reproduction of brown trout, *Salmo trutta* L., in the Ulmosenjoki River (Lake Ladoga catchment) is presented. Specially designed incubation nests were planted on the bottom of a rapid section of the river. Each device is a streamlined flattened vessel with two layers of incubation plates with egg slots inside it. There is a water inlet in the bottom of the device to secure continuous supply of fresh water to the eggs; short tubes through which larvae can leave the nest are situated laterally. The nest allows for incubating impregnated brown trout eggs through the winter, yielding in spring viable larvae, which will then disperse around the rapid. The trials revealed both advantages (increased capacity for the incubated eggs) and structural shortcomings (poor flow at the lower incubation plate, hindering the exit of larvae). Overall, the nest's hatching yield was 92–95 %, but no more than 70 % of the larvae exited the nest. Given a minor upgrade, the device can be used for restoration of

brown trout stock in small rivers, where hatchery-based reproduction is for various reasons impractical.

**Key words:** non-hatchery method of incubation; brown trout eggs; two-level incubation nests; incubation technologies.

## Введение

Перспективным направлением по интенсивному зарыблению рек молодью лососевых рыб считается разработка устройств и технологий, позволяющих инкубировать икру рыб в реках. Эти устройства, или гнезда-инкубаторы, с заложенной в них искусственно оплодотворенной икрой размещают на порогах и перекатах. По окончании зимнего инкубационного периода из гнезд-инкубаторов происходит самостоятельное расселение жизнестойких личинок, которые в дальнейшем ведут характерный для дикой молоди образ жизни, их рост и развитие происходит на естественной кормовой базе [Donaghy, Verspoor, 2000; Лупандин и др., 2005; Dumas, Marty, 2006; Веселов и др., 2007, 2011; Pander et al., 2009; Павлов и др., 2014].

Доставку икры к зарыбляемым порогам и перекатам рек можно осуществлять осенью, в течение 5–6 дней после ее оплодотворения на рыбопункте, либо весной в марте, до начала ледохода, когда икра, выдержанная в заводских инкубаторах, достигает стадии развития «глазок». Это определило выделение двух технологий, различающихся по продолжительности инкубации, – длинноцикловой (октябрь – конец мая) и короткоцикловой (март – конец мая). Обе технологии, как и конструкции гнезд-инкубаторов, разработанные ранее нами и другими

авторами, были апробированы на икре атлантического лосося (*Salmo salar* L.) и некоторых дальневосточных видов – горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.)) и кеты (*Oncorhynchus keta* (Walb.)) [Павлов и др., 2014; Федорова, 2015]. Вместе с тем кумжа (*Salmo trutta* L.), воспроизводящаяся в притоках Ладожского и Онежского озер и занесенная в Красную книгу РФ (2001), представляет не меньший интерес в плане использования внезаводского метода инкубации для увеличения ее численности. Связано это с тем, что проходная и жилая формы кумжи нерестятся преимущественно в малых притоках, где заводское воспроизводство по экономическим причинам невозможно.

Цель работы – провести испытания двухъярусных конструкций гнезд-инкубаторов повышенной вместимости с заложенной в них икрой кумжи на стадии развития «глазок», получить жизнестойких личинок, способных самостоятельно расселиться в пороге реки, выявить и устранить возможные конструктивные недостатки устройств.

## Материалы и методы

Испытания гнезд-инкубаторов двухъярусной конструкции проводили в р. Улмосенйоки (бассейн Янисъярви и Ладожского озера, 61°54'16.17" с. ш., 31°04'28.61" в. д.) по

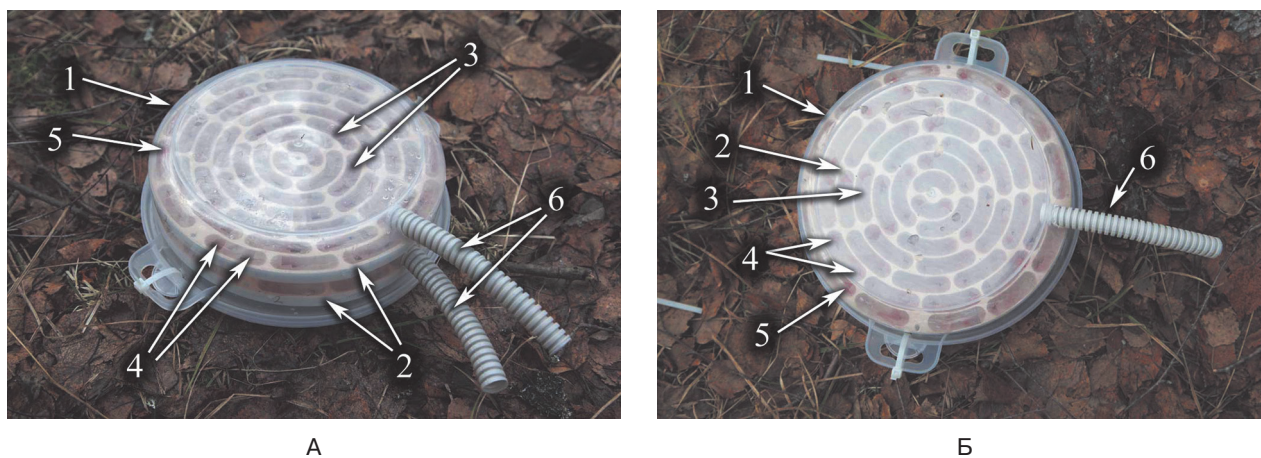
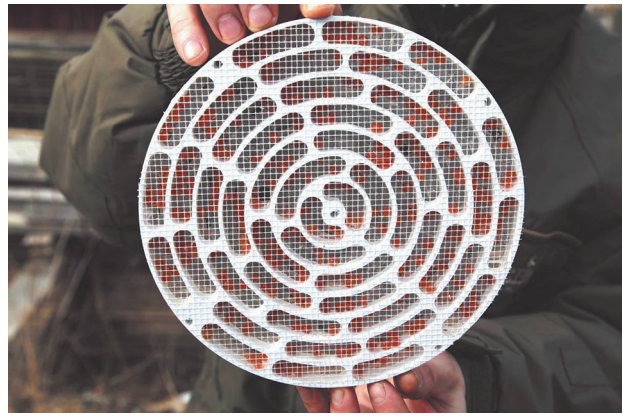


Рис. 1. Внешний вид собранных двухъярусных гнезд-инкубаторов с двумя (А) и одним (Б) выходными патрубками:

1 – корпус устройства, 2 – верхняя и нижняя инкубационная пластина, 3 – овальная лунка, 4 – покровная мембрана с двумя прорезями, 5 – икра в лунке, 6 – выходной патрубок



А



Б

Рис. 2. Инкубационная пластина с заложенной икрой в овальных лунках со стороны мембраны (А) и со стороны защитной сетки (Б)

короткоциклового технологии. Инкубаторы устанавливали на галечный грунт на предпороговом участке с поверхностной скоростью течения 0,5 м/с и глубиной 0,65 м. 2 апреля 2015 г. на частной форелевой ферме «Суйстамо» была получена икра кумжи на стадии развития «глазок». На этой стадии эмбрионы не чувствительны к встряске и их можно транспортировать к реке. Икра была заложена в двухъярусные гнезда-инкубаторы, имеющие конструктивные отличия от предыдущих испытанных нами устройств [Веселов и др., 2007, 2011]. Отличия заключаются в том, что в корпусе устройства закрепляются две инкубационные пластины, расположенные одна над другой, и в каждую из них закладывается в два раза больше икринок – по 300 шт. Увеличенное количество икры обеспечено за счет продолговатых лунок на 5–7 икринок и оптимизации их расположения в инкубационной пластине. В собранное гнездо помещается до 600 икринок. Принцип работы гнезд основан на промывании икры в лунках струйками воды с низкой скоростью течения. Естественно очищенная подрусловая вода поступает из донного водозаборника. Всего было установлено пять устройств. В четырех гнездах для каждой инкубационной пластины имеется свой выходной патрубок и своя накопительная камера (рис. 1, А). Расселение личинок из них происходит так же, как и в прежних конструкциях, через выходные патрубки. В пятом гнезде устроен лишь один выходной патрубок, который должен обеспечить выход личинок сразу из двух инкубационных пластин наружу (рис. 1, Б). Здесь вылупившиеся и поднявшиеся на плав личинки из нижней пластины, как предполагается, должны проплыть через верхнюю пластину (для этого имеется сквозное овальное отверстие) и далее собраться

в верхней накопительной камере вместе с личинками из верхней инкубационной пластины. Пластины отличались по количеству прорезей в покровной мембране, которой закрывалась сверху каждая лунка. На двух из них имелось по две прорези, на трех – по три. Снизу лунки закрыты защитной сеткой, предотвращающей выпадение эмбрионов. Выклюнувшиеся и окрепшие за счет постепенного использования желточного мешка личинки открывали лепестки мембраны и оказывались в одной из накопительных камер. Здесь происходило их дальнейшее развитие до завершения эндогенного питания. В конце этого периода увеличивается двигательная активность личинок, и они выплывают из устройства через патрубок наружу, где расселяются в придонном межгалечном пространстве дна реки и переходят на экзогенное питание.

### Результаты и обсуждение

Пять гнезд-инкубаторов двухъярусной конструкции с заложенной икрой кумжи на стадии развития «глазок» были установлены 2 апреля 2015 г. перед порогом в р. Улмосенйоки (рис. 2). Температура воды была 0,2 °С.

Контрольная проверка устройств проведена 5 июня, когда температура воды достигла 14,5 °С. Во всех пяти гнездах-инкубаторах были обнаружены личинки кумжи.

В четырех гнездах-инкубаторах с двумя выходными патрубками в каждой накопительной камере верхнего яруса найдено от 5 до 11 экз. жизнеспособных личинок кумжи, полученных от 300 заложённых икринок (рис. 3, А). Остальные личинки уже покинули гнезда через выходной патрубок. Здесь же в лунках инкубационной пластины обнаружены погибшие икринки в количестве 1–6 шт. В нижнем ярусе конструкций



А



Б

Рис. 3. Оставшиеся в верхней накопительной камере несколько личинок кумжи (показаны стрелками) после выхода их основного количества в реку (А) и погибшие личинки из нижней накопительной камеры, которые не смогли самостоятельно выйти через патрубок (Б)

с двумя выходными патрубками выключилось более 90 % эмбрионов, однако около половины из них не смогли найти выходной патрубок и погибли. Эти личинки были найдены в накопительной камере с почти рассосавшимися желточными мешками (рис. 3, Б).

В одном гнезде-инкубаторе с одним общим выходным патрубком, расположенным в верхней части накопительной камеры, также успешно была проинкубирована икра. Погибших икринок в лунках верхней пластины было всего 5 шт., а не успевших выйти наружу личинок – 8 экз. Однако в лунках нижней инкубационной пластины погибло до 50 не выклюнувшихся эмбрионов. Около 250 личинок в нижней инкубационной пластине не смогли подняться в верхнюю накопительную камеру и также погибли.

Как положительный результат отметим, что во всех пяти гнездах-инкубаторах получены личинки кумжи. Однако их самостоятельный выход наружу из нижних накопительных камер был затруднен или невозможен. В лунках осталось больше погибших эмбрионов, чем в верхней пластине. В этом случае необходимо усилить проточность нижней инкубационной пластины и накопительной камеры, а также увеличить диаметр нижнего выходного патрубка с 10 до 15 мм. Следует сбалансировать проточность верхней и нижней инкубационной пластины.

В ходе испытания выявлены и другие конструктивные недостатки гнезд-инкубаторов. Например, было затруднительно дозировать в продолговатую лунку точное количество икры (5 или 7 шт.). Между верхней и нижней инкубационными пластинами должны быть стойки, которые позволят ровно и быстро собрать два яруса конструкции после загрузки икры.

По-видимому, необходимо использовать затенение устройства, т. к. без него ускоряется созревание личинок и может быть преждевременный (до появления естественной кормовой базы) выход их наружу.

К преимуществам испытанной конструкции гнезда-инкубатора относится большая вместительность – до 600 икринок (по 300 шт. на одну пластину); увеличение скорости загрузки икры, что особенно важно для максимального сокращения времени контакта икры с воздухом и избегания температурного шока при разнице ее значений в воде и воздухе; загружать икру через три прорези в одной мембране предпочтительнее, чем через одну или две, т. к. это влияет на равномерное заполнение вытянутой лунки икрой.

Испытания двухъярусных гнезд-инкубаторов в р. Улмосенйоки проводили по короткоцикло-вой технологии [Павлов и др., 2014]. В данном случае она была предпочтительна, т. к. икру до стадии «глазок» выдерживали на расположенной рядом ферме «Суйстамо» (оз. Янисъярви, залив Улмалаhti), ведущей работу по поддержанию маточного стада ладожской кумжи. На ферме регулярно проводили изъятие погибших эмбрионов, и в результате в устройства были загружены жизнеспособные эмбрионы. Эта технология незаменима при зарыблении труднодоступных рек и притоков, доставку икры на которые осуществляют с использованием снегоходов. Гнезда-инкубаторы устанавливают в пропиленные во льду майны или промоины на выбранные еще осенью площадки, на которых не происходит «перепаживания» грунта при весеннем ледоходе.

Ранее короткоцикловая технология была успешно апробирована нами в 2008 и 2011 годах

на реках Суна и Лижма (бассейн Онежского озера), где выход личинок пресноводного лосося составил 95–97 % [Веселов и др., 2011, 2013]. В эксперименте учитывали, что наиболее критичный период инкубации икры связан с переходом зимней межени в паводковый режим, когда поступающая внутрь вода может существенно насыщаться губительными для эмбрионов взвесями детрита, ила или минеральными частицами [Казаков, 1982]. Однако в нашем случае частицами ила плотно покрывалась мембрана в нижней инкубационной пластине, но это не мешало выходу личинок кумжи. В связи с этим необходимо увеличить размеры поддона – нижней части устройства, где будут скапливаться частицы ила и песка.

Разработанные нами устройства с одним или двумя ярусами ориентированы в основном на одиночный способ установки – без крепления на единой раме. Испытания в реках показали, что они устойчивы к паводкам, т. к. находятся между возвышающимися валунами, и удобны для использования в порогах рек с неровным рельефом дна. Обычно их выставляют по 15–50 шт. на небольшом участке порога, площадь которого варьирует от 1,5 до 6 м<sup>2</sup> [Веселов и др., 2013; Федорова и др., 2015].

В местах установки гнезд скорость течения у поверхности воды должна быть в пределах 0,6–0,9 м/с, а глубина составлять 0,6–0,9 м. Такие показатели типичны для естественных нерестовых участков кумжи и лосося. При колебании уровня воды в реке это позволяет избежать обсыхания или промерзания гнезд в зимнюю межень [Смирнов, 1979; Tonina, Buffington, 2009].

Конструкции гнезд-инкубаторов могут быть ориентированы на русловое или подрусловое водное питание, что определяется чистотой воды в реке в межень и в паводок. В первом случае вода в устройства поступает непосредственно из речного потока, и тогда обычно используются сменные фильтры [Brenner, Schneider, 2005], а во втором – из подруслового потока в галечном грунте с глубины 7–12 см, как в естественных нерестовых гнездах лососевых рыб [Павлов и др., 2014]. В этом случае за счет естественной фильтрации воды в грунте поступление взвеси внутрь устройства резко снижено.

В устройствах, разрабатываемых для рек, где нет устойчивого ледового покрова, например, для умеренного климата европейских стран, чаще всего используют русловой тип питания. В этом случае внутрь инкубаторов, установленных в реках, попадают губительные для эмбрионов частицы ила или детрита,

поэтому их необходимо периодически обслуживать, заменяя фильтры и удаляя погибших личинок [Brenner, Schneider, 2005]. В условиях сурового климата Северо-Запада России обслуживаемые устройства непригодны, т. к. невозможно их поднимать в период ледостава. В связи с этим, а также по причине снижения трудозатрат, предпочтительнее использование необслуживаемых устройств, запитанных на естественно очищенном подрусловом потоке [Лупандин и др., 2005; Веселов и др., 2011, 2013; Федорова и др., 2015].

Наш опыт показывает, что при использовании оцинкованной стали или медных труб и соединений в инкубационных устройствах выживаемость эмбрионов не превышает 15–25 %, а в некоторых случаях (р. Умба, 2005 г., использована оцинкованная сталь) наблюдается стопроцентная гибель. Материал изготовления гнезд-инкубаторов должен быть биоинертным. Например, подходит пищевой пластик – полиэтилентерфталат (PET) и экологически чистая нержавеющая пищевая сталь 18/10 (12x18H10T). Пластиковые конструкции значительно дешевле металлических, однако они требуют наличия грузового пояса, обеспечивающего придавливание к грунту. Гнезда из обоих материалов пригодны для многократного использования.

В настоящее время нами разрабатываются конструкции гнезд-инкубаторов, в которых для создания благоприятных гидравлических условий используется подрусловый поток, поступающий из придонного или выносного водозаборника. Предпочтительно, если устройства с донным водозабором частично заглублены в грунт. Выносной водозаборник закапывается полностью на глубину 10–20 см впереди инкубатора, соединенного с ним гофрированной трубкой. Проведенные испытания на реках Лососинка, Суна, Лижма (бассейн Онежского озера), Умба, Индера (бассейн Белого моря) показали перспективность данного направления. В результате был предложен ряд новых устройств, на которые получены патенты РФ [Павлов и др., 2010а, б, 2013, 2014 и др.]. В каждом последующем гнезде использовались удачные элементы от предыдущих инкубаторов. В результате в конструкции с выносным водозаборником эффективность инкубируемой икры достигала 94–97 %, а с придонным водозаборником – до 98 %. В первом устройстве для прикрытия икры в лунках использовалась покровная галька [Веселов и др., 2013], а во втором – специальная лепестковая мембрана. Такого типа лепестковая мембрана была использована и в двухъярусных конструкциях на

р. Улмосенйоки. Оба способа покрытия икры позволили сохранить ее и эмбрионы в лунках до выхода личинок, обеспечивая постоянную проточность – доставку кислорода и вынос метаболитов [Павлов и др., 2014]. В каждый из испытываемых инкубаторов закладывалось от 96 до 130 икринок, что оптимально при быстрой загрузке икры, препятствующей ее обсыханию или обморожению (при температуре ниже нуля) перед установкой на дно реки.

Вместе с тем результат искусственной инкубации икры, как лосося, так и кумжи, в естественных условиях остается в значительной степени зависим от выбора конкретной реки. Опыт показывает, что реки, зарегулированные олиготрофными водоемами, предпочтительнее, т. к. вода в них чище даже в период паводка и пик гидрографа, сглаживаемый озерами, не создает поток разрушительной силы, размывающий дно на нерестово-выростных участках. В озерно-речных системах в весенний период чаще всего не происходит перепахивания дна льдом и разрушения гнезд-инкубаторов.

## Заключение

Проведенные испытания показали, что гнезда-инкубаторы с ярусным расположением инкубационных пластин и лунками на 5–7 икринок значительно эффективнее по емкости закладываемой икры, чем одноярусные устройства. Покровная мембрана с прорезями, приклеенная к продолговатым лункам, также хорошо сработала – личинки раскрывали лепестки и оказывались в верхней накопительной камере, откуда они после рассасывания желточного мешка свободно расселялись в реку. В целом эффективность выклева личинок составила 92–95 %, однако выход их из гнезд не превышал 70 %.

Недостатком конструкции следует признать выходной патрубков нижнего яруса – его расположение снижало проточность и затрудняло расселение личинок. По-видимому, следует увеличить диаметр нижнего выходного патрубка и проточность нижней инкубационной пластины за счет большего поступления воды в водозаборник и частичного перераспределения ее внутри устройства, например, с помощью пластины-отбойника.

Таким образом, результаты испытаний позволяют рекомендовать для внезаводского воспроизводства кумжи гнезда-инкубаторы обтекаемой уплощенной формы. Предпочтительно, чтобы они были диаметром 15–30 см и высотой не более 7–9 см. Этим

обеспечивается простота установки инкубаторов, их сохранность при ледоходе, защита и устойчивость на неровном дне в паводки.

Использование подруслового водного питания позволяет в течение всего периода инкубации омыwać икринки естественно очищенным потоком и сделать конструкции необслуживаемыми. Как показали испытания на реках Индера, Пистойоки, Суна, Лижма, Лососинка и Улмосенйоки, именно такое водное питание, а также расположение икринок в индивидуальных или групповых лунках с покровной галькой или мембраной гарантируют высокий процент (более 9 %) выклева и выхода в естественную среду личинок лососевых рыб [Веселов и др., 2011, 2013; Павлов и др., 2014]. В дальнейшем следует продолжить поиск оптимальной системы конструкции водозаборника подруслового потока. Необходимо провести гидравлические испытания устройств в лаборатории с целью усовершенствования внутренней схемы проточности устройства, разработать методы быстрой загрузки икры в гнезда-инкубаторы, а также способы их установки на речное дно без применения специальных средств крепления и водолазного снаряжения.

Гнезда-инкубаторы планируется использовать при восстановлении численности популяций и воссоздании стад лосося и кумжи в реках с критически низким количеством производителей или с утраченными популяциями.

*Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда № 14–24–00102.*

*Авторы выражают благодарность директору фермы «Суйстамо» Д. А. Ручьеву за предоставление икры кумжи для проведения экспериментов.*

## Литература

Веселов А. Е., Аликов Л. В., Скоробогатов М. А. и др. Искусственная инкубация икры атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в естественных условиях // Труды КарНЦ РАН. Петрозаводск, 2007. Вып. 11. С. 14–19.

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

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



Казаков Р. В. Биологические основы разведения атлантического лосося. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982. 144 с.

Леман В. Н., Кляшторин Л. Б. Оценка состояния нерестилищ тихоокеанских лососей // Методические указания. М.: ВНИРО, 1987. 28 с.

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

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

Павлов Д. С., Веселов А. Е., Скоробогатов М. А., Волков Б. А. Устройство для инкубации икры лососевых рыб в естественных условиях // Патент на полезную модель № 110229. Бюл. от 2011. 2010б. 2 с.

Павлов Д. С., Веселов А. Е., Скоробогатов М. А. и др. Устройство для инкубации икры и получения личинок лососевых рыб в естественных условиях // Патент на полезную модель № 127587. Бюл. № 13 от 2013. 2013. 4 с.

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

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

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

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

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

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

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

Tonina D., Buffington J. M. A three-dimensional model for analyzing the effects of salmon redds on hyporheic exchange and egg pocket habitat // Can. J. Fish Aquat. Sci. 2009. No. 66. P. 2157–2173. doi: 19.1139/F09-146

Поступила в редакцию 30.03.2016

## References

Fedorova L. K., Veselov A. E., Efremov D. A., Skorobogatov M. A., Madudin A. I. Vnezavodskoy metod vosstanovleniya populyatsiy kak podhod k sohraneniuyu biologicheskogo raznoobraziya tihookeanskih lososey [Off-site method of population restoration as an approach to conserving the biological diversity of the Pacific salmon]. Sovremennyye problemy issledovaniya bioraznoobraziya rastitelnykh i zhivotnykh soobschestv i puti ih sohraneniya. Sb. materialov mezhdunar. nauch.-prakticheskoy konf. (14–17 oktyabrya 2014) [Modern problems of studying biodiversity of plant and animal communities and their conservation: Proc. intern. sci.-pract. conf. (October 14–17, 2014)]. Yuzhno-Sahalinsk: SahGU, 2015. P. 90–96.

Kazakov R. V. Biologicheskie osnovy razvedeniya atlanticheskogo lososya [Biological bases of cultivation of Atlantic salmon]. Moscow: Legkaya i pischevaya promishlennost, 1982. 144 p.

Leman V. N., Klyashtorin L. B. Otsenka sostoyaniya nerestilish tihookeanskih lososey [Assessment of the state of spawning grounds of the Pacific salmon]. Metodicheskie ukazaniya [Methodical recommendations]. Moscow: VNIRO, 1987. 28 p.

Lupandin A. I., Pavlov D. S., Veselov A. E., Kalyuzhin S. M. Iskusstvennoe vosproizvodstvo atlanticheskogo lososya (*Salmo salar*) v estestvennykh usloviyakh [Artificial reproduction of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) under natural conditions]. Fundamentalnyie osnovy

upravleniya biologicheskimi resursami [Basic grounds of biological resources management]. Moscow: KMK, 2005. P. 434–445.

Pavlov D. S., Skorobogatov M. A., Veselov A. E., Kalyuzhin S. M., Volkov B. A. Ustroystvo dlya inkubatsii ikryi v estestvennykh usloviyakh [The device for fish eggs incubation under natural conditions]. Patent for useful model No. 99688. Bull. No. 33 from 2010. 2010a. 4 p.

Pavlov D. S., Veselov A. E., Skorobogatov M. A., Volkov B. A. Ustroystvo dlya inkubatsii ikryi lososevyyh ryib v estestvennykh usloviyakh [The device for incubation of salmon eggs under natural conditions]. Patent for useful model No. 110229. Bull. from 2011. 2010b. 2 p.

Pavlov D. S., Veselov A. E., Skorobogatov M. A., Volkov B. A., Efremov D. A. Ustroystvo dlya inkubatsii ikryi i polucheniya lichinok lososevyyh ryib v estestvennykh usloviyakh [The device for the incubation of fish eggs and obtaining larvae of salmonoids under natural conditions]. Patent for useful model No. 127587. Bull. No. 13 from 2013. 2013. 4 p.

Pavlov D. S., Veselov A. E., Skorobogatov M. A., Efremov D. A. Patent RU 147950. Poleznaya model “Ustroystvo dlya inkubatsii ikryi lososevyyh ryib v rekah” [Useful model “The device for the incubation of salmon eggs in rivers”]. Published 20.11.2014. Bull. No. 32. 4 p.

Smirnov Yu. A. Presnovodnyiy losos (ekologiya, vosproizvodstvo, ispolzovanie) [Landlocked salmon

(ecology, reproduction, management)]. Leningrad: Nauka, 1979. 156 p.

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

Veselov A. E., Pavlov D. S., Skorobogatov M. A., Efremov D. A., Belyakova E. N., Potapov K. Yu. Opyit iskusstvennoy inkubatsii ikryi atlanticheskogo lososya (*Salmo salar* L.) v r. Sune (basseyn Onezhskogo ozera) [An experience of artificially incubating Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) eggs in the Suna river (Lake Onega basin)]. *Trudy KarNTs RAN [Trans. KarRC RAS]*. Petrozavodsk, 2011. Vol. 3. P. 28–38.

Veselov A. E., Pavlov D. S., Skorobogatov M. A., Efremov D. A., Nagirnyak G. A., Ruchev M. A. Rezultaty ispytaniy novoy konstruktssii gnezda-inkubatora lososevoy ikryi v rechnykh usloviyakh [Results of trials of a new design of the salmon eggs incubation redd in fluvial settings]. *Trudy KarNTs RAN [Trans. KarRC RAS]*. Petrozavodsk, 2013. No. 3. P. 179–184.

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

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

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

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

Tonina D., Buffington J. M. A three-dimensional model for analyzing the effects of salmon redds on hyporheic exchange and egg pocket habitat. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 2009. No. 66. P. 2157–2173. doi: 19.1139/F09-146

Received March 30, 2016

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Ручьев Михаил Андреевич

аспирант  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: karel.medved@yandex.ru  
тел.: +79214571845

### Ефремов Денис Александрович

научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: denisefremov@list.ru  
тел.: +79114103105

### Скоробогатов Михаил Александрович

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

### Веселов Алексей Елпидифорович

главный научный сотрудник, д. б. н., профессор  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: veselov@krc.karelia.ru  
тел.: +79114093805

## CONTRIBUTORS:

### Ruch'ev, Mikhail

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: karel.medved@yandex.ru  
tel.: +79214571845

### Efremov, Denis

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: denisefremov@list.ru  
tel.: +79114103105

### Skorobogatov, Mikhail

Tver State Technical University  
22 Afanasi Nikitin emb., Tver, Russia  
e-mail: skorobogatov1@rambler.ru  
tel.: +79109366948

### Veselov, Alexey

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: veselov@krc.karelia.ru  
tel.: +79114093805

УДК 577.125:597.553.2:591.3

## **ВЛИЯНИЕ ЛИПИДНОГО И ЖИРНОКИСЛОТНОГО СТАТУСА НА ПРОЦЕССЫ ПЕРВИЧНОГО РАССЕЛЕНИЯ И ФОРМИРОВАНИЯ ФЕНОТИПИЧЕСКИХ ГРУПП СЕГОЛЕТОК АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ *SALMO SALAR* L.**

**З. А. Нефедова, С. А. Мурзина, С. Н. Пеккоева,  
А. Е. Веселов, Н. Н. Немова**

*Институт биологии Карельского научного центра РАН*

Проведено сравнительное исследование показателей липидного обмена у сеголеток лосося, оставшихся после выклева около нерестовых гнезд в прибрежье главного русла реки Варзуги (у порогов-перекатов) и мигрировавших в притоки Ареньга, Пятка и Фалалей. Выбор местообитания сеголетками лосося после выклева и расселения сказывается на количественных характеристиках липидов и жирных кислот и обеспечивается адаптационными системами организма, включающими вариации соотношений их отдельных классов в физиологических пределах. Выявленные биохимические различия между мигрировавшими в притоки и оставшимися в прибрежье сеголетками лосося могут являться основой для формирования в последующем развитии (в возрасте 1+, 2+) устойчивой дифференциации рыб на группы с разным липидным статусом и размерно-весовыми показателями. Такая дифференциация молоди атлантического лосося на стадии сеголеток (0+) может являться началом внутривидовой разнокачественности и влиять в дальнейшем на жизненную стратегию рыб.

**К л ю ч е в ы е с л о в а:** липиды; жирные кислоты; сеголетки; атлантический лосось; река Варзуга.

**Z. A. Nefedova, S. A. Murzina, S. N. Pekkoeva, A. E. Veselov,  
N. N. Nemova. THE EFFECT OF THE LIPID AND FATTY ACID STATUS OF ATLANTIC SALMON, *SALMO SALAR* L., FINGERLINGS ON THEIR PRIMARY DISPERSAL AND FORMATION OF PHENOTYPIC GROUPS**

A comparative study of the lipid metabolism in Atlantic salmon fingerlings staying after hatching near their spawning redds along the banks of the Varzuga River main channel (at rapids and riffles) and those who had migrated to tributaries – the Arenga, the Pjatka and the Falaley. The choice of habitats by fingerlings after hatching and dispersal affects the quantitative characteristics of lipids and fatty acids, and is supported by the organism's adaptive systems, including variations in the ratios of individual lipid and fatty acid classes within physiological limits. Fingerlings from the Pjatka had higher length-weight values, the energy/structural lipids ratio (TAG+ECHOL/PL+CHOL), and the ratio of essential fatty acids 18:3 $\omega$ -3/18:2 $\omega$ -6 as compared to fish from other studied biotopes. The combination of ecological and trophic conditions (temperature, water flow rate, depth, riverbed particle size composition and fouling, species composition and amount of food items, and their availability) in the Pjatka are more favorable for the growth and develop-

ment of fingerlings. The identified biochemical differences between the fingerlings that had migrated to the tributaries and those remaining along the main channel banks may be the basis for the formation of steady fish differentiation into groups with different lipid status and length-weight indices during further development (in fish aged 1+ and 2+). This differentiation in 0+ Atlantic salmon can be considered as a start of intrapopulation heterogeneity, affecting further choices on the fish life strategy.

**Key words:** lipids; fatty acids; fingerlings; Atlantic salmon; the Varzuga River.

## Введение

Река Варзуга является одним из самых больших нерестово-выростных водоемов на Кольском полуострове, в котором воспроизводится крупнейшая в России популяция атлантического лосося. Часть сеголеток (возраста 0+) лосося одной генерации (имеющих общее происхождение) после выклева в июне остается недалеко от нерестовых гнезд в прибрежье главного русла р. Варзуга (в порогах-перекатах устья), а другая часть мигрирует в притоки Пятка, Фалалей и Ареньга. Эти притоки различаются по гидрологическому режиму, температуре, трофике и, как правило, обладают лучшими условиями для развития молоди по сравнению с главным руслом и тем самым расширяют область обитания рыб [Шустов, 1995]. Заселение сеголетками малых притоков и прибрежья р. Варзуга происходит в первой половине июня после завершения паводка и подъема температуры воды выше 10 °С [Веселов, Калюжин, 2001]. Образуются фенотипические группы, достоверно различающиеся к концу лета размерами и массой. Ранее было высказано предположение о том, что наличие фенотипических групп именно у сеголеток лосося, по-видимому, играет значительную роль в дальнейшей дифференциации молоди, и эта стадия развития может рассматриваться как одна из ключевых [Павлов и др., 2008].

Процессы детерминированности миграционного поведения молоди лососевых рыб определяются различными механизмами, в том числе биохимическими, которые позволяют выявить адаптационный клеточный метаболизм, позволяющий выбрать стратегию поведения и развития молоди. Важную роль в развитии биохимических адаптаций выполняют липиды, обеспечивающие структурные и энергетические преобразования в клетке, направленные на поддержание необходимого гомеостаза организма. Учитывая вышесказанное, в данной работе провели сравнительное исследование липидного статуса сеголеток (0+) атлантического лосося, расселившегося после выхода из нерестовых гнезд основного русла р. Варзуга в разные притоки.

## Материалы и методы

Следует отметить, что в притоках Фалалей и Пятка (ширина русла 3–5 и 4,5–6,0 м соответственно) нет условий для зимовки молоди, и она в конце лета возвращается на зимовку в главное русло реки Варзуги. Приток Ареньга значительно крупнее (ширина русла 15–20 м), и гидрологические условия позволяют молоди оставаться в нем на зимовку. В главном русле скорость потока на местах обитания в среднем составляла 0,7 м/с, в притоках 0,9 м/с. В притоках разница дневных и ночных температур (осцилляция) составляла 5–7 °С, а в главном русле – 3–5 °С [Веселов, Калюжин, 2001] (табл. 1).

Отлов сеголеток лосося осуществляли в июне и июле, после завершения их расселения из нерестовых гнезд, в главном русле р. Варзуга и ее притоках Пятка, Фалалей, Ареньга. Гнезда располагались в главном русле, часть мальков из них расселялась в устье притоков (рис.), а другая – в прибрежные участки главного русла. Мальков отлавливали с помощью аппарата электролова для научных исследований FA-2 производства Норвегии, затем для снятия последствий кратковременного электрошока выдерживали их в течение суток в русловых садках.

Мальков взвешивали, измеряли их длину и отдельно фиксировали 98%-м этанолом. Липидный статус оценивали по содержанию общих липидов (ОЛ), фосфолипидов (ФЛ), триацилглицеринов (ТАГ), холестерина (ХС), эфиров холестерина (ЭХС), фосфолипидов (ФЛ), а также жирных кислот (ЖК) общих липидов. Методы количественного анализа липидов и жирных кислот, а также статистическая обработка данных описаны в опубликованных ранее работах [Нефедова и др., 2007; Мурзина и др., 2009]. Работа проведена на базе лаборатории экологической биохимии с использованием оборудования ЦКП ИО ИБ КарНЦ РАН.

## Результаты и обсуждение

Проведено сравнительное исследование показателей липидного обмена у сеголеток лосося, мигрировавших в июне из нерестовых

Таблица 1. Характеристика биотопов и размерно-весовые показатели сеголеток атлантического лосося (*Salmo salar* L.)

Показатели	Места отлова сеголеток лосося					
	Ареньга		Пятка		Фалалей	
	приток	русло	приток	русло	приток	русло
Дата, месяц, год	02.07.2003		27.07.2004		26.06.2003	
Тип биотопа	порог	порог-перекат	порог	порог-перекат	порог	порог-перекат
Ширина, м	15–17	230–250	4,5–6,0	110	1,8–3,5	150–160
Глубина, м	0,20–0,45	0,30–0,65	0,15–0,45	0,30–0,60	0,15–0,35	0,35–0,60
Скорость течения, м/с	0,6–0,8	0,7–1,1	0,8–1,1	0,5–0,7	0,7–0,9	0,5–0,7
Тип грунта, %*	П5/Г25/ <b>ВМ50</b> /ВС15/ВК5 (мелкогалунный)	П5/Г35/ <b>ВМ35</b> /ВС20/ВК5 (галечно-мелкогалунный)	П5/Г25/ <b>ВМ45</b> /ВС20/ВК5 (мелкогалунный)	П5/Г45/ВМ35/ВС10/ВК5 (галечный)	П5/Г55/ВМ35/ВС25 (галечный)	П5/Г35/ <b>ВМ45</b> /ВС15/ВК5 (мелкогалунный)
Температура воды, °С	17,3	17,9	16,5	17,3	16,2	17,5
Обрастание грунта	слабое (мох фонтиналис)	сильное (макрофиты)	слабое (мох фонтиналис)	сильное (нитчатые зеленые водоросли)	нет	сильное (макрофиты)
Длина рыб, см	2,82 ± 0,27	2,53 ± 0,17	3,03 ± 0,20	3,00 ± 0,20	2,21 ± 0,11	2,28 ± 0,03
Масса рыб, г	0,24 ± 0,03	0,19 ± 0,03	0,63 ± 0,03	0,43 ± 0,03	0,19 ± 0,08	0,26 ± 0,05

Примечание. \* П – песок, Г – галька (0,5–5 см), ВМ – валун мелкий (6–10 см), ВС – валун средний (11–25 см), ВК – валун крупный (26–70 см).

гнезд в главном русле р. Варзуга в притоки Ареньга, Пятка и Фалалей и оставшихся после выклева около нерестовых гнезд в прибрежье главного русла реки Варзуги (у одноименных порогов-перекатов Ареньга, Пятка и Фалалей).

Сеголетки из притока Ареньга отличались от таковых из прибрежного биотопа пониженным уровнем общих липидов, в том числе ТАГ и ФЛ, однако повышенной у них была доля ЭХС и ХС, показателей соотношений ХС/ФЛ и суммы запасных липидов к структурным ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС. Различия статистически достоверны (табл. 2). Прибрежные мальки по сравнению с таковыми из притока имели более высокий уровень эссенциальных 18:2 $\omega$ -6 и 18:3 $\omega$ -3 кислот, но пониженный – 22:6 $\omega$ -3 кислоты и показатель 18:3 $\omega$ -3/18:2 $\omega$ -6. Несмотря на то что прибрежные мальки отличались более высоким уровнем общих липидов (за счет ФЛ и ТАГ) и эссенциальных 18:2 $\omega$ -6, 18:3 $\omega$ -3 кислот, показатели соотношений ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС и 18:3 $\omega$ -3/18:2 $\omega$ -6 были выше у сеголеток из притока Ареньга, что коррелировало с повышенными размерно-весовыми характеристиками исследуемой молодежи (табл. 1, 2).

Сеголетки, мигрировавшие из главного русла реки в приток Пятка, достоверно не отличались уровнем общих липидов от таковых, оставшихся в прибрежье, однако уровень

запасных ТАГ был достоверно выше у особей из притока, а доля ФЛ преобладала у мальков из прибрежья. При этом показатели соотношений ХС/ФЛ и ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС были выше у молодежи из притока Пятка по сравнению с прибрежными особями (табл. 2). Более высокие показатели соотношений у сеголеток из притока коррелировали с их большими размерно-весовыми характеристиками по сравнению с молодежью из прибрежья. Были отмечены вариации в уровне эссенциальных ЖК у особей из разных биотопов: у прибрежных сеголеток по сравнению с таковыми из притока доля  $\omega$ -6 ПНЖК (за счет 18:2 $\omega$ -6, 20:4 $\omega$ -6 кислот) была выше; сеголетки из притока отличались повышенным уровнем суммы  $\omega$ -3 ПНЖК за счет 18:3 $\omega$ -3 и 20:5 $\omega$ -3 кислот, а также показателя 18:3 $\omega$ -3/18:2 $\omega$ -6 (табл. 2). Сеголетки из притока Пятка по сравнению с таковыми из других биотопов отличались повышенным содержанием незаменимой 18:3 $\omega$ -3 кислоты и показателем 18:3 $\omega$ -3/18:2 $\omega$ -6 ЖК. В исследованиях Ю. А. Шустова с сотрудниками [2012] было отмечено максимальное потребление молодежью лосося личинок хирономид (*Chironomids*) по сравнению с другими видами беспозвоночных в притоке Пятка. Показано [Descroix et al., 2010], что в личинках хирономид содержание 18:3 $\omega$ -3 кислоты составляло до 17,12 % от суммы ЖК. Таким образом, сеголетки (0+),

Таблица 2. Содержание липидных (% сухой массы) и жирнокислотных компонентов (% суммы ЖК) у сеголеток (0+) атлантического лосося *Salmo salar* L. из разных биотопов р. Варзуга

Липиды и жирные кислоты	Места отлова сеголеток лосося					
	Ареньга		Пятка		Фалалей	
	приток	прибрежье главного русла	приток	прибрежье главного русла	приток	прибрежье главного русла
ОЛ	9,94 ± 0,26	10,69 ± 0,40*	13,59 ± 0,60	14,52 ± 0,70	17,39 ± 2,50	9,09 ± 2,10*
ФЛ	4,59 ± 0,20	5,32 ± 0,21*	4,39 ± 0,80	6,67 ± 0,90*	5,11 ± 1,10	1,96 ± 0,17*
ТАГ	1,69 ± 0,13	2,02 ± 0,16*	5,09 ± 0,80	3,25 ± 0,70*	6,12 ± 1,20	3,55 ± 0,80*
ХС	3,21 ± 0,20	3,15 ± 0,19*	3,36 ± 0,30	3,87 ± 0,40	5,67 ± 1,00	3,05 ± 0,70*
ЭХС	0,46 ± 0,05	0,22 ± 0,03*	0,74 ± 0,10	0,73 ± 0,20	0,51 ± 0,10	0,53 ± 0,08
ХС/ФЛ	0,70	0,60*	0,76	0,58*	1,11	1,56
ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС	0,28	0,27	0,75	0,38*	0,62	0,81
18:2ω-6	3,60 ± 0,60	5,01 ± 1,3*	5,62 ± 0,8	7,00 ± 0,40*	1,52 ± 0,20	3,12 ± 0,50*
20:4ω-6	0,20 ± 0,10	0,21 ± 0,10	1,73 ± 0,5	2,11 ± 0,70	1,32 ± 0,20	3,01 ± 0,40*
18:3ω-3	2,20 ± 0,50	2,70 ± 0,9*	9,21 ± 0,8	7,92 ± 0,60*	0,71 ± 0,10	2,91 ± 0,20*
22:6ω-3	13,30 ± 1,90	11,90 ± 1,6*	7,61 ± 1,2	8,93 ± 1,50	24,91 ± 3,50	20,6 ± 3,80
18:3ω-3/18:2ω-6	0,61	0,57	1,58	1,13	0,46	0,94

Примечание. Значения представлены в виде  $M \pm m$ . ОЛ – общие липиды, ФЛ – фосфолипиды, ТАГ – триацилглицерины, ХС – холестерин, ЭХС – эфиры холестерина; \*различия достоверны ( $p \leq 0,05$ ) между сеголетками в притоках и сеголетками из прибрежья р. Варзуга.

мигрировавшие в приток Пятка, отличались от таковых, оставшихся в прибрежье главного русла реки Варзуги, повышенными уровнем запасных ТАГ, показателями соотношений ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС, 18:3ω-3/18:2ω-6 и более высокими размерно-весовыми характеристиками (табл. 1, 2).

Сеголетки из притока Фалалей отличались от прибрежной молодежи более высоким содержанием общих липидов за счет запасных ТАГ, структурных ФЛ и ХС. Однако показатели соотношений ХС/ФЛ, а также ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС были выше у сеголеток из прибрежья. При этом более высокие показатели соотношения у последних коррелируют с их повышенными размерно-весовыми характеристиками (табл. 1). Прибрежные мальки по сравнению с таковыми из притока имели также более высокий уровень эссенциальных линолевой 18:2ω-6, линоленовой 18:3ω-3 кислот и повышенный показатель соотношения 18:3ω-3/18:2ω-6. При этом содержание докозагексаеновой 22:6ω-3 кислоты – продукта метаболизма 18:3ω-3 кислоты было выше у мальков из притока Фалалей по сравнению с прибрежными, так же как и суммы ПНЖК семейства ω-3 (42,0 и 37,8 % от суммы ЖК соответственно). Прибрежные сеголетки (0+) по сравнению с таковыми из притока Фалалей отличались повышенным уровнем эссенциальных 18:2ω-6 и 18:3ω-3, более высокими показателями соотношений 18:3ω-3/18:2ω-6, ХС/ФЛ, ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС и размерно-весовыми характеристиками (табл. 1, 2).

Таким образом, у сеголеток, мигрировавших после выклева в притоки Фалалей, Ареньга и Пятка, по сравнению с таковыми, оставшимися около нерестовых гнезд в прибрежье (у одноименных порогов-перекатов) русла реки Варзуги, было установлено более высокое содержание запасных липидов (ТАГ – у особей из притоков Фалалей и Пятка, ЭХС – у особей из притока Ареньга). При этом показатель соотношения суммы запасных липидов к структурным (ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС) был выше у сеголеток из притоков (Ареньга и Пятка) по сравнению с прибрежными, причем наибольшие различия (в два раза) установлены у молодежи из биотопов приток Пятка и прибрежье. Исключение составили мальки из прибрежного биотопа у порога-переката Фалалей, у которых показатель ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС был значительно выше по сравнению с таковыми из притока Фалалей. Известно, что особое значение имеет не столько абсолютное содержание отдельных липидных и ЖК классов, сколько сохранение стабильности в количественных соотношениях между ними [Карагезян, 1972; Сергеева, Варфоломеева, 2006]. Причины количественных различий липидов, в том числе ЖК, у одновозрастной молодежи лосося из разных мест обитания (приток и русло) связаны, возможно, с разными условиями питания (видовым составом, доступностью корма), неодинаковой тратой энергии при разных скоростях течения в притоках и русле. При этом личинки, мигрирующие после выклева в притоки, плывут против течения,

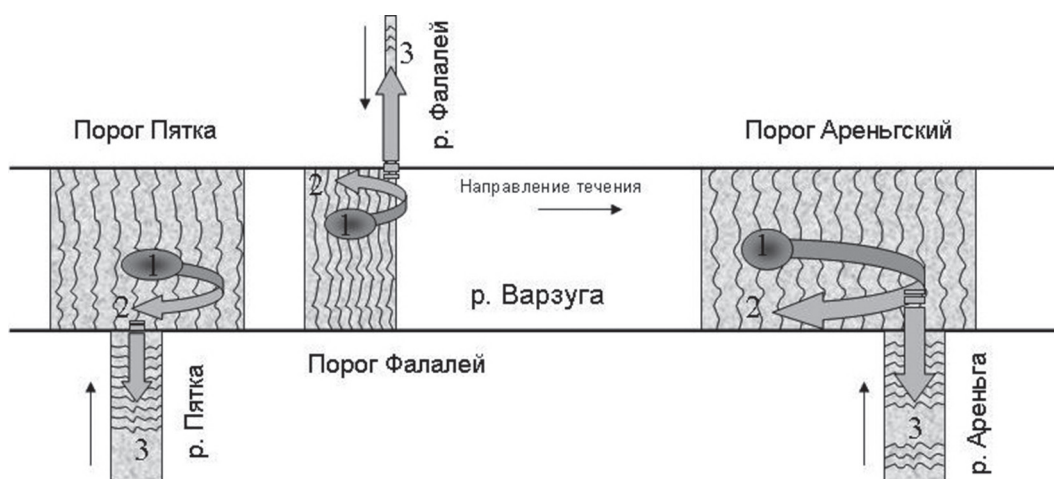


Схема сбора сеголеток лосося из разных биотопов главного русла р. Варзуга и притоков Пятка, Фалалей и Ареньяга:

1 – место нереста лосося в главном русле, 2 – направление расселения сеголеток в прибрежье, 3 – направление заселения сеголетками притоков

что выполнимо только при высоких физических возможностях [Шустов, 1995; Veselov et al., 1998], которые обеспечиваются в том числе и за счет повышенного уровня энергетических липидов. В исследовании нами выявлено сравнительно более высокое значение показателей ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС и 18:3 $\omega$ -3/18:2 $\omega$ -6 ЖК у мальков из притоков Ареньяга и Пятка, а также прибрежья у порога-переката Фалалей, что прямо коррелирует с их повышенными размерно-весовыми характеристиками. Для роста и развития рыб в данных биотопах складываются наиболее благоприятные совокупные экологические и трофические условия (температурный режим, скорость течения, глубина, мелковалунный тип грунта и степень его обрастания, вид и массовость кормовых объектов, их доступность) (табл. 1). При этом естественная осцилляция температурного режима в притоках в период активного откорма способствует быстрому росту молоди и более ранней смолтификации. Доступность пищи в 97 % случаев определяет вариабельность темпа роста молоди атлантического лосося [Grade, Letcher, 2006]. Малые притоки по сравнению с главным руслом в основном характеризуются лучшим кормовым режимом для растущей молоди: в них бентос беспозвоночных организмов (хирономиды, ручейники, поденки, веснянки и др.) более мелкий и многочисленный [Шустов и др., 2012; Барышев, 2014], и характерная для личинок низкая усвояемость пищи компенсируется возможностью потреблять большее ее количество [Houde, Schekter, 1983]. При этом водные беспозвоночные, составляющие основу питания рыб, поставляют им незаменимые ПНЖК – 18:3 $\omega$ -3, 18:2 $\omega$ -6, 20:4 $\omega$ -6, 22:6 $\omega$ -3.

Известно, что корм, в котором отсутствуют незаменимые ЖК или количество их незначительно, приводит к замедлению роста и низкой эффективности усвоения пищи. Показано, что добавление в экспериментальных условиях 18:2 $\omega$ -6 и 18:3 $\omega$ -3 ЖК приводило к увеличению скорости роста рыб, при этом 18:3 $\omega$ -3 ЖК была более эффективна [Ackman et al., 1989]. Также следует учитывать оптимизацию соотношения  $\omega$ -3/ $\omega$ -6 ПНЖК ввиду конкурентных взаимоотношений в процессе их метаболизма [Youdim et al., 2000].

## Заключение

Выбор местообитания сеголетками лосося после выклева и расселения сказывается на количественных характеристиках липидов и жирных кислот и обеспечивается адаптационными системами организма, включающими вариации соотношений их отдельных классов в физиологических пределах.

Результаты исследований показали, что наиболее благоприятные условия для роста и развития складываются у сеголеток в притоке Пятка. У них выявлены наиболее высокие значения длины и массы, а также повышенные показатели соотношений ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС и 18:3 $\omega$ -3/18:2 $\omega$ -6 ЖК.

Показано, что уровень запасных липидов (ТАГ+ЭХС) как основного энергетического резерва в организме рыб и их оптимальное соотношение со структурными липидами могут быть одним из биохимических механизмов, способствующих распределению сеголеток после выклева по разным биотопам. На фоне активного питания и более благоприятных

условий среды молодь имеет более высокие размерно-весовые характеристики.

Обнаруженные биохимические различия между мигрировавшими в притоки и оставшимися в прибрежье сеголетками лосося могут являться основой для формирования в последующем развитии (в возрасте 1+, 2+) устойчивой дифференциации рыб на группы с разным липидным статусом и размерно-весовыми показателями. Такая дифференциация молоди атлантического лосося на стадии сеголеток (0+) может являться началом внутривидовой разнокачественности и влиять в дальнейшем на жизненную стратегию рыб.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда № 14-24-00102.

## Литература

Барышев И. А. Факторы формирования сообществ макрозообентоса каменистых порогов и перекатов водотоков Восточной Фенноскандии // Журнал общей биологии. 2014. Т. 75, № 2. С. 124–131.

Веселов А. Е., Калюжин С. М. Экология, поведение и распределение молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 2001. 160 с.

Карагезян К. Фосфолипиды и их роль в жизнедеятельности организма. Ереван: Айастан, 1972. 264 с.

Мурзина С. А., Нефедова З. А., Руоколайнен Т. Р. и др. Динамика содержания липидов в процессе раннего развития пресноводного лосося *Salmo salar* L. // Онтогенез. 2009. Т. 40, № 3. С. 208–214.

Нефедова З. А., Руоколайнен Т. Р., Васильева О. Б. и др. Особенности состава тканевых липидов сига *Coregonus lavaretus*, обитающего в водо-

емах с разной антропогенной нагрузкой // Вопросы ихтиологии. 2007. Т. 47, № 1. С. 107–112.

Павлов Д. С., Нефедова З. А., Веселов А. Е. и др. Липидный статус сеголеток атлантического лосося *Salmo salar* L. из разных микробиотопов реки Варзуга // Вопросы ихтиологии. 2008. Т. 48, № 5. С. 679–685.

Сергеева М. Г., Варфоломеева А. Т. Каскад арахидоновой кислоты. М.: Народное образование, 2006. 255 с.

Шустов Ю. А. Экологические аспекты поведения молоди лососевых рыб в речных условиях. СПб.: Наука, 1995. 161 с.

Шустов Ю. А., Барышев И. А., Белякова Е. И. Особенности питания атлантического лосося *Salmo salar* L. в субарктической реке Варзуга и ее малых притоках (Кольский полуостров) // Биология внутренних вод. 2012. № 3. С. 66–70.

Ackman R. G. Marine biogenic lipids, fats and oils. Boca Raton, Florida, USA: CRC Press Inc., 1989. P. 499.

Descroix A., Desvillettes C., Bec A. et al. Impact of macroinvertebrate diet on growth and fatty acid profiles of restocked 0+ Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr from a large European river (the Allier) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2010. 67, no. 4. P. 659–672.

Grade M., Letcher B. H. Diet and seasonal variation in food habits of Atlantic salmon parr in a small stream // J. Freshwater Ecol. 2001. Vol. 21, no. 3. P. 503–517.

Houde E. D., Schekter R. C. Oxygen uptake and comparative energetic among eggs and larvae of three subtropical marine fishes // Mar. Biol. 1983. Vol. 72, no. 3. P. 283–293.

Veselov A. Je., Kazakov R. V., Sysoyeva M. I., Bahmet I. N. Ontogenesis of reotactic and optomotor responses of juvenile Atlantic salmon // Aquaculture. 1998. Vol. 168. P. 17–26.

Youdim K. A., Martin A., Joseph J. A. Essential fatty acids and the brain: possible health implications // Int. J. Dev. Neurosci. 2000. 18. P. 383–399.

Поступила в редакцию 03.04.2016

## References

Baryshev I. A. Faktory formirovaniya soobshhestv makrozoobentosa kamenistyyh porogov i perekatov vodotokov vostochnoy Fennoskandii [Factors of macrozoobenthic communities formation on stony rapids and bars in streams of East Fennoscandia]. *Zhurnal obshchej biologii* [Journal of General Biology]. 2014. Vol. 75, no. 2. P. 124–131.

Karagezjan K. Fosfolipidy i ih rol' v zhiznedejatel'nosti organizma [Phospholipids and their role in vital activity of the organism]. Erevan: Ajastan, 1972. 264 p.

Murzina S. A., Nefedova Z. A., Ruokolajnen T. R., Vasileva O. B., Nemova N. N. Dinamika sodержaniya lipidov v protsesse rannego razvitiya presnovodnogo lososya *Salmo salar* L. [Dynamics of lipid content during early development of freshwater salmon *Salmo salar* L.]. *Ontogenez* [Russian Journal of Developmental Biology]. 2009. Vol. 40, no. 3. P. 208–214.

Nefedova Z. A., Ruokolajnen T. R., Vasileva O. B., Nemova N. N., Sharova Yu. N. Osobennosti sostava

tkanevyih lipidov siga *Coregonus lavaretus*, obitayuschego v vodoemah s raznoy antropogennoy nagruzkoj [Special traits of tissue lipids of whitefish *Coregonus lavaretus* inhabiting water bodies with different anthropogenic load]. *Voprosy ihtologii* [Journal of Ichthyology]. 2007. Vol. 47, no. 1. P. 107–112.

Pavlov D. S., Nefedova Z. A., Veselov A. E., Nemova N. N., Ruokolajnen T. R., Vasil'eva O. B., Ripatti P. O. Lipidnyj status segoletok atlanticheskogo lososja *Salmo salar* L. iz raznyh mikrobiotopov reki Varzuga [Lipid status of Atlantic salmon *Salmo salar* L. fingerlings from different microhabitats of the Varzuga River]. *Voprosy ihtologii* [Journal of Ichthyology]. 2008. Vol. 48, no. 5. P. 679–685.

Sergeeva M. G., Varfolomeeva A. T. Kaskad arahidonovoj kisloty [Cascade of arachidonic acid]. Moscow: Narodnoe obrazovanie, 2006. 255 p.

Shustov Ju. A. Jekologicheskie aspekty povedeniya molodi lososevyh ryb v rechnyyh uslovijah [Ecological



aspects of juvenile salmon behavior in rivers]. St. Petersburg: Nauka, 1995. 161 p.

*Shustov Ju. A., Baryshev I. A., Beljakova E. I.* Osobennosti pitaniya atlanticheskogo lososja *Salmo salar* L. v subarkticheskoy reke Varzuga i ee malyh pritokah (Kol'skij poluoostrov) [Specific features of the feeding of Atlantic salmon *Salmo salar* L. in the subarctic Varzuga River and its small tributaries (Kola Peninsula)]. *Biologiya vnutrennih vod [Inland Water Biology]*. 2012. No. 3. P. 66–70.

*Veselov A. E., Kaljuzhin S. M.* Jekologija, povedenie i raspredelenie molodi atlanticheskogo lososja [Ecology, behavior and distribution of juvenile Atlantic salmon]. Petrozavodsk: Karelija, 2001. 160 p.

*Ackman R. G.* Marine biogenic lipids, fats and oils. Boca Raton, Florida, USA: CRC Press Inc., 1989. P. 499.

*Descroix A., Desvillettes C., Bec A., Martin P., Bourdier G.* Impact of macroinvertebrate diet on growth and fatty acid profiles of restocked 0+ Atlantic salmon

(*Salmo salar*) parr from a large European river (the Allier). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2010. Vol. 67, no. 4. P. 659–672.

*Grade M., Letcher B. H.* Diet and seasonal variation in food habits of Atlantic salmon parr in a small stream. *J. Freshwater Ecol.* 2001. Vol. 21, no. 3. P. 503–517.

*Houde E. D., Schekter R. C.* Oxygen uptake and comparative energetic among eggs and larvae of three subtropical marine fishes. *Mar. Biol.* 1983. Vol. 72, no. 3. P. 283–293.

*Veselov A. Je., Kazakov R. V., Sysoyeva M. I., Bahmet I. N.* Ontogenesis of rheotactic and optomotor responses of juvenile Atlantic salmon. *Aquaculture*. 1998. Vol. 168. P. 17–26.

*Youdim K. A., Martin A., Joseph J. A.* Essential fatty acids and the brain: possible health implications. *Int. J. Dev. Neurosci.* 2000. 18. P. 383–399.

Received April 03, 2016

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Нефедова Зинаида Анатольевна

ведущий научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: znefed@krc.karelia.ru;  
тел.: (8142) 571879

### Мурзина Светлана Александровна

заведующая лаб. экологической биохимии, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: murzina.svetlana@gmail.com  
тел.: (8142) 571879

### Пеккоева Светлана Николаевна

младший научный сотрудник  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: pek-svetlana@mail.ru  
тел.: +79535266012

### Веселов Алексей Елпидифорович

главный научный сотрудник лаб. экологии рыб и водных беспозвоночных, д. б. н., проф.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: veselov@krc.karelia.ru  
тел. +79114093805

### Немова Нина Николаевна

директор ИБ КарНЦ РАН, главный научный сотрудник лаб. экологической биохимии, чл.-корр. РАН, д. б. н., проф.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: nemova@krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 783615

## CONTRIBUTORS:

### Nefedova, Zinaida

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

### Murzina, Svetlana

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

### Pekkoeva, Svetlana

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: pek-svetlana@mail.ru  
tel.: +79535266012

### Veselov, Alexey

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: veselov@krc.karelia.ru  
tel.: +79114093805

### Nemova, Nina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: nemova@krc.karelia.ru  
tel.: (8142) 783615

## ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

(требования к работам, представляемым к публикации  
в «Трудах Карельского научного центра Российской академии наук», с 2015 г.)

«Труды Карельского научного центра Российской академии наук» (далее – Труды КарНЦ РАН) публикуют результаты завершённых оригинальных исследований в различных областях современной науки: теоретические и обзорные статьи, сообщения, материалы о научных мероприятиях (симпозиумах, конференциях и др.), персоналии (юбилеи и даты, потери науки), статьи по истории науки. Представляемые работы должны содержать новые, ранее не публиковавшиеся данные.

Статьи проходят обязательное рецензирование. Решение о публикации принимается редакционной коллегией серии или тематического выпуска Трудов КарНЦ РАН после рецензирования, с учётом научной значимости и актуальности представленных материалов. Редколлегия серий и отдельных выпусков Трудов КарНЦ РАН оставляет за собой право возвращать без регистрации рукописи, не отвечающие настоящим правилам.

При получении редакцией рукопись регистрируется (в случае выполнения авторами основных правил её оформления) и направляется на отзыв рецензентам. Отзыв состоит из ответов на типовые вопросы анкеты и может содержать дополнительные расширенные комментарии. Кроме того, рецензент может вносить замечания и правки в текст рукописи. Авторам высылаются электронная версия анкеты и комментарии рецензентов. Доработанный экземпляр автор должен вернуть в редакцию вместе с первоначальным экземпляром и ответом на все вопросы рецензента не позднее чем через месяц после получения рецензии. Перед опубликованием авторам высылаются распечатанная версия статьи, которая вычитывается, подписывается авторами и возвращается в редакцию.

Журнал имеет полноценную электронную версию на базе Open Journal System (OJS), позволяющую перевести предоставление и редактирование рукописи, общение автора с редколлегиями серий и рецензентами в электронный формат и обеспечивающую прозрачность процесса рецензирования при сохранении анонимности рецензентов (<http://journals.krc.karelia.ru/>).

Редакционный совет журнала «Труды Карельского научного центра РАН» (Труды КарНЦ РАН) определил для себя в качестве одного из приоритетов полную открытость издания. Это означает, что пользователям на условиях свободного доступа разрешается: читать, скачивать, копировать, распространять, печатать, искать или находить полные тексты статей журнала по ссылке без предварительного разрешения от издателя и автора. Учредители журнала берут на себя все расходы по редакционно-издательской подготовке статей и их опубликованию.

Содержание номеров Трудов КарНЦ РАН, аннотации и полнотекстовые электронные варианты статей, а также другая полезная информация, включая настоящие Правила, доступны на сайтах – <http://transactions.krc.karelia.ru>; <http://journals.krc.karelia.ru>

Почтовый адрес редакции: 185000, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, КарНЦ РАН, редакция Трудов КарНЦ РАН. Телефон: (8142) 762018.

### ПРАВИЛА ОФОРМЛЕНИЯ РУКОПИСИ

Статьи публикуются на русском или английском языке. Рукописи должны быть тщательно выверены и отредактированы авторами.

Объём рукописи (включая таблицы, список литературы, подписи к рисункам, рисунки) не должен превышать: для обзорных статей – 30 страниц, для оригинальных – 25, для сообщений – 15, для хроники и рецензий – 5–6. Объём рисунков не должен превышать 1/4 объёма статьи. Рукописи большего объёма (в исключительных случаях) принимаются при достаточном обосновании по согласованию с ответственным редактором.

При оформлении рукописи применяется полуторный межстрочный интервал, шрифт Times New Roman, кегль 12, выравнивание по обоим краям. Размер полей страницы – 2,5 см со всех сторон. Все страницы, включая список литературы и подписи к рисункам, должны иметь сплошную нумерацию в нижнем правом углу. Страницы с рисунками не нумеруются.

Рукописи подаются в электронном виде в формате MS Word на сайте <http://journals.krc.karelia.ru> либо на e-mail: [trudy@krc.karelia.ru](mailto:trudy@krc.karelia.ru), или же представляются в редакцию лично (г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, каб. 502). К рукописи желательно прилагать два бумажных экземпляра, напечатанных на одной стороне листа формата А4 в одну колонку.

## ОБЩИЙ ПОРЯДОК РАСПОЛОЖЕНИЯ ЧАСТЕЙ СТАТЬИ

Элементы статьи должны располагаться в следующем порядке: *УДК* курсивом на первой странице, в левом верхнем углу; заглавие статьи на русском языке заглавными буквами полужирным шрифтом; инициалы, фамилии всех авторов на русском языке полужирным шрифтом; полное название организации – места работы каждого автора в именительном падеже на русском языке курсивом (если авторов несколько и работают они в разных учреждениях, следует отметить арабскими цифрами соответствие фамилий авторов учреждениям, в которых они работают; если все авторы статьи работают в одном учреждении, можно не указывать место работы каждого автора отдельно); аннотация на русском языке; ключевые слова на русском языке; инициалы, фамилии всех авторов на английском языке полужирным шрифтом; название статьи на английском языке заглавными буквами полужирным шрифтом; аннотация на английском языке; ключевые слова на английском языке; текст статьи (статья экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: **Введение. Материалы и методы. Результаты и обсуждение. Выводы** либо **Заключение**); благодарности и указание источников финансирования выполненных исследований; списки литературы: с библиографическими описаниями на языке и алфавите оригинала (**Литература**) и транслитерированный в латиницу с переводом русскоязычных источников на английский язык (**References**); таблицы (на отдельных листах); рисунки (на отдельных листах); подписи к рисункам (на отдельном листе).

На отдельном листе дополнительные сведения об авторах: фамилии, имена, отчества всех авторов полностью на русском и английском языке; полный почтовый адрес каждой организации (страна, город) на русском и английском языке; должности, научные звания, ученые степени авторов; адрес электронной почты для каждого автора; телефон для контактов с авторами статьи (можно один на всех авторов).

ЗАГЛАВИЕ СТАТЬИ должно точно отражать содержание статьи\* и состоять из 8–10 значимых слов.

АННОТАЦИЯ\*\* должна быть лишена вводных фраз, создавать возможно полное представление о содержании статьи и иметь объем не менее 200 слов. Рукопись с недостаточно раскрывающей содержание аннотацией может быть отклонена.

Отдельной строкой приводится перечень КЛЮЧЕВЫХ СЛОВ (не менее 5). Ключевые слова или словосочетания отделяются друг от друга точкой с запятой, в конце фразы ставится точка. Слова, фигурирующие в заголовке статьи, ключевыми являться не могут.

Раздел «Материалы и методы» должен содержать сведения об объекте исследования с обязательным указанием латинских названий и сводок, по которым они приводятся, авторов классификаций и пр. Транскрипция географических названий должна соответствовать атласу последнего года издания. Единицы физических величин приводятся по Международной системе СИ. Желательна статистическая обработка всех количественных данных. Необходимо возможно точнее обозначать местонахождения (в идеале – с точным указанием географических координат).

Изложение результатов должно заключаться не в пересказе содержания таблиц и графиков, а в выявлении следующих из них закономерностей. Автор должен сравнить полученную им информацию с имеющейся в литературе и показать, в чем заключается ее новизна. Следует ссылаться на табличный и иллюстративный материал так: на рисунки, фотографии и таблицы в тексте (рис. 1, рис. 2, табл. 1, табл. 2 и т. д.), фотографии, помещаемые на вклейках (рис. I, рис. II). Обсуждение завершается формулировкой в разделе «Заключение» основного вывода, которая должна содержать конкретный ответ на вопрос, поставленный во «Введении». Ссылки на литературу в тексте даются фамилиями, например: Карху, 1990 (один автор); Раменская, Андреева, 1982 (два автора); Крутов и др., 2008 (три автора или более) либо начальным словом 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. На полях бумажного экземпляра рукописи (слева) карандашом указываются места расположения таблиц при первом упоминании их в тексте. Диаграммы и графики не должны дублировать таблицы. Материал таблиц должен быть понятен без дополнительного обращения к тексту. Все сокращения, использованные в таблице, поясняются в Примечании, расположенном под ней. При повторении цифр в столбцах нужно их повторять, при повторении слов – в столбцах ставить кавычки. Таблицы могут быть книжной или альбомной ориентации (при соблюдении вышеуказанных параметров страницы).

РИСУНКИ представляются отдельными файлами с расширением TIF (\* .TIF) или JPG. При первичной подаче материала в редакцию рисунки вставляются в общий текстовый файл. При сдаче материала, принятого в печать, все рисунки из текста статьи должны быть убраны и представлены в виде отдельных файлов в вышеуказанном формате. Графические материалы должны быть снабжены распечатками с указа-

\* Названия видов приводятся на латинском языке КУРСИВОМ, в скобках указываются высшие таксоны (семейства), к которым относятся объекты исследования.

\*\* Обращаем внимание авторов, что в связи с подготовкой журнала к включению в международные базы данных библиографических описаний и научного цитирования расширенная аннотация на английском языке, а также транслитерированный в латиницу список использованной литературы приобретают особое значение.

нием желательного размера рисунка, пожеланий и требований к конкретным иллюстрациям. На каждый рисунок должна быть как минимум одна ссылка в тексте. Иллюстрации объектов, исследованных с помощью фотосъемки, микроскопа (оптического, электронного трансмиссионного и сканирующего), должны сопровождаться масштабными линейками, причем в подрисуночных подписях надо указать длину линейки. Приводить данные о кратности увеличения необязательно, поскольку при публикации рисунков размеры изменятся. Крупномасштабные карты желательно приводить с координатной сеткой, обозначениями населенных пунктов и/или названиями физико-географических объектов и разной фактурой для воды и суши. В углу карты желательна врезка с мелкомасштабной картой, где был бы указан участок, увеличенный в крупном масштабе в виде основной карты.

**ПОДПИСИ К РИСУНКАМ** должны содержать достаточно полную информацию, для того чтобы приводимые данные могли быть понятны без обращения к тексту (если эта информация уже не дана в другой иллюстрации). Аббревиации расшифровываются в подрисуночных подписях.

**ЛАТИНСКИЕ НАЗВАНИЯ.** В расширенных латинских названиях таксонов не ставится запятая между фамилией авторов и годом, чтобы была понятна разница между полным названием таксона и ссылкой на публикацию в списке литературы. Названия таксонов рода и вида печатаются курсивом. Вписывать латинские названия в текст от руки недопустимо. Для флористических, фаунистических и таксономических работ при первом упоминании в тексте и таблицах приводится русское название вида (если такое название имеется) и полностью – латинское, с автором и желательно с годом, например: водяной ослик (*Asellus aquaticus* (L. 1758)). В дальнейшем можно употреблять только русское название или сокращенное латинское без фамилии автора и года опубликования, например, для брюхоногого моллюска *Margarites groenlandicits* (Gmelin 1790) – *M. groenlandicus* или для подвида *M. g. umbilicalis*.

**СОКРАЩЕНИЯ.** Разрешаются лишь общепринятые сокращения – названия мер, физических, химических и математических величин и терминов и т. п. Все сокращения должны быть расшифрованы, за исключением небольшого числа общеупотребительных.

**БЛАГОДАРНОСТИ.** В этой рубрике выражается признательность частным лицам, сотрудникам учреждений и фондам, оказавшим содействие в проведении исследований и подготовке статьи, а также указываются источники финансирования работы.

**СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.** Пристатейные ссылки и/или списки пристатейной литературы следует оформлять по ГОСТ Р 7.0.5-2008. Библиографическая ссылка. Общие требования и правила составления ([http://www.bookchamber.ru/GOST\\_P\\_7.0.5.-2008](http://www.bookchamber.ru/GOST_P_7.0.5.-2008)). Список работ представляется в алфавитном порядке. Все ссылки даются на языке оригинала (названия на японском, китайском и других языках, использующих нелатинский шрифт, пишутся в русской транскрипции). Сначала приводится список работ на русском языке и на языках с близким алфавитом (украинский, болгарский и др.), а затем – работы на языках с латинским алфавитом. В списке литературы между инициалами ставится пробел.

**ТРАНСЛИТЕРИРОВАННЫЙ СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ (References).** Приводится отдельным списком, повторяя все позиции основного списка литературы. Описания русскоязычных работ указываются в латинской транслитерации, рядом в квадратных скобках помещается их перевод на английский язык. Выходные данные приводятся на английском языке (допускается транслитерация названия издательства). При наличии переводной версии источника можно указать его библиографическое описание вместо транслитерированного. Библиографические описания прочих работ приводятся на языке оригинала. Для составления списка рекомендуется использование бесплатной программы транслитерации на сайте <http://translit.ru/>, вариант BCI.

Внимание! С 2015 года каждой статье, публикуемой в «Трудах Карельского научного центра РАН», редакцией присваивается уникальный идентификационный номер цифрового объекта (DOI) и статья включается в базу данных Crossref. **Обязательным условием является указание в списках литературы DOI для тех работ, у которых он есть.**

## ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ 1-Й СТРАНИЦЫ

УДК 631.53.027.32:635.63

### ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ РЕЖИМОВ ПРЕДПОСЕВНОГО ЗАКАЛИВАНИЯ СЕМЯН НА ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ ОГУРЦА

Е. Г. Шерудило<sup>1</sup>, М. И. Сысоева<sup>1</sup>, Г. Н. Алексейчук<sup>2</sup>, Е. Ф. Марковская<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт биологии Карельского научного центра РАН

<sup>2</sup>Институт экспериментальной ботаники НАН Республики Беларусь им. В. Ф. Купревича

Аннотация на русском языке

Ключевые слова: *Cucumis sativus* L.; кратковременное снижение температуры; устойчивость.

**E. G. Sherudilo, M. I. Sysoeva, G. N. Alekseichuk, E. F. Markovskaya. EFFECTS OF DIFFERENT REGIMES OF SEED HARDENING ON COLD RESISTANCE IN CUCUMBER PLANTS**

Аннотация на английском языке

Key words: *Cucumis sativus* L.; temperature drop; resistance.

**ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ТАБЛИЦЫ**

Таблица 2. Частота встречаемости видов нематод в исследованных биотопах

Биотоп (площадка)	Кол-во видов	Встречаемость видов нематод в 5 повторностях				
		100 %	80 %	60 %	40 %	20 %
1Н	26	8	4	1	5	8
2Н	13	2	1	1	0	9
3Н	34	13	6	3	6	6
4Н	28	10	5	2	2	9
5Н	37	4	10	4	7	12

Примечание. Здесь и в табл. 3–4: биотоп 1Н – территория, заливаемая в сильные приливы; 2Н – постоянно заливаемый луг; 3Н – редко заливаемый луг; 4Н – незаливаемая территория; 5Н – периодически заливаемый луг.

**ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ПОДПИСИ К РИСУНКУ**

Рис. 1. Северный точильщик (*Hadrobregmus confuses* Kraaz.)

**ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ СПИСКА ЛИТЕРАТУРЫ**

Ссылки на книги

Вольф Г. Н. Дисперсия оптического вращения и круговой дихроизм в органической химии / Ред. Г. Снатцке. М.: Мир, 1970. С. 348–350.

Патрушев Л. И. Экспрессия генов. М.: Наука, 2000. 830 с.

Knorre D. G., Laric O. L. Theory and practice in affinity techniques / Eds P. V. Sundaram, F. L. Eckstein. N. Y., San Francisco: Acad. Press, 1978. P. 169–188.

В транслитерированном списке литературы:

Vol'f G. N. Dispersiya opticheskogo vrasheniya i krugovoj dikhroizm v organicheskoy khimii [Optical rotatory dispersion and circular dichroism in Organic Chemistry]. Ed. G. Snattske. Moscow: Mir, 1970. P. 348–350.

Patrushev L. I. Ekspressiya genov [Gene expression]. Moscow: Nauka, 2000. 830 p.

Knorre D. G., Laric O. L. Theory and practice in affinity techniques. Eds P. V. Sundaram, F. L. Eckstein. N. Y., San Francisco: Acad. Press, 1978. P. 169–188.

Ссылки на статьи

Викторов Г. А. Межвидовая конкуренция и сосуществование экологических гомологов у паразитических перепончатокрылых // Журн. общ. биол. 1970. Т. 31, № 2. С. 247–255.

Grove D. J., Loisesides L., Nott J. Satiation amount, frequency of feeding and emptying rate in *Salmo gairdneri* // J. Fish. Biol. 1978. Vol. 12, no. 4. P. 507–516.

Noctor G., Queval G., Mhamdi A., Chaouch A., Foyer C. H. Glutathione // Arabidopsis Book. American Society of plant Biologists, Rockville, MD. 2011. doi:10.1199/tab.0142

В транслитерированном списке литературы:

Viktorov G. A. Mezvidovaya konkurentsiya i sosushhestvovanie ehkologicheskikh gomologov u paraziticheskikh pereponchatokrylykh [Interspecific competition and coexistence ecological homologues in parasitic Hymenoptera]. Zhurn. obshh. biol. 1970. Vol. 31, no. 2. P. 247–255.

Grove D. J., Loisesides L., Nott J. Satiation amount, frequency of feeding and emptying rate in *Salmo gairdneri*. J. Fish. Biol. 1978. Vol. 12, no. 4. P. 507–516.

Noctor G., Queval G., Mhamdi A., Chaouch A., Foyer C. H. Glutathione. Arabidopsis Book. American Society of plant Biologists, Rockville, MD. 2011. doi:10.1199/tab.0142

#### Ссылки на материалы конференций

*Марьянских 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.

#### В транслитерированном списке литературы:

*Mar'inskikh D. M.* Razrabotka landshaftnogo plana kak neobkhodimoe uslovie ustoichivogo razvitiya goroda (na primere Tyumeni) [Landscape planning as a necessary condition for sustainable development of a city (example of Tyumen)]. Ekologiya landshafta i planirovanie zemlepol'zovaniya: tezisy dokl. Vseros. konf. (Irkutsk, 11–12 sent. 2000 g.) [Landscape ecology and land-use planning: abstracts of all-Russian conference (Irkutsk, Sept. 11–12, 2000)]. Novosibirsk, 2000. P. 125–128.

#### Ссылки на диссертации или авторефераты диссертаций

*Шефтель Б. И.* Экологические аспекты пространственно-временных межвидовых взаимоотношений землероек Средней Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 23 с.

*Лозовик П. А.* Гидрогеохимические критерии состояния поверхностных вод гумидной зоны и их устойчивости к антропогенному воздействию: дис. ... докт. хим. наук. Петрозаводск, 2006. 481 с.

#### В транслитерированном списке литературы:

*Sheftel' B. I.* Ekologicheskie aspekty prostranstvenno-vremennykh mezvidovykh vzaimootnoshenii zemlerоек Srednei Sibiri [Ecological aspects of spatio-temporal interspecies relations of shrews of Middle Siberia]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow, 1985. 23 p.

*Lozovik P. A.* Gidrogeokhimicheskie kriterii sostoyaniya poverkhnostnykh vod gumidnoi zony i ikh ustoichivosti k antropogennomu vozdeistviyu [Hydrogeochemical criteria of the state of surface water in humid zone and their tolerance to anthropogenic impact]: DSc (Dr. of Chem.) thesis. Petrozavodsk, 2006. 481 p.

#### Ссылки на патенты

Патент РФ № 2000130511/28.04.12.2000.

*Еськов Д. Н., Серегин А. Г.* Оптико-электронный аппарат // Патент России № 2122745. 1998. Бюл. № 33.

#### В транслитерированном списке литературы:

Patent RF № 2000130511/28. 04.12.2000 [Russian patent No. 2000130511/28. December 4, 2000].

*Es'kov D. N., Seregin A. G.* Optiko-elektronnyi apparat [Optoelectronic apparatus]. Patent Rossii № 2122745 [Russian patent No. 2122745]. 1998. Bulletin No. 33.

#### Ссылки на архивные материалы

*Гребенщиков Я. П.* К небольшому курсу по библиографии: материалы и заметки, 26 февр. – 10 марта 1924 г. // ОР РНБ. Ф. 41. Ед. хр. 45. Л. 1–10.

#### В транслитерированном списке литературы:

*Grebenshchikov Ya. P.* K nebol'shomu kursu po bibliografii: materialy i zametki, 26 fevr. – 10 marta 1924 g. [Brief course on bibliography: the materials and notes, Febr. 26 – March 10, 1924]. OR RNB. F. 41. St. un. 45. L. 1–10.

#### Ссылки на интернет-ресурсы

*Паринов С. И., Ляпунов В. М., Пузырев Р. Л.* Система Соционет как платформа для разработки научных информационных ресурсов и онлайн-сервисов // Электрон. б-ки. 2003. Т. 6, вып. 1. URL: <http://www.elbib.ru/index.phtml?page=elbib/rus/journal/2003/part1/PLP/> (дата обращения: 25.12.2015).

*Демография.* Официальная статистика / Федеральная служба государственной статистики [Электронный ресурс]. URL: <http://www.gks.ru/> (дата обращения: 25.12.2015).

#### В транслитерированном списке литературы:

*Parinov S. I., Lyapunov V. M., Puzyrev R. L.* Sistema Sotsionet kak platforma dlya razrabotki nauchnykh informatsionnykh resursov i onlainovykh servisov [Socionet as a platform for development of scientific information resources and online services]. *Elektron. b-ki [Digital library]*. 2003. Vol. 6, iss. 1. URL: <http://www.elbib.ru/index.phtml?page=elbib/rus/journal/2003/part1/PLP/> (accessed: 25.11.2006).

*Demografiya.* Oficial'naja statistika [Demography. Official statistics]. *Federal'naja sluzhba gosudarstvennoj statistiki [Federal state statistics service]*. URL: <http://www.gks.ru/> (accessed: 25.12.2015).

#### Ссылки на электронные ресурсы на CD-ROM

Государственная Дума, 1999–2003 [Электронный ресурс]: электронная энциклопедия / Аппарат Гос. Думы Федер. Собрания Рос. Федерации. М., 2004. 1 CD-ROM.

#### В транслитерированном списке литературы:

*Gosudarstvennaya Duma*, 1999–2003 [State Duma, 1999–2003]. Electronic encyclopedia. The office of the State Duma of the Federal Assembly of the Russian Federation. Moscow, 2004. 1 CD-ROM.

## TABLE OF CONTENTS

### REVIEWS

I. A. Dubrovina, T. V. Bogdanova. KORZA RESEARCH STATION – HALF A CENTURY AT THE SERVING OF SCIENCE . . . . .	3
---	---

### ORIGINAL PAPERS

T. N. Ilyina, V. A. Ilyukha, I. V. Baishnikova, V. V. Belkin, S. N. Sergina, E. P. Antonova. A COMPARATIVE STUDY OF THE ANTIOXIDANT SYSTEM OF SEMI-AQUATIC AND TERRESTRIAL MAMMALS . . . . .	16
--	----

I. V. Baishnikova, T. N. Ilyina, V. A. Ilyukha, E. P. Antonova, A. V. Morozov. THE EFFECT OF FUR COAT COLOR MUTATIONS ON THE PARAMETERS OF ANTIOXIDANT AND DIGESTIVE SYSTEMS IN FOXES	26
---	----

I. V. Kurbatova, L. V. Topchieva, V. A. Korneva. THE LEVEL OF CIRCULATING TESTOSTERONE AND THE BLOOD-PLASMA LIPID PROFILE IN MEN WITH ESSENTIAL HYPERTENSION, CARRIERS OF GG GENOTYPE IN RELATION TO THE -257T>G POLYMORPHIC MARKER OF THE <i>CLOCK</i> GENE . . . . .	39
--	----

E. N. Ikkonen, T. G. Shibaeva, E. G. Sherudilo, A. F. Titov. EFFECT OF A TEMPERATURE DROP ON THE APPARENT QUANTUM YIELD OF PHOTOSYNTHESIS IN CUCUMBER PLANTS . . . . .	49
--	----

T. G. Shibaeva, E. N. Ikkonen, E. G. Sherudilo, A. F. Titov. SPECIFIC RESPONSES OF CUCUMBER HYBRIDS WITH DIFFERENT LIGHT REQUIREMENTS TO DAILY SHORT-TERM TEMPERATURE DROPS	56
---	----

N. S. Repkina, A. F. Titov, V. V. Talanova. LOW TEMPERATURE AND CADMIUM EFFECT ON DEHYDRIN <i>WCS120</i> GENE EXPRESSION IN WHEAT LEAVES . . . . .	65
--	----

N. N. Nemova, M. Yu. Krupnova, S. A. Murzina. ACTIVITIES OF LYSOSOMAL PROTEASES (CATHEPSINS B AND D) IN TISSUES OF THE WHITE SEA HERRING, <i>CLUPEA ALLASI MARISALBI</i> BERG (CLUPEIDAE), INHABITING DIFFERENT BAYS OF THE WHITE SEA . . . . .	74
---	----

I. L. Golovanova, A. A. Filippov, Yu. V. Chebotareva, Yu. G. Izyumov, V. V. Krylov. DIGESTIVE GLYCOSIDASE ACTIVITY IN ROACH <i>RUTILUS RUTILUS</i> (L.) UNDERYEARLINGS AFTER THE ACTION OF SIMULATIONS OF GEOMAGNETIC ACTIVITY ON EMBRYOS . . . . .	81
---	----

M. A. Ruch'ev, D. A. Efremov, M. A. Skorobogatov, A. E. Veselov. TRIALS OF TWO-LEVEL NESTS FOR INCUBATION OF BROWN TROUT ( <i>SALMO TRUTTA</i> L.) EGGS IN THE ULMOSENJOKI RIVER (LAKE LADOGA CATCHMENT) . . . . .	91
--	----

Z. A. Nefedova, S. A. Murzina, S. N. Pekkoeva, A. E. Veselov, N. N. Nemova. THE EFFECT OF THE LIPID AND FATTY ACID STATUS OF ATLANTIC SALMON, <i>SALMO SALAR</i> L., FINGERLINGS ON THEIR PRIMARY DISPERSAL AND FORMATION OF PHENOTYPIC GROUPS . . . . .	99
--	----

INSTRUCTIONS FOR AUTHORS . . . . .	106
------------------------------------	-----

Научное издание

**Труды Карельского научного центра  
Российской академии наук**  
№ 6, 2016

Серия ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ БИОЛОГИЯ

*Печатается по решению  
Президиума Карельского научного центра РАН*

Выходит 12 раз в год

Свидетельство о регистрации СМИ ПИ № ФС77-48848 от 02.03.2012 г.  
выдано Федеральной службой по надзору в сфере связи,  
информационных технологий и массовых коммуникаций

Редактор А. И. Мокеева  
Компьютерная верстка Г. О. Предтеченский

Подписано в печать 17.06.2016. Дата выхода 30.06.2016. Формат 60x84<sup>1/8</sup>.  
Печать офсетная. Уч.-изд. л. 12,2. Усл. печ. л. 13,0.  
Тираж 150 экз. Заказ 365. Цена свободная

Учредитель и издатель: Карельский научный центр РАН, 185910, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11

Оригинал-макет: Редакция научного издания «Труды КарНЦ РАН»

Типография: Редакционно-издательский отдел КарНЦ РАН  
185003, г. Петрозаводск, пр. А. Невского, 50