

УДК 581.54

ВЛИЯНИЕ ДЛИННОГО ПОЛЯРНОГО ДНЯ НА РАСТЕНИЯ: ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И РЕЗУЛЬТАТЫ

А. А. Рубаева^{1*}, Е. Г. Шерудило¹, Н. Ю. Шмакова², Т. Г. Шibaева¹

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

² Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н. А. Аврорина, ФИЦ
«Кольский научный центр РАН» (ул. Ботанический сад, Кировск, Россия, 184256)

В природных условиях продолжительность светового дня значительно варьирует на поверхности Земли и зависит от времени года и широты. Длительность полярного дня в высоких широтах, когда солнце не уходит за горизонт, составляет, например, на Кольском полуострове около 50 дней – с конца мая до середины июля. Кроме того, почти месяц до и после полярного дня наблюдается период белых ночей, когда солнце опускается не более чем на 6–9° ниже линии горизонта, его свет продолжает рассеиваться в атмосфере и поэтому темнота не наступает. Таким образом, растения на протяжении более трех месяцев оказываются в условиях круглосуточного освещения. В статье кратко обобщены материалы из архивных научных отчетов и публикаций ученых Полярно-альпийского ботанического сада-института (67°38' с. ш.) – самого северного и единственного ботанического сада в полярных широтах в России, а также сотрудников других научных учреждений, проводивших свои исследования в Заполярье с целью изучения феноменологии и механизмов адаптации культурных и диких видов растений к экстремальным световым режимам Крайнего Севера.

Ключевые слова: адаптация; круглосуточное освещение; полярный день; растения

Для цитирования: Рубаева А. А., Шерудило Е. Г., Шмакова Н. Ю., Шibaева Т. Г. Влияние длинного полярного дня на растения: история изучения и результаты // Труды Карельского научного центра РАН. 2026. № 1. С. 5–17. doi: 10.17076/esc2255

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (FMEN-2022-0004) и КНЦ РАН (FMEZ-2024-0012).

A. A. Rubaeva^{1*}, E. G. Sherudilo¹, N. Yu. Shmakova², T. G. Shibaeva¹.
THE IMPACT OF LONG POLAR DAYS ON PLANTS: RESEARCH HISTORY
AND RESULTS

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

²*Polar-Alpine Botanical Garden – Institute, Kola Science Center, Russian Academy of Sciences (Botanichesky Sad St., 184256 Kirovsk, Murmansk Region, Russia)*

Under natural conditions, daylight duration varies considerably around the globe and depends on season and latitude. High latitudes have the polar day period, when the Sun does not set below the horizon. On the Kola Peninsula, e.g., it lasts about 50 days, from the end of May to mid-July. Moreover, at these latitudes the period when civil twilight lasts all night (known as the white night) starts almost a month before the beginning of the polar day and continues for another month after it. During this time, the Sun does not sink low below the horizon and there is no darkness. As a result, plants in this region are exposed to continuous lighting for more than 3 months. The article summarizes and presents materials collected from archives, scientific reports and publications of researchers from the Polar-Alpine Botanical Garden (N67°38') and other institutions who conducted research in the Arctic, studying the phenomenology and mechanisms of adaptation of crops and wild plants to the extreme light conditions of the High North.

Keywords: adaptation; continuous lighting; plant; polar day

For citation: Rubaeva A. A., Sherudilo E. G., Shmakova N. Yu., Shibaeva T. G. The impact of long polar days on plants: research history and results. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2026. No. 1. P. 5–17. doi: 10.17076/eco2255

Funding. This study was funded from the federal budget through state assignments to the Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences, FMEN-2022-0004, and Kola Science Center of the Russian Academy of Sciences, FMEZ-2024-0012.

Введение

Проведение интродукционных исследований и осуществление на их основе интродукции новых культур в условиях Субарктики является одним из подходов к решению задач продовольственной безопасности, озеленения и сохранения биоразнообразия в высокоширотных регионах. Такие исследования позволяют оценить перспективность хозяйственного использования интродуцентов и выявить их устойчивость к абиотическим и биотическим стрессорам. Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н. А. Аврорина КНЦ РАН (ПАБСИ КНЦ РАН) – самый северный и единственный в полярных широтах ботанический сад в России, входит в группу трех ботанических садов в мире, расположенных за полярным кругом. Изучение растений на территории ботанического сада ведется на протяжении почти 95 лет. Всего в результате интродукционных исследований коллекционный фонд арктической флоры пополнился более чем 1000 видами травянистых и 250 видами древесных растений. Полярно-альпийский ботанический сад (ПАБС) стал одной из первых

научных организаций, изучавших растительные организмы в условиях Крайнего Севера (рис. 1). Работы проводились с целью изучения феноменологии и механизмов адаптации растений к экстремальным условиям высоких широт: короткий вегетационный период (в среднем с начала июня до середины сентября), низкая температура воздуха и почвы, полярный день. В этот период растения на протяжении более трех месяцев оказываются в условиях непрерывного освещения, которые для растений более низких широт абсолютно нетипичны. Кроме того, несмотря на полярный день, растения получают небольшие суммы солнечной радиации малой интенсивности из-за невысокого положения солнца над горизонтом и облачности [Шматок, 1995]. Наиболее активно вопросы влияния длинного полярного дня на растения изучались, судя по архивным данным, в период 1930–1960-х годов.

Целью данного обзора явилось обобщение и представление сведений, полученных из архивных материалов, научных отчетов и публикаций ученых ПАБСИ КНЦ РАН и сотрудников других научных учреждений, проводивших свои исследования в Хибинах в 1930–1960-х годах



Рис. 1. Первый питомник травянистых интродуцентов, 1948 г. (фото из научного архива ФИЦ КНЦ РАН)

Fig. 1. The first nursery of herbaceous introduced species, 1948 (photo from the research archive of the Kola Science Center, Russian Academy of Sciences)

с целью изучения феноменологии и механизмов адаптации культурных и диких видов растений к экстремальным световым режимам Заполярья.

Основание направления исследований ПАБС, связанных с адаптацией растений к экстремальным условиям высоких широт

История ПАБС началась в 1931 г., когда молодой геоботаник Н. А. Аврорин, участник экспедиции академика А. Е. Ферсмана на Кольский полуостров, представил для обсуждения собранию ученых Кольской базы Академии наук СССР проект «Полярно-альпийский ботанический сад в Хибинах». Проект поддержали, и осенью 1931 г. был организован первый в мире ботанический сад за полярным кругом, а Н. А. Аврорин назначен его первым руководителем. Основная территория ПАБС расположена в городе Кировске Мурманской области, на склоне Хибинских гор. В его структуре были предусмотрены подразделения, которые и сегодня составляют основу сада – гербарий, питомники, почвенно-геоботанический отдел, отдел споровых растений, биогеоценологический отдел, парк и музей.

Ученые ботанического сада изучали реакции местных и интродуцированных растений на непрерывный полярный день, когда солнце

совсем не заходит за горизонт в течение почти 50 дней. В этот период в спектральном составе естественной радиации большая доля принадлежит красному и дальнему красному свету. Еще больше (до 100 дней) длится период так называемых белых ночей, когда солнце опускается не более чем на 6–9° ниже линии горизонта, из-за этого его свет продолжает рассеиваться в атмосфере и полная темнота не наступает, а сумерки длятся всего 2–3 ч; его сменяет период ночей без полной темноты – до 160 дней [Будыко, 1956]. Летом, когда солнечный свет падает под меньшим углом, в нем преобладает длинноволновая радиация. В облачную погоду и в условно «ночное» время преобладает коротковолновая радиация. В частности, за счет богатой энергией коротковолновой части солнечного света происходит расширение спектра поглощаемой лучистой энергии и увеличивается количество поглощаемой солнечной энергии [Шахов, 1965]. Кроме того, растения Арктики способны поглощать до 70–80 % желто-зеленых лучей. Это явление известно как спектральная фотоадаптация и оказывает большое влияние на форму растений [Шахов, 1965; Шульгин, 1967; Андреев, 1975].

В задачи исследований входило изучение влияния длинного полярного дня на ритмы роста и развития растений, а также на транспирацию, фотосинтез (рис. 2), химический состав и поглощение минеральных элементов.



Рис. 2. Определение интенсивности фотосинтеза методом ассимиляционной колбы (фото из научного архива ФИЦ КНЦ РАН)

Fig. 2. Determining the rate of photosynthesis by the assimilation flask method (photo from the research archive of the Kola Science Center, Russian Academy of Sciences)

Уже в ранних работах исследователи обратили внимание на феномен полярного дня и его влияние на рост и развитие растений [Аврорин и др., 1964]. Была проведена огромная экспериментальная работа. В течение вегетационного периода постоянно велись фенологические наблюдения. Каждые 10 дней фиксировали прирост растений. В конце вегетационного периода, в сентябре и октябре, проводили подробное описание опытных растений, учитывая и определяя число междоузлий, одревеснение побегов, наличие и отсутствие боковых ветвей, площадь листьев, повреждения от осенних заморозков.

Для того чтобы исключить влияние других факторов среды, исследователи провели серию уникальных опытов путем организации параллельных наблюдений за растениями в естественных условиях полярного дня и в условиях искусственно укороченного дня. Затенение на 8, 10, 12 или 14 ч создавалось накрытием грядок с опытными растениями специально сконструированными фотопериодическими кабинками, которые передвигали по деревянным рельсам. Площадь кабин составляла 6 м², высота в коньке примерно 1 м, изнутри они обивались толем или плотной бумагой. Кабины вставлялись в специальные пазы, что позволяло полностью избежать попадания света на растения через зазоры между почвой и кабинкой [Журбицкий, 1968]. Если растения выращивали в парниках, то их закрывали черной плот-

ной материей [Журбицкий, Вартапетян, 1956]. Искусственное затенение растений проводили в фазу активного роста (в зависимости от вида в июне или июле).

В ходе экспериментов проводили учет накопления и оттока ассимилятов из листьев, анализировали движение растворимых углеводов и элементов минерального питания (методом микрорадиографии с использованием радиоактивного углерода), определяли содержание азота, белка, аскорбиновой кислоты [Каспарова, Усова, 1948; Журбицкий, Вартапетян, 1956; Вартапетян, Онохина, 1962]. Особенности газообмена анализировали методом ассимиляционной колбы (по Л. А. Иванову и Н. Л. Коссович), разработанным в 1934 г.; он позволяет определять интенсивность фотосинтеза и дыхания растений в полевых условиях с помощью герметичного стеклянного сосуда, в который помещают растение.

Итогом многолетних исследований стало выявление наиболее устойчивых растений, прошедших полный цикл развития в экстремальных условиях короткого вегетационного периода и длинного полярного дня на Кольском полуострове, а также были определены перспективные виды для расширения перечня сельскохозяйственных культур и видов для декоративного озеленения. Проведенные исследования заложили научную основу для разработки практических рекомендаций по растениеводству за полярным кругом.

Влияние длинного полярного дня на фотосинтез

В ходе изучения суточной динамики фотосинтеза у растений местной флоры и интродуцентов за полярным кругом в период 1930–1960-х годов были получены достаточно противоречивые результаты. Так, С. П. Костычев с соавт. [1930] сообщали, что фотосинтез при открытых устьицах во время летнего солнцестояния у местных дикорастущих видов идет непрерывно и характеризуется одновершинным суточным ходом с максимумом около полудня и минимумом после полуночи. Суточная продуктивность фотосинтеза достигала высоких значений (до 138 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2$), что авторы объясняли длинной продолжительностью полярного дня [Закман, 1962]. Однако в период с 1938 по 1939 г. Кольская экспедиция отдела экологии Ботанического института (БИН) имени В. Л. Комарова АН СССР провела исследования, которые продемонстрировали прямую зависимость дневного хода фотосинтеза от освещенности и температуры. Одновершинная кривая фотосинтеза наблюдалась только в дни с равномерными условиями, а в период длинного полярного дня процесс фотосинтеза не фиксировался. Дело в том, что ночные часы длинного полярного дня отличаются слабой освещенностью, преобладанием красных длинноволновых лучей и более низкими температурами. Эти условия замедляют фотосинтетические процессы и энергетический обмен, несмотря на достаточную продолжительность освещения [Разумов, Смирнова, 1940]. Позднее ученые обнаружили, что в условиях низких почвенных температур растения поглощают значительно большую долю дальней красной части спектра по сравнению с условиями средней полосы, и предположили, что это может быть связано с компенсацией недостатка тепла, необходимого для их развития [Дадыкин, Григорьева, 1951; Шахов, 1965].

Кроме того, обнаружено, что у интродуцированных растений наблюдается ночной перерыв в фотосинтетической активности, в то время как местные виды демонстрировали круглосуточную ассимиляцию углекислого газа. Предположительно, это обусловлено генетическими различиями, происхождением и эволюцией видов. Данные выводы подкрепляли точку зрения, согласно которой адаптация к новым экологическим условиям и изменение физиологических параметров фотосинтеза являются ключевыми факторами в процессе интродукции растений [Данилов и др., 1948; Дадыкин, Григорьева, 1951].

Максимальная интенсивность фотосинтеза в вегетационный период у большинства изученных видов отмечалась во время полярного дня (июнь–июль), тогда как к концу августа ее значения снижались на 30–50 % из-за уменьшения светового потока и температуры. Некоторые интродуценты (например, люпин многолистный *Lupinus polyphyllus*) демонстрировали высокую пластичность фотосинтетического аппарата, достигая продуктивности, сопоставимой с таковой в умеренных широтах. Однако их устойчивость к зимним условиям была все же ограниченной [Аврорин и др., 1964; Закман, 1969].

В 1957 г. Т. П. Штанько из БИН АН СССР впервые провела исследование фотосинтеза в природных условиях в период полярного дня. Используя радиоактивный метод, она обнаружила, что карликовая береза *Betula nana*, европейская голубика *Vaccinium myrtillus*, брусника *Vaccinium vitis-idaea* и кисличник двустолбчатый *Oxyria digyna* не сохраняют фотосинтетическую активность в «ночные» часы в отличие от растений умеренных широт [Шмакова и др., 2011], тем самым подтвердив данные, полученные ранее другими исследователями.

В результате детального анализа процессов фотосинтеза у ряда культурных и дикорастущих видов растений, произраставших в Хибинах, было установлено, что в условиях длинного полярного дня все исследованные виды обладают способностью к ассимиляции углекислого газа круглосуточно, но в условно «ночные» и пасмурные часы величина ассимиляции очень мала и составляет около 1 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2$ [Кислякова, 1958, 1960].

Изучение фотосинтеза и дыхания у картофеля и пшеницы в условиях полярного дня выявило, что эти растения способны осуществлять фотосинтез даже в ночное время [Каспарова, Усова, 1948; Журбицкий, Вартапетян, 1956]. Установлено, что в указанных условиях у растений формируются специфические физиологические и биохимические адаптации, обеспечивающие более эффективное использование лучистой энергии, и это имеет значение для повышения интенсивности и продуктивности фотосинтеза и более высокой их урожайности [Шахов, 1965].

И. Д. Шматок продолжила исследования фотосинтеза с использованием радиоуглеродного метода, разработанного О. В. Заленским с сотрудниками. Объектами исследования стали как местные растения (черника *Vaccinium myrtillus*, золотарник *Solidago lapponica*, иван-чай *Chamaenerion angustifolium*), так и интродуцированные виды (горец Вейриха

Polygonum weyrichii, бадан толстолистный *Bergenia crassifolia* и тополь душистый *Populus suaveolens*). На основании проведенных исследований автор сделала несколько важных выводов. Во-первых, она отметила, что потенциальный фотосинтез у местных растений (черники и золотарника) ниже, чем у интродуцированных видов (бадана, горца Вейриха и тополя). Во-вторых, наблюдается соответствие, но не пропорциональность, между интенсивностью фотосинтеза и освещенностью. В-третьих, в «ночные» часы полярного дня с ясной погодой фотосинтез также возможен. Наконец, она указала на то, что температурная инверсия в горной тундре может приводить к повышению температуры по сравнению с лесным поясом, а это в свою очередь активизирует работу ассимиляционного аппарата растений и повышает их продуктивность [Шматок, 1962б; Шмакова и др., 2011].

Таким образом, многочисленными исследованиями показано, что в период полярного дня растения способны осуществлять фотосинтез даже в «ночные» часы, хотя доля ночного фотосинтеза составляет всего 4–10 % от суточной ассимиляции. В течение суток продуктивность фотосинтеза растений тундры достигает 100 мг CO₂/дм², в то время как у растений в лесном поясе этот показатель составляет 25–50 мг CO₂/дм². Сезонная динамика ассимиляционной активности растений в Хибинах также имеет свои особенности. Наивысшая ее активность наблюдается в июле и начале августа, что благоприятно влияет на вегетацию растений, так как совпадает с оптимальными температурными условиями воздуха и почвы [Лукьянова и др., 1986].

Влияние длинного полярного дня на рост и продуктивность растений

В ходе многолетних наблюдений за местными арктическими растениями и интродуцентами отмечена значительная вариабельность реакции растений на длинный фотопериод. Так, Г. Э. Шульцем [1949] были проведены трехлетние опыты, в ходе которых изучалась реакция 42 видов древесно-кустарниковых пород и травянистых растений на непрерывный летний день в естественных условиях Заполярья и в условиях искусственно укороченного (16 и 10 ч) дня. Для этого использовали уже упомянутые светонепроницаемые кабинки, которые обеспечивали полную темноту в течение необходимых периодов времени. Результаты исследования показали, что на длинном полярном дне по сравнению с 10-часовым

фотопериодом происходило ускорение развития, на что указывали более интенсивный рост междоузлий и увеличение их количества (например, у желтой акации *Caragana arborescens*) (рис. 3). Растения табака душистого *Nicotiana affinis*, выращенные в условиях полярного дня, также опережали по темпам развития растения, которые были выращены при 10-часовом фотопериоде. Непрерывное освещение на первом году вегетации стимулировало рост пазушных почек и приводило к росту боковых ветвей на молодых побегах раkitника *Chronanthus*, вызывало более раннее и обильное цветение у петунии *Petunia* и курильского чая *Dasiphora fruticosa*. На непрерывном полярном дне был отмечен большой по величине прирост биомассы у гвоздики турецкой



Рис. 3. Влияние продолжительности дня на рост и морфологию трехлетних сеянцев желтой акации *Caragana arborescens*, выращенных в оранжерее: а – длинный день, б – короткий день [по: Шматок, 1956]

Fig. 3. The effect of day length on the growth and morphology of three-year-old yellow acacia *Caragana arborescens* grown in a greenhouse: a – long day, б – short day [Shmatok, 1956]

Dianthus barbatus, рудбекии рассеченной *Rudbeckia laciniata*, никандры физалисовидной *Nicandra physalodes*, нивяника большого *Leucanthemum maximum*, космеи дваждыперистой *Cosmos bipinnatus* и у многих других растений-интродуцентов. У лиственницы сибирской *Larix sibirica* на полярном дне прирост хвои был выше, чем при 10-часовом фотопериоде. Кроме того, в разных вариантах опыта хвоя различалась: на коротком дне она была короче и жестче, на непрерывном – длиннее и мягче [Шульц, 1936; Аврорин и др., 1964].

Изучение древесных пород показало, что их перемещение из одной географической широты в другую, связанное с резким изменением продолжительности освещения, сказывается на их развитии задержкой или ускорением роста, изменением сроков цветения и плодоношения. Помимо всех известных групп короткодневных, нейтральных и длиннодневных растений на основе изучения отношения к длине дня ученые выделили среди древесно-кустарниковых пород Севера и умеренной зоны по характеру их фотопериодической экологии следующие группы [Шульц, 1949]: 1) породы с фотопериодически индетерминированным сезонным развитием, на рост и развитие которых непрерывный полярный день не оказывает существенного влияния. Нормальный ход их сезонного развития при переносе в Субарктику не нарушается. Растения данной группы рекомендованы для интродукции на Крайний Север (например, сирень венгерская *Syringa josikaea*); 2) породы с фотопериодически детерминированным сезонным развитием, у которых непрерывный полярный день отчетливо стимулирует рост и сокращает период активной вегетации растений. У типичных фотопериодически детерминированных пород сезонно-фиксированный переход к осенне-зимнему покою на непрерывном полярном дне невозможен, как, например, у робинии ложноакациевой *Robinia pseudoacacia* и ивы Бебба *Salix bebbiana*. Эти растения не рекомендованы для интродукции на Крайний Север. У светоустойчивых фотопериодически детерминированных пород сезонно-фиксированный переход к осенне-зимнему покою беспрепятственно осуществляется и на непрерывном полярном дне (например, у голубики *Vaccinium uliginosum*).

Что касается влияния полярного дня на зимостойкость растений, то они либо сохраняли ее, как, например, ирга колосистая *Amelanchier spicata* и жимолость татарская *Lonicera tatarica*, либо же не успевали завершить период вегетации и были менее подготовлены к зиме.

Это происходило с ясенем *Fraxinus excelsior*, лохом серебристым *Elaeagnus commutata* и некоторыми другими видами. В итоге выявлены растения, которые непригодны для выращивания в условиях полярного дня и, соответственно, для озеленения на Кольском полуострове (например, чингиль серебристый *Halimodendron argenteum*). Однако в условиях длинного полярного дня некоторые растения, включая ивовые, березовые, камнеломковые, бобовые, клен и липу, продемонстрировали крайне низкую адаптивность к экстремальным зимним температурам. В первую же зиму данные виды подверглись значительному обмерзанию и многие погибли. В целом общей тенденцией для растений-интродуцентов было ускорение роста и более энергичное ветвление на полярном дне. При этом проведенные исследования показали, что количественные и качественные различия растений обусловлены не только более длительным фотопериодом, увеличивающим продолжительность фотосинтетической активности, а являются результатом более глубоких и специфических изменений [Шульц, 1949].

Исследованиями, проведенными на злаковых культурах, установлено, что полярный день, обеспечивающий непрерывную инсоляцию в течение нескольких недель или даже месяцев, оказывает комплексное влияние на физиологию злаков. С одной стороны, удлиненный фотосинтетический период способствует активному накоплению пластических веществ, что может положительно сказываться на продуктивности растений. С другой стороны, нарушение фотопериодических ритмов может приводить к изменению фенологии, включая сроки цветения и созревания зерна [Гончаров, 1987]. Дальнейшие исследования, проведенные в ПАБСИ, подтвердили, что адаптация злаковых культур к условиям Крайнего Севера зависит не только от светового режима, но и от обеспеченности почв минеральными элементами, что было впервые отмечено в работе С. А. Каспаровой и П. Г. Усовой [1948]. В частности, показано, что оптимизация азотного и фосфорного питания позволяет растениям эффективнее использовать длинный световой день для формирования урожая.

Влияние длинного полярного дня на синтез и транспорт органических соединений

Изучение ключевых биохимических и физиологических особенностей арктических и субарктических видов, обеспечивающих их выживание в условиях низких температур, короткого

вегетационного периода и интенсивной солнечной радиации, показало, что в условиях Крайнего Севера растения синтезируют низкомолекулярные органические соединения (сахара, пролин, глицинбетаин), предотвращающие кристаллизацию внутриклеточной воды и стабилизирующие мембранные структуры [Шматок, 1962б]. Наличие таких механизмов позднее подтверждено и в работах на других объектах [Sakai, Larcher, 1987]. У полярных растений наблюдается увеличение доли ненасыщенных жирных кислот в фосфолипидах клеточных мембран, что повышает их текучесть при низких температурах. Этот феномен соответствует современным представлениям о роли десатураз в холодовой адаптации [Los, Murata, 2004].

Интересные результаты получены при исследовании азотистого обмена у растений, происходящих из разных географических зон (черника и кипрей), при их введении в регионы на высоких широтах. Обнаружено, что процессы азотистого обмена тоже имеют суточную ритмичность. Содержание азотистых веществ в листьях увеличивается с утра, достигая максимума в полдень или после полудня, и затем постепенно снижается в вечерние и ночные часы. В течение дня уровень азотистых веществ также уменьшается. В вечернее и ночное время доля белка в общем азоте возрастает. Примечательно, что даже при непрерывном освещении этот ритм не нарушается [Вартапетян, Онохина, 1962].

Определение содержания аскорбиновой кислоты у интродуцированных растений представляло особый интерес, так как позволяло решить спорный вопрос о характере зависимости накопления аскорбиновой кислоты в растениях от географических условий. У растений за полярным кругом сохраняется та же закономерность в распределении аскорбиновой кислоты в листьях, что и у растений этих же семейств, растущих на других территориях. Местные растения сохраняют довольно высокое постоянство в содержании аскорбиновой кислоты при произрастании в разных растительных поясах [Вартапетян, Онохина, 1962]. Установлено, что растения в южных и долинных районах накапливают аскорбиновой кислоты меньше, чем растения в северных и горных районах. Данную закономерность связывают с благоприятным действием низких температур на биосинтез данного вещества и, как следствие этого, повышение устойчивости растений к пониженным температурам. Кроме того, как оказалось, содержание аскорбиновой кислоты зависит от погодных условий (освещенности и влажности).

Ее наибольшее содержание совпадает с фазой активного роста растений и может меняться в течение суток [Шматок, 1962а]. Интенсивная инсоляция в условиях полярного дня приводит к усиленному образованию активных форм кислорода, в ответ на это растения усиливают синтез антиоксидантов (аскорбиновой кислоты, токоферолов, флавоноидов и др.) и повышают активность ферментов антиоксидантной системы [Huang et al., 2019].

Изучение влияния элементов минерального питания на накопление и превращение пластических веществ при созревании зерна показало, что скорость прохождения фаз развития и созревания злаковых культур на Крайнем Севере зависит в значительной степени не только от температуры, но и от светового фактора. Вследствие короткого вегетационного периода и замедленного прохождения фазы «колошение – цветение» в условиях полярного дня у яровой пшеницы формирование и созревание зерновки совпадает с периодом низких температур, что препятствует превращению завязи в плод, наливу и созреванию зерновки. Исследования, проведенные с целью найти возможность повлиять на эту ситуацию с помощью минерального питания, показали, что внесение повышенных, по сравнению с более южными широтами, доз азотных удобрений ускоряет фазы развития яровой пшеницы в полярных районах и тем самым способствует обильному плодоношению [Каспарова, Усова, 1948].

Внимание исследователей было обращено на такую экономически важную культуру, как картофель *Solanum tuberosum*. Изучали влияние специфических факторов высоких широт (длинный полярный день и низкие температуры вегетационного периода) на накопление биомассы и клубнеобразование картофеля. Результаты исследования показали, что у картофеля с. Имандра в условиях полярного дня наблюдалось значительное увеличение вегетативной массы (на 25–40 % по сравнению с 12-часовым фотопериодом), но клубнеобразование задерживалось на 12–18 дней (рис. 4). Имея мощную ботву, растения в августе накапливали большое количество ассимилятов, а общий вес клубней на полярном дне превышал вес клубней на коротком дне. Однако качество урожая было ниже, так как на полярном дне доля мелких клубней была выше и они содержали меньше крахмала [Журбицкий, Вартапетян, 1956].

Корнеплоды моркови *Daucus carota* и свеклы *Beta vulgaris* показали различную реакцию на непрерывный день: если у моркови отмечалось



Рис. 4. Клубнеобразование у *Solanum tuberosum* с. Имандра на полярном дне (слева) и на 12-часовом дне (справа) в возрасте 55 дней [по: Журбицкий, Вартапетян, 1956]

Fig. 4. Tuber formation in *Solanum tuberosum* from the village of Imandra on the polar day (left) and during a 12-hour day (right) at 55 days of age after [Zhurbitskii, Vartapetyan, 1956]

увеличение массы корнеплода на 30–35 %, то у свеклы наблюдалось преимущественное развитие листового аппарата. У капусты белокачанной *Brassica oleracea* var. *capitata* при искусственном удлинении светового дня до 20 часов наблюдалось ускоренное формирование кочана (на 15–20 дней раньше контрольных сроков) [Закман, 1962; Аврорин и др., 1964].

Для сравнения воздействия полярного и короткого дня на рост и морфологические особенности сеянцев акации желтой и сирени обыкновенной растения затеняли в течение 10 и 14 часов. Полученные данные свидетельствуют, что у обоих исследуемых видов на коротком дне наблюдалось снижение содержания в листьях углеводов и значительное увеличение их растворимых форм в стеблях и корнях. Такое распределение частично объясняет более высокую зимостойкость растений, выращенных в условиях короткого дня. У акации желтой аналогичное перераспределение углеводов фиксировали уже в середине августа, тогда как у сирени отмечалась некоторая задержка в накоплении растворимых углеводов в зимующих органах при коротком дне. Корни и стебли сирени на коротком дне, особенно в конце вегетационного периода, содержали значительно больше крахмала, чем листья. В условиях длинного дня эта разница была менее выражена [Шматок, 1956].

Заключение

В последние годы интерес к изучению реакции растений на круглосуточное освещение не угасает, а скорее даже увеличивается в связи с появлением так называемых «фабрик растений», или вертикальных ферм, где растения выращивают в условиях искусственного освещения и для повышения эффективности производства возможно использование аномальных свето-темновых циклов, которые могут быть как короче, так и длиннее обычного 24-часового суточного цикла. В том числе довольно широко практикуется и круглосуточное освещение растений с более низкой освещенностью, так как оно позволяет сокращать первоначальные и операционные затраты на освещение [Sysoeva et al., 2010]. Однако в искусственной среде непрерывный свет при постоянных остальных параметрах окружающей среды (температура, влажность и др.) у многих видов растений вызывает повреждения листьев в виде хлороза или некроза [Sysoeva et al., 2010; Velez-Ramirez et al., 2011; Shibaeva et al., 2023]. Возникает вопрос – почему же в условиях круглосуточного освещения во время полярного дня листья растений не повреждаются? Для ответа на него нами [Shibaeva et al., 2024] проведено специальное исследование с целью изучить и сопоставить реакцию аборигенных видов Субарктики и интродуцированных в ПАБСИ КНЦ РАН

растений одноименных родов на круглосуточное освещение в естественной среде (во время полярного дня и белых ночей) и в факторостатных условиях климатических камер. Объектами служили аборигенные растения Субарктики (герань лесная *Geranium sylvaticum*, гравилат речной *Geum rivale* и лапчатка прямостоячая *Potentilla erecta*) и интродуценты (герань гималайская *Geranium himalayense*, гравилат коралловый *Geum coccineum* и лапчатка темно-красная *Potentilla atrosanguinea*). Предполагалось, что аборигенные виды растений в процессе эволюции смогли адаптироваться к условиям освещения, характерным для северного полярного региона. Интродуцированные же в ПАБСИ виды растений происходят из регионов, где они исторически никогда не сталкивались с круглосуточным освещением, и поэтому не должны быть потенциально адаптированными к непрерывному освещению. Таким образом, наблюдения велись за растениями, которые росли при естественном круглосуточном освещении в течение полярного дня, и за растениями, которые подвергались воздействию 24-часового фотопериода в климатических камерах.

Важно отметить, что в строгом смысле постоянного круглосуточного освещения в природе не бывает [Velez-Ramirez et al., 2011]. В естественных условиях даже во время полярного дня при отсутствии полной темноты интенсивность света и его спектральный состав значительно меняются. Интенсивность солнечного излучения изменяется в течение дня синусоидально. Что касается спектральных колебаний, то давно было показано, что они устанавливают циркадные часы арктических птиц [Küll, 1976]. Добавим к этому, что в естественных условиях температура обычно колеблется в течение суточного цикла, тогда как в большинстве экспериментов в климатических камерах она поддерживается на постоянном уровне. В ряде экспериментов показано, что если в условиях искусственного непрерывного освещения температура дня и ночи различалась, создавая температурный градиент, то фотоповреждения листьев были выражены слабее или отсутствовали полностью [Yamashino et al., 2008; Sysoeva et al., 2010; Velez-Ramirez et al., 2011]. Таким образом, при постоянстве параметров внешней среды искусственное круглосуточное освещение вызывает фотоповреждение листьев, очевидно, вследствие окислительного стресса, основной причиной которого, по нашему мнению, является циркадная асинхрония, т. е. несоответствие между внутренними (эндогенными) ритмами организма и внешними светотемновыми циклами [Shibaeva et al., 2023].

В природе, в отличие от факторостатных условий, эндогенные ритмы в период полярного дня поддерживаются благодаря суточным колебаниям других факторов среды (интенсивности и спектрального состава света, температуры и влажности), которые, по всей видимости, прямо или опосредованно участвуют в контроле эндогенных ритмов и также могут выступать в роли задатчиков ритма [Velez-Ramirez et al., 2011; Shibaeva et al., 2024]. Когда же этого оказывается недостаточно и растения испытывают стресс, то у них происходит мобилизация защитных сил, призванных обеспечить их выживание в таких условиях. При этом установлено, что у растений обеих групп (аборигенов и интродуцентов) отсутствуют механизмы специфической устойчивости к круглосуточному освещению, а защитные реакции в данном случае носят неспецифический характер и инициируются вследствие слабо развивающегося фотоокислительного стресса [Shibaeva et al., 2024]. Сегодня подобные исследования особенно важны и актуальны, поскольку понимание процессов адаптации растений к условиям непрерывного освещения необходимо для разработки новых технологий арктического земледелия и садоводства, которые требуются для более широкого освоения и разностороннего использования человеком северных территорий.

Литература

- Аврорин Н. А., Андреев Г. Н., Головкин Б. Н., Кальнин А. А. Переселение растений на Полярный Север. М.-Л.: Наука, 1964. Ч. 1. 499 с.
- Андреев Г. Н. Интродукция травянистых растений в Субарктику. Л.: Наука, 1975. 167 с.
- Будыко М. И. Тепловой баланс земной поверхности. Л.: Гидрометеиздат, 1956. 255 с.
- Вартапетян С. М., Онохина Ж. Ф. Суточный и сезонный ритм обмена азотистых веществ в листьях черники и кипрея в полярных условиях // Доклады Академии наук СССР. 1962. Т. 145, № 6. С. 1404–1407.
- Гончаров Н. П. Генетический контроль фотопериодической чувствительности у мягкой пшеницы // Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства имени Н. И. Вавилова. 1987. Вып. 174. С. 7–11.
- Дадыкин В. П., Григорьева В. Г. О фотосинтезе у растений Заполярья при круглосуточном освещении // Доклады Академии наук СССР. 1951. Т. 80, № 2. С. 261–263.
- Данилов А. Н., Мириманян В. А. Фотосинтез растений Заполярья в природных условиях // Труды Ботанического института АН СССР. Сер. IV. Экспериментальная ботаника. 1948. Вып. 6. С. 29–73.
- Журбицкий З. И. Теория и практика вегетационного метода. М.: Наука, 1968. 260 с.
- Журбицкий З. И., Вартапетян С. М. Влияние летнего полярного дня на ассимиляцию и клубнеобра-

зование картофеля // Физиология растений. 1956. Т. 3, вып. 1. С. 58–65.

Закман Л. М. Влияние повышенных доз минеральных удобрений на урожай и фотосинтез сельскохозяйственных культур на Крайнем Севере: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1962. 22 с.

Закман Л. М. Сезонные изменения содержания пигментов пластид в листьях местной и интродуцированной рябины за полярным кругом // Ботанический журнал. 1969. Т. 54, № 8. С. 1148–1157.

Каспарова С. А., Усова П. Г. Влияние минерального питания на накопление и превращение пластических веществ при созревании зерна в условиях низких температур // Доклады Академии наук СССР. 1948. Т. LX, № 8. С. 1367–1370.

Кислякова Т. Е. К вопросу о круглосуточном фотосинтезе растений на Крайнем Севере // Физиология растений. 1960. Т. 7, вып. 1. С. 62–65.

Кислякова Т. Е. О фотосинтезе картофеля в условиях Крайнего Севера // Физиология растений. 1958. Т. 5, вып. 2.

Костычев С. П., Базирина Е. Н., Чесноков В. А. Суточный ход фотосинтеза при незаходящем солнце в полярной зоне // Известия АН СССР. 1930. Сер. VII, № 7. С. 599–610.

Лукьянова Л. М., Локтева Т. Н., Булычева Т. М. Газообмен и пигментная система растений Кольской Субарктики. Апатиты: Кольск. фил. АН СССР, 1986. 126 с.

Разумов В. И., Смирнова М. И. Значение летнего «ночного» периода суток в полярных условиях для развития растений // Вестник социалистического растениеводства. 1940. № 1.

Шахов А. А. Эколого-физиологическая перестройка растений на фотоэнергетической основе // Физиологические основы северного растениеводства. Растение и среда. 1965. Т. 5. С. 5–17.

Шмакова Н. Ю., Ермолаева О. В., Лукьянова Л. М. К истории исследования фотосинтетической деятельности растений в Хибинах // Вестник Кольского научного центра РАН. 2011. № 2. С. 83–87.

Шматок И. Д. Адаптивные стратегии растений в условиях полярного дня // Ботанический журнал. 1995. Т. 80, № 3. С. 45–53.

Шматок И. Д. Влияние продолжительности дня в полярных условиях на содержание углеводов и минеральных веществ у желтой акации и обыкновенной сирени // Доклады Академии наук СССР. 1956. Т. 111, № 1. С. 213–216.

Шматок И. Д. Содержание аскорбиновой кислоты в листьях растений, произрастающих в полярных условиях // Вопросы ботаники и почвоведения в Мурманской области. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 82–117.

Шматок И. Д. Эколого-физиологическое изучение процесса фотосинтеза растений в полярных условиях // Вопросы ботаники и почвоведения Мурманской области. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 117–123.

Шульгин И. А. Солнечная энергия и растение. Л.: Гидрометеиздат, 1967. 178 с.

Шульц Г. Э. Влияние длинного северного дня на развитие различных интродуцированных травянистых растений: Научный отчет. 1936.

Шульц Г. Э. Реакции древесно-кустарниковых пород на непрерывный летний день // Доклады Академии наук СССР. Новая серия. 1949. Т. 66, № 5. С. 985–988.

Huang H., Ullah F., Zhou D-X., Yi M., Zhao Y. Mechanisms of ROS regulation of plant development and stress responses // Front. Plant Sci. 2019. Vol. 10. Art. 800. doi: 10.3389/fpls.2019.00800

Krüll F. The synchronizing effect of slight oscillations of light intensity on activity period of birds // Oecologia. 1976. Vol. 25. P. 301–308. doi: 10.1007/BF00345602

Los D. A., Murata N. Membrane fluidity and its roles in the perception of environmental signals // Biochim. Biophys. Acta. 2004. Vol. 1666(1-2). P. 142–157. doi: 10.1016/j.bbame.2004.08.002

Sakai A., Larcher W. Frost survival of plants. Responses and adaptation to freezing stress. Berlin-Heidelberg: Springer-Verlag, 1987. Vol. 62. 321 p.

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

Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Rubaeva A. A., Shmakova N. Y., Titov A. F. Response of Native and Non-Native Subarctic Plant Species to Continuous Illumination by Natural and Artificial Light // Plants. 2024. Vol. 13. Art. 2742. doi: 10.3390/plants13192742

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

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

Yamashino T., Ito S., Niwa Y., Kunihiro A., Nakamichi N., Mizuno T. Involvement of Arabidopsis clock-associated pseudo-response regulators in diurnal oscillations of gene expression in the presence of environmental time cues // Plant Cell Physiol. 2008. Vol. 49. P. 1839–1850. doi: 10.1093/pcp/pcn165

References

Andreev G. N. Introduction of herbaceous plants to the Subarctic. Leningrad: Nauka; 1975. 167 p. (In Russ.)

Avrorin N. A., Andreev G. N., Golovkin B. N., Kal'nin A. A. Plant migration to the polar north. Pt. 1. Moscow-Leningrad: Nauka; 1964. 499 p. (In Russ.)

Budyko M. I. Thermal balance of the earth's surface. Leningrad: Gidrometeoizdat; 1956. 255 p. (In Russ.)

Dadykin V. P., Grigor'eva V. G. On photosynthesis in plants of the Arctic Circle under continuous lighting. Doklady Akademii nauk SSSR = Proceedings of the USSR Academy of Sciences. 1951;80(2):261–263. (In Russ.)

Daniilov A. N., Mirimanyan V. A. Photosynthesis of plants of the Arctic Circle in natural conditions. Trudy Botanicheskogo instituta AN SSSR. Ser. IV. Eksperimental'naya botanika = Proceedings of the Botanical Institute of the USSR Academy of Sciences. Ser. IV. Experimental Botany. 1948;6:29–73. (In Russ.)

Goncharov N. P. Genetic control of photoperiodic sensitivity in soft wheat. Nauchno-tekhnicheskii

byulleten' Vserossiiskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta rastenievodstva imeni N. I. Vavilova = *Bulletin of the N. I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources*. 1987;174:7–11. (In Russ.)

Huang H., Ullah F., Zhou D-X., Yi M., Zhao Y. Mechanisms of ROS regulation of plant development and stress responses. *Front. Plant Sci.* 2019;10:800. doi: 10.3389/fpls.2019.00800

Kasparova S. A., Usova P. G. The influence of mineral nutrition on the accumulation and transformation of plastic substances during grain ripening under low-temperature conditions. *Doklady Akademii nauk SSSR = Proceedings of the USSR Academy of Sciences*. 1948;LX(8):1367–1370. (In Russ.)

Kislyakova T. E. On the photosynthesis of potatoes in the Far North. *Fiziologiya rastenii = Plant Physiology*. 1958;5(2). (In Russ.)

Kislyakova T. E. On the question of 24-hour photosynthesis of plants in the Far North. *Fiziologiya rastenii = Plant Physiology*. 1960;7(1):62–65. (In Russ.)

Kostychev S. P., Bazyrina E. N., Chesnokov V. A. Daily course of photosynthesis during not-setting sun in the polar zone. *Izvestiya AN SSSR = Proceedings of the USSR Academy of Sciences*. 1930;VII(7):599–610. (In Russ.)

Krüll F. The synchronizing effect of slight oscillations of light intensity on activity period of birds. *Oecologia*. 1976;25:301–308. doi: 10.1007/BF00345602

Los D. A., Murata N. Membrane fluidity and its roles in the perception of environmental signals. *Biochim. Biophys. Acta*. 2004;1666(1-2):142–157. doi: 10.1016/j.bbamem.2004.08.002

Luk'yanova L. M., Lokteva T. N., Bulycheva T. M. Gas exchange and pigment system of plants of the Kola Subarctic. *Apatity: Kol'sk. fil. AN SSSR*; 1986. 126 p. (In Russ.)

Razumov V. I., Smirnova M. I. The significance of the summer "night" period of the day in polar conditions for plant development. *Vestnik sotsialisticheskogo rastenievodstva = Bulletin of Socialist Plant Growing*. 1940;1. (In Russ.)

Sakai A., Larcher W. Frost survival of plants. Responses and adaptation to freezing stress. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag; 1987. Vol. 62. 321 p.

Schultz G. E. The effect of the long northern day on the development of various introduced herbaceous plants: a scientific report. 1936. (In Russ.)

Schultz G. E. Reactions of woody and shrubby species to the continuous summer day. *Doklady Akademii nauk SSSR. Novaja serija = Proceedings of the USSR Academy of Sciences. New series*. 1949;66(5):985–988. (In Russ.)

Shakhov A. A. Ecological and physiological restructuring of plants on a photo-energetic basis. *Fiziologicheskie osnovy severnogo rastenievodstva. Rasteniya i sreda = Physiological foundations of northern plant growing. Plant and environment*. 1965;5:5–17. (In Russ.)

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

Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Rubaeva A. A., Shmakova N. Y., Titov A. F. Response of Native and

Non-Native Subarctic Plant Species to Continuous Illumination by Natural and Artificial Light. *Plants*. 2024; 13:2742. doi: 10.3390/plants13192742

Shmakova N. Yu., Ermolaeva O. V., Lukyanova L. M. On the history of research on the photosynthetic activity of plants in the Khibiny Mountains. *Vestnik Kol'skogo nauchnogo centra RAN = Bulletin of the Kola Science Center of the Russian Academy of Sciences*. 2011;2:83–87. (In Russ.)

Shmatok I. D. Adaptive strategies of plants in the conditions of the polar day. *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 1995;80(3):45–53. (In Russ.)

Shmatok I. D. Ecological and physiological study of the process of photosynthesis in plants growing in polar conditions. *Voprosy botaniki i pochvovedeniya v Murmanskoi oblasti = Issues of botany and soil science in the Murmansk Region*. Moscow-Leningrad: AN SSSR; 1962. P. 117–123. (In Russ.)

Shmatok I. D. Influence of the duration of the day in polar conditions on the content of carbohydrates and minerals in yellow acacia and common lilac. *Doklady Akademii nauk SSSR = Proceedings of the USSR Academy of Sciences*. 1956;111(1):213–216. (In Russ.)

Shmatok I. D. The content of ascorbic acid in the leaves of plants growing in polar conditions. *Voprosy botaniki i pochvovedeniya v Murmanskoi oblasti = Issues of botany and soil science in the Murmansk Region*. Moscow-Leningrad: AN SSSR; 1962. P. 82–117. (In Russ.)

Shul'gin I. A. Solar energy and a plant. Leningrad: Gidrometeoizdat; 1967. 178 p. (In Russ.)

Sysoeva M. I., Markovskaya E. F., Shibaeva T. G. Plant under continuous light: a review. *Plant Stress*. 2010;4(1):5–17.

Vartapetyan S. M., Onokhina Zh. F. Daily and seasonal rhythm of nitrogenous substances exchange in the leaves of bilberry and fireweed in polar conditions. *Doklady Akademii nauk SSSR = Proceedings of the USSR Academy of Sciences*. 1962;145(6):1404–1407. (In Russ.)

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

Yamashino T., Ito S., Niwa Y., Kunihiro A., Nakamichi N., Mizuno T. Involvement of Arabidopsis clock-associated pseudo-response regulators in diurnal oscillations of gene expression in the presence of environmental time cues. *Plant Cell Physiol.* 2008;49: 1839–1850. doi: 10.1093/pcp/pcn165

Zakman L. M. The effect of increased doses of mineral fertilizers on the yield and photosynthesis of crops in the Far North: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Leningrad; 1962. 22 p. (In Russ.)

Zakman L. M. Seasonal changes in the content of plastid pigments in the leaves of native and introduced rowan trees in the Arctic Circle. *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 1969;54(8):1148–1157. (In Russ.)

Zhurbitskii Z. I. Theory and practice of the vegetation method. Moscow: Nauka; 1968. 260 p. (In Russ.)

Zhurbitskii Z. I., Vartapetyan S. M. Influence of the summer polar day on the assimilation and tuber formation of potatoes. *Fiziologiya rastenii = Plant Physiology*. 1956;1(3):58–65. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 08.11.2025; принята к публикации / accepted: 26.11.2025.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Рубаева Александра Александровна

аспирант

e-mail: arubaeva@krc.karelia.ru

Шерудило Елена Георгиевна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: sherudil@krc.karelia.ru

Шмакова Наталья Юрьевна

д-р биол. наук, заведующая лабораторией,
главный научный сотрудник

e-mail: shmanatalya@yandex.ru

Шibaева Татьяна Геннадиевна

д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник

e-mail: shibaeva@krc.karelia.ru

CONTRIBUTORS:

Rubaeva, Alexandra

Doctoral Student

Sherudilo, Elena

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Shmakova, Natalya

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

Shibaeva, Tatyana

Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher