

Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр
Российской академии наук»

ТРУДЫ

КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

№ 3, 2023

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Петрозаводск
2023

Главный редактор

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

Редакционный совет

А. М. АСХАБОВ, академик РАН, д. г.-м. н., проф.; О. Н. БАХМЕТ (зам. главного редактора), член-корр. РАН, д. б. н.; А. В. ВОРОНИН, д. т. н., проф.; И. В. ДРОБЫШЕВ, доктор биологии (Швеция – Канада); Э. В. ИВАНТЕР, член-корр. РАН, д. б. н., проф.; Х. ЙООСТЕН, доктор биологии, проф. (Германия); А. М. КРЫШЕНЬ, д. б. н.; Е. В. КУДРЯШОВА, д. флс. н., проф.; О. Л. КУЗНЕЦОВ, д. б. н.; Н. В. ЛУКИНА, член-корр. РАН, д. б. н., проф.; В. В. МАЗАЛОВ, д. ф.-м. н., проф.; Н. Н. НЕМОВА, академик РАН, д. б. н., проф.; О. ОВАСКАЙНЕН, доктор математики, проф. (Финляндия); О. Н. ПУГАЧЕВ, академик РАН, д. б. н.; С. А. СУББОТИН, доктор биологии (США); Д. А. СУБЕТТО, д. г. н.; Н. Н. ФИЛАТОВ, член-корр. РАН, д. г. н., проф.; Т. Э. ХАНГ, доктор географии (Эстония); П. ХЁЛЬТТЯ, доктор геологии, проф. (Финляндия); К. ШАЕВСКИЙ, доктор математики, проф. (Польша); В. В. ЩИПЦОВ, д. г.-м. н., проф.

Редакционная коллегия серии «Экологические исследования»

К. С. БОБКОВА, д. б. н., проф.; В. В. ВАПИРОВ, д. х. н.; А. Н. ГРОМЦЕВ, д. с.-х. н.; П. И. ДАНИЛОВ, д. б. н., проф.; Н. В. ИЛЬМАСТ (зам. отв. редактора), д. б. н., доцент; В. А. ИЛЮХА, д. б. н., доцент; Н. М. КАЛИНКИНА, д. б. н.; А. М. КРЫШЕНЬ, д. б. н.; О. Л. КУЗНЕЦОВ (отв. редактор), д. б. н.; В. А. МАСЛОБОЕВ, д. т. н., проф.; Е. Н. РАСПУТИНА (отв. секретарь), к. б. н.; С. А. СВЕТОВ, д. г.-м. н., проф.; К. Ф. ТИРРОНЕН, к. б. н.; В. Т. ЯРМИШКО, д. б. н., проф.

Издается с января 2009 г.

Адрес редакции: 185910, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11

Тел. (8142)762018; факс (8142)769600

E-mail: trudy@krc.karelia.ru

Электронная полнотекстовая версия: <http://transactions.krc.karelia.ru>; <http://journals.krc.karelia.ru>

© ФИЦ «Карельский научный центр РАН», 2023

© Институт биологии КарНЦ РАН, 2023

© Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН, 2023

© Институт леса КарНЦ РАН, 2023

Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences

TRANSACTIONS

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

No. 3, 2023

ECOLOGICAL STUDIES

Petrozavodsk
2023

Editor-in-Chief

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

Editorial Council

A. M. ASKHABOV, RAS Academician, DSc (Geol.-Miner.), Prof.; O. N. BAKHMET (Deputy Editor-in-Chief), RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.); I. V. DROBYSHEV, PhD (Biol.) (Sweden – Canada); N. N. FILATOV, RAS Corr. Fellow, DSc (Geog.), Prof.; T. E. HANG, PhD (Geog.) (Estonia); P. HÖLTTÄ, PhD (Geol.), Prof. (Finland); E. V. IVANTER, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.; H. JOOSTEN, Dr. (Biol.), Prof. (Germany); A. M. KRYSHEN', DSc (Biol.); E. V. KUDRYASHOVA, DSc (Phil.), Prof.; O. L. KUZNETSOV, DSc (Biol.); N. V. LUKINA, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.; V. V. MAZALOV, DSc (Phys.-Math.), Prof.; N. N. NEMOVA, RAS Academician, DSc (Biol.), Prof.; O. OVASKAINEN, PhD (Math.), Prof. (Finland); O. N. PUGACHYOV, RAS Academician, DSc (Biol.); V. V. SHCHIPTSOV, DSc (Geol.-Miner.), Prof.; S. A. SUBBOTIN, PhD (Biol.) (USA); D. A. SUBETTO, DSc (Geog.); K. SZAJEWSKI, PhD (Math.), Prof. (Poland); A. V. VORONIN, DSc (Tech.), Prof.

Editorial Board of the «Ecological Studies» Series

K. S. BOBKOVA, DSc (Biol.), Prof.; P. I. DANILOV, DSc (Biol.), Prof.; A. N. GROMTSEV, DSc (Agr.); N. V. ILMAST (Deputy Editor-in-Charge), DSc (Biol.), Assistant Prof.; V. A. ILYUKHA, DSc (Biol.), Assistant Prof.; N. M. KALINKINA, DSc (Biol.); A. M. KRYSHEN', DSc (Biol.); O. L. KUZNETSOV (Editor-in-Charge), DSc (Biol.); V. A. MASLOBOEV, DSc (Tech.), Prof.; E. N. RASPUTINA (Executive Secretary), PhD (Biol.); S. A. SVETOV, DSc (Geol.-Miner.), Prof.; K. F. TIRRONEN, PhD (Biol.); V. V. VAPIROV, DSc (Chem.); V. T. YARMISHKO, DSc (Biol.), Prof.

Published since January 2009

8 issues a year

Editorial Office address: 11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
Tel. (8142)762018; fax (8142)769600
E-mail: trudy@krc.karelia.ru

Full-text electronic version: <http://transactions.krc.karelia.ru>; <http://journals.krc.karelia.ru>

© Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, 2023
© Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences, 2023
© Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences, 2023
© Northern Water Problems Institute, Karelian Research
Centre, Russian Academy of Sciences, 2023

Предисловие

Этот выпуск серии «Экологические исследования» «Трудов Карельского научного центра РАН» приурочен к 70-летию Института биологии КарНЦ РАН и включает в себя обзорные статьи о результатах исследований ряда научных школ и направлений, сложившихся в институте за годы его деятельности.

Институт биологии Карельского научного центра РАН (в то время – Карело-Финского филиала АН СССР) создан 29 апреля 1953 г. в соответствии с распоряжением Президиума АН СССР № 2167 от 10 декабря 1951 г. на базе ряда научных подразделений, существовавших в филиале. В его становлении и развитии в первые десятилетия важную роль сыграли крупные ученые, приехавшие из Москвы и Ленинграда: члены-корреспонденты АН СССР Ю. И. Полянский, Н. И. Пьявченко, доктора наук А. С. Лутта, И. Ф. Правдин, В. П. Дадыкин, заложившие основы ряда научных школ, развитых в дальнейшем их учениками и продолжателями. Вначале деятельность института была направлена в первую очередь на оценку биологического разнообразия и ресурсов основных экосистем республики и их рациональное использование. При этом параллельно развивались исследования по эколого-физиологическим и биохимическим направлениям. Следует отметить огромный вклад в развитие института д. б. н. С. Н. Дроздова, возглавлявшего его в 1961–1995 гг.

В середине 70-х годов значительно расширилась тематика института, появился ряд новых лабораторий. В настоящее время проводимые в институте исследования охватывают различные отрасли биологии – ботанику, зоологию, ихтиологию, биохимию, генетику, физиологию растений и животных, биофизику, паразитологию, почвоведение. Это позволяет выполнять научные исследования в биологических системах как надорганизменного (биоценозы и популяции), так и клеточного и молекулярного уровней. Все они имеют четко выраженную экологическую направленность. Исследования института широко известны как в нашей стране, так и за рубежом.

Представленные в выпуске статьи в различной мере отражают становление и основные результаты деятельности научных коллективов и школ, отдельные из которых начали свои исследования уже в конце 40-х – начале 50-х годов (зоологи, паразитологи, болотоведы, физиологи растений), позднее сформировались научные школы экологической биохимии и физиологии животных.

В настоящее время Институт биологии продолжает активную научно-исследовательскую работу, развивая новые передовые биологические направления. Сохранение высокого уровня исследований возможно благодаря плодотворным усилиям ученых и специалистов, которые в разное время работали в институте и продолжают работать сейчас. Наряду с этим выпуском о научных школах института к изданию готовится книга «Институт биологии Карельского научного центра РАН: история в лицах», включающая биографические очерки о выдающихся ученых, работавших в прошлом веке, тех, кого уже с нами нет. Это дань уважения людям, внесшим неоценимый вклад в развитие института.

В Карельском научном центре РАН всегда было и сохраняется тесное сотрудничество между коллективами разных институтов. В 2022 году исполнилось 65 лет Институту леса КарНЦ РАН. С первых же лет в его стенах развернулись исследования флоры сосудистых растений, грибов и лишайников, которые выполнялись и в сотрудничестве с ботаниками Института биологии. Статья о результатах этих работ также включена в настоящий выпуск.

Редакционная коллегия

УДК 577.1 : 57.017.32 : [592+597](470.2)

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ НАУЧНОЙ ШКОЛЫ «ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ БИОХИМИЯ ЖИВОТНЫХ»

Н. Н. Немова

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

В статье представлены сведения о становлении и развитии ведущей научной школы «Экологическая биохимия животных», основу которой составляют сотрудники, аспиранты и студенты лаборатории экологической биохимии Института биологии КарНЦ РАН – исследователи нескольких поколений, объединенные общностью научных интересов. Основные исследования коллектива научной школы связаны с изучением биохимических и молекулярно-генетических механизмов развития приспособительных реакций у организмов различных экологических и филогенетических групп. Приведены сведения об основных научных результатах и публикациях коллектива научной школы по проблеме эколого-биохимических адаптаций организмов, главным образом водных. Приведены примеры реализации биохимических адаптаций у гидробионтов.

Ключевые слова: научная школа; кадры; гранты; эколого-биохимические адаптации; гидробионты

Для цитирования: Немова Н. Н. Основные направления исследований научной школы «Экологическая биохимия животных» // Труды Карельского научного центра РАН. 2023. № 3. С. 6–25. doi: 10.17076/eco1774

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

N. N. Nemova. THE MAIN RESEARCH AREAS OF THE SCIENCE SCHOOL IN ECOLOGICAL BIOCHEMISTRY OF ANIMALS

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

The article presents information about the formation and development of the leading science school in Ecological Biochemistry of Animals, which is primarily composed of research associates, graduate and post-graduate students of the Environmental Biochemistry Laboratory of IB KarRC RAS, representing several generations of researchers united by common scientific interests. Studies of the science school team are mostly concerned with the biochemical and molecular-genetic mechanisms behind the development of adaptive reactions in organisms of various ecological and phylogenetic groups.

The article provides information on the main scientific results and publications of the science school team regarding ecological and biochemical adaptations of organisms, mainly aquatic ones. Examples of the biochemical adaptations in aquatic organisms are given.

Keywords: science school; human resources; grants; ecological and biochemical adaptations; aquatic organisms

For citation: Nemova N. N. The main research areas of the science school in Ecological Biochemistry of Animals. *Trudy Kareli'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2023. No. 3. P. 6–25. doi: 10.17076/eco1774

Funding. The study was financed from the Russian federal budget through government assignment to KarRC RAS (Institute of Biology KarRC RAS).

Основу научной школы «Экологическая биохимия животных» составляют сотрудники, аспиранты и студенты лаборатории экологической биохимии Института биологии КарНЦ РАН нескольких поколений, объединенные общностью научных интересов. Основатель школы – профессор В. С. Сидоров (рис. 1), широко известный и признанный специалист в области биохимии, выпускник кафедры биохимии МГУ, аспирант Института биохимии им. А. Н. Баха, там же защитивший кандидатскую, а впоследствии и докторскую диссертацию, ученик и соратник академиков А. Н. Белозерского, А. И. Опарина, Н. М. Сисакяна. В разные годы в научные исследования школы были вовлечены ученые и преподаватели Петрозаводского госуниверситета, ихтиологи, паразитологи, физиологи животных, биофизики Института биологии КарНЦ РАН. Общая биология, как известно, включает в себя ряд самостоятельных наук, и в настоящее

время между основными методами исследований нельзя провести строгой границы.

Исследования коллектива научной школы ведутся с конца 1950-х годов (в 2022 году исполнилось 65 лет лаборатории экологической биохимии, ранее – биохимии липидов), за это время через лабораторию экологической биохимии прошло довольно большое количество ученых, аспирантов, студентов.

Статус ведущей научной школы Российской Федерации коллектив получил в 2003 году, выиграв конкурсный грант «Программы Президента Российской Федерации для поддержки научных исследований молодых российских ученых – кандидатов и докторов наук и государственной поддержки ведущих научных школ Российской Федерации» («О грантах Президента Российской Федерации для поддержки научных исследований молодых российских ученых – докторов наук и государственной поддержки ведущих научных школ Российской Федерации»).

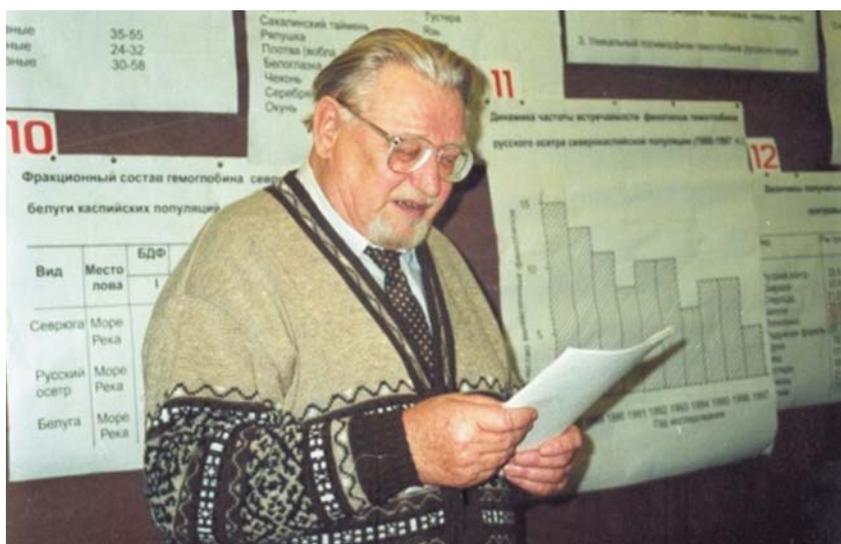


Рис. 1. Основатель научной школы проф. В. С. Сидоров
Fig. 1. The founder of the scientific school prof. V. S. Sidorov

Федерации», № 633 от 23 мая 1996 г.). Согласно этой программе, «Ведущей научной школой Российской Федерации считается сложившийся коллектив исследователей различных возрастных групп и научной квалификации, связанных проведением исследований по общему научному направлению и объединенных совместной научной деятельностью». В течение 14 лет исследования научной школы поддерживались грантами этой программы. Кроме того, в ее рамках четверо молодых ученых коллектива научной школы (С. А. Мурзина, М. В. Чурова (Кузнецова), Н. П. Канцерова, С. Н. Пеккоева) (рис. 2) получали гранты для молодых ученых – кандидатов наук и грант для молодых ученых –

докторов наук получала С. А. Мурзина. Аспиранты Н. С. Шульгина, А. А. Кочнева, С. Н. Пеккоева, Д. С. Провоторов, В. П. Воронин (рис. 3) получали стипендии Правительства РК, Правительства РФ, Президента РФ. В рамках решения научно-образовательных задач подготовлено большое число дипломных студенческих работ, кандидатов и докторов наук. Молодые ученые являются полноценными участниками в выполнении исследований бюджетных тем НИР, в рамках грантов различных Программ и Фондов, а также получали опыт руководства исследованиями, участвовали в экспедициях (в России и за рубежом), проходили стажировки в ведущих институтах и университетах.



д. б. н. С. А. Мурзина
S. A. Murzina, Doctor (DSc) of Biology



к. б. н. М. В. Кузнецова
M. V. Kuznetsova, Cand. (PhD) of Biology



к. б. н. С. Н. Пеккоева
S. N. Pekkoeva, Cand. (PhD) of Biology



к. б. н. Н. П. Канцерова
N. P. Kantserova, Cand. (PhD) of Biology

Рис. 2. Лауреаты грантов Программы Президента РФ для поддержки научных исследований молодых российских ученых – кандидатов и докторов наук и государственной поддержки ведущих научных школ Российской Федерации

Fig. 2. Laureates of grants of the Program of the President of the Russian Federation to support scientific research of young Russian scientists – candidates and doctors of sciences and state support for leading scientific schools of the Russian Federation



Д. С. Провоторов
D. S. Provotorov



А. А. Кочнева
A. A. Kochneva



В. П. Воронин
V. P. Voronin



Н. С. Шульгина
N. S. Shulgina



С. Н. Пеккоева
S. N. Pekkoeva

Рис. 3. Лауреаты стипендий Правительства Республики Карелия, Правительства Российской Федерации, Президента Российской Федерации

Fig. 3. Laureates of the Scholarship of the Government of the Republic of Karelia, the Government of the Russian Federation, the President of the Russian Federation

Члены научной школы регулярно принимают участие в работе российских и международных научных конференций и семинаров с пленарными, устными и стендовыми докладами, участвуют в научно-педагогической и просветительской деятельности. Количество публикаций в отечественной и зарубежной печати (монографий, статей, тезисов докладов, учебных пособий и других материалов) не поддается подсчету. По результатам исследований НИР участниками научной школы защищено 6 докторских и 40 кандидатских диссертаций, осуществлялось руководство докторскими и кандидатскими диссертациями ученых из

других институтов, университетов и научных организаций.

В течение всего времени существования научной школы постоянно обновлялась материально-техническая база лаборатории. Следует отметить, что еще в советский период в лаборатории имелись современные для того времени хроматографы, оборудование для гель-хроматографии и электрофореза, центрифуги и ультрацентрифуги, другое оборудование известных мировых фирм. В последние годы значительная часть современного оборудования для выполнения биохимических и молекулярно-генетических исследований была прио-

бретена за счет грантов Российского научного фонда и частично за счет национальной программы «Наука» Минобрнауки РФ.

Основные научные исследования коллектива научной школы связаны с изучением биохимических и молекулярно-генетических механизмов развития приспособительных реакций у организмов различных экологических и филогенетических групп. Оценка их адаптационного потенциала позволяет понять, каким образом на уровне макромолекул организм использует эволюционно закрепленные и приобретенные механизмы для того, чтобы приспособление проходило с минимальными затратами энергии и веществ, необходимых для поддержания гомеостаза, обеспечения всех процессов его жизнедеятельности. С использованием эволюционного и экологического подходов к оценке биохимического статуса экто- и эндотермных животных получены многочисленные экспериментальные результаты, которые послужили опорой для создания фундаментальных основ экологической биохимии животных как самостоятельного научного направления.

Проблема устойчивости, приспособления организма к условиям обитания, в том числе при антропогенных воздействиях и изменении климата, является частью общей фундаментальной проблемы биологии (в том числе экологии) – взаимоотношений организма и среды. Адаптации обеспечиваются деятельностью целого комплекса механизмов, среди которых особая роль отведена биохимическим механизмам, лежащим в основе развития компенсаторных реакций клетки [Хочачка, Сомеро, 1988; Hochachka, Somero, 2002; Somero, 2003; Немова, Высоцкая, 2004; Озернюк, 2011]. При изменении условий среды или при переходе организма на новую стадию развития возникают новые задачи, для решения которых необходимо учитывать количественные и качественные изменения в биохимическом метаболизме как отдельного органа, так и всего организма. Природа адаптивных изменений высоко консервативна ввиду необходимости сохранения биохимического единства перед лицом разнообразия адаптивных задач. Для достижения этой консервативной цели требуются не только соответствующие генные продукты, например ферменты с термальными характеристиками, подходящими для их термальной ниши, но также и генные регуляторные механизмы, которые обеспечивают соответствующие типы генов, вызывающих адаптивные изменения. Природа адаптаций иерархична: один уровень связан с временным характером иерархии, а второй – с организационной сложностью организмов

[Хочачка, Сомеро, 1988; Hochachka, Somero, 2002]. Основные выводы об эколого-биохимических адаптациях водных организмов сделаны на основе анализа результатов изучения гидробионтов северных широт – организмов, развитие и становление которых, как известно, происходит при сравнительно низкой температуре, слабой минерализации, олиготрофности, при постоянных сезонных колебаниях абиотических факторов и продолжительных периодах низкой доступности пищевых ресурсов. Приспособляемость водных организмов к постоянно меняющейся среде – процесс сложный и многогранный.

Следует заметить, что многие фундаментальные концепции современной биологии установлены в процессе изучения гидробионтов – представителей эктотермных животных, у которых легче, чем у теплокровных, прослеживаются взаимосвязи организма и среды. До сих пор не существует единого мнения о степени устойчивости и чувствительности гидробионтов, обитающих в водоемах северных широт. Как этот процесс происходит реально у обитателей северных водоемов, пока не совсем ясно.

И в отечественной, и в зарубежной литературе все еще чрезвычайно мало таких комплексных работ, включающих гидробиологические, ихтиологические, эколого-биохимические, физиологические, гистохимические, молекулярно-генетические исследования механизмов развития адаптивных реакций у организмов высоких широт. Поэтому новизна и рациональность выбранного в исследованиях НИР научной школы подхода состоит в использовании сравнительно большого комплекса взаимосвязанных показателей, позволяющих максимально широко и глубоко охарактеризовать эколого-биохимический статус исследуемых гидробионтов морских и пресноводных экосистем в различных экологических, климатических и трофических условиях среды обитания.

В настоящее время основные направления исследований научной школы включают:

1. Изучение биохимических и молекулярно-генетических механизмов адаптаций животных (главным образом водных) в условиях кратковременного и длительного воздействия внешних факторов, в том числе антропогенных;
2. Исследование роли важнейших макромолекул в обеспечении метаболического и функционального гомеостаза организмов при воздействии факторов среды различного генеза;
3. Развитие теоретических основ и совершенствование методических подходов экологического мониторинга и биотестирования (си-



Коллектив научной школы в разные годы
The staff of the scientific school in different years

стема биомаркеров = “early warning signals” в морских и пресноводных экосистемах);

4. Исследования в области биотехнологии выращивания лососеобразных видов рыб;

5. Формирование и развитие метаболомики (липидомики, протеомики) в работах эколого-биохимического акцентирования и мониторинга, а также морского биопроспектинга в России.

Исследования проводили в России и за рубежом. География научных исследований научной школы обширна, включает Арктику и Антарктику, Субарктику, различные регионы РФ (Северо-Запад, Дальний Восток, Сибирь, Крым, Осетию, Каспий и др.). Следует отметить, что, несмотря на так называемые суровые условия среды, арктические экосистемы, особенно морские, демонстрируют высокую

продуктивность и сравнительно высокое биоразнообразие на фоне их значительной пространственной дискретности, обеспечивающей их устойчивость [Шатуновский, 1980; Карамушко, 2007; Нор, Gjosaeter, 2013; Флинт, 2014; Berge et al., 2015].

Главные результаты получены на основе исследований приспособительных реакций гидробионтов (рыб, моллюсков, ракообразных) разных таксономических групп: *Salmonidae*, *Coregonidae*, *Esocidae*, *Cyprinidae*, *Percidae*, *Clupeidae*, *Cottidae*, *Gasterosteidae*, *Stichaeidae*, *Gadidae*, *Bivalvia*, *Crustacea* и др. Изучены элементы водных экосистем, связанные прямыми и опосредованными пищевыми отношениями, которые играют ключевую роль в передаче и трансформации вещества и энергии (например, беломорская колюшка *Gasterosteus aculeatus*), или имеют коммерческую ценность (например, беломорская сельдь *Clupea pallasimaris albi*, лососевые), или являются показательными модельными объектами в аква- и марикультуре (например, радужная форель *Parasalmo mykiss* и пресноводная мидия *Mytilus edulis*). Кроме того, известно, что рыбы и моллюски представляют собой удобные объекты при определении степени влияния на организм различного рода ксенобиотиков, в том числе токсических.

Исследовали биохимические адаптации водных организмов при воздействии изменяющихся факторов среды, таких как температура, соленость, гипоксия, репродукция и развитие, трофика, аллелопатии, болезни рыб, ацидоз, гумифицированность водоема, техногенные факторы, сочетание факторов и др. [Сидоров, 1983; Немова, Высоцкая, 2004; Смирнов, Богдан, 2007; Высоцкая, Немова, 2008; Лысенко и др., 2011; Биота..., 2012].

Для характеристики исследуемых гидробионтов (определения видового состава, линейно-весовых характеристик, возрастного и полового состава, стадии зрелости гонад, типа и состава питания и др.) использовали классические биологические методы сезонных полевых ихтиологических и гидробиологических наблюдений.

В зависимости от задач исследовали биохимические показатели (около 150) метаболизма, включающие:

– липидный обмен: общие липиды, общие фосфолипиды и отдельные фракции, моно-, ди-, триацилглицерин, холестерин, эфиры холестерина, воска, жирные кислоты и их отдельные соотношения, включая “health” и “nutrition” indexes; липопротеиновый профиль; жирорастворимые витамины; антиоксиданты; желчные

кислоты; продукты перекисного окисления липидов;

– энергетический и углеводный обмен: определение активности цитохром с-оксидазы (COX, EC 1.9.3.1), альдолазы (EC 4.1.2.13), лактатдегидрогеназы (LDH, EC 1.1.1.27), 1-глицерофосфатдегидрогеназы (1-GPDH, EC 1.1.1.8) и глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы (G-6-PDH, EC 1.1.1.49);

– белковый обмен: определение активности протеолитических ферментов: протеасомы (EC 3.4.99.46), кальпаинов (EC 3.4.22.53), цистеиновой протеиназы, катепсина В (EC 3.4.22.1), и аспартатной, катепсина D (EC 3.4.23.5); содержания карбонилированных белков;

– молекулярно-генетические индикаторы: активность и уровень экспрессии генов ферментов липогенеза (CD36, Δ5FAD, Δ6FAD, ACO, CPT1, SR-B1, ELOVL_a, ELOVL_{5b}, ELOVL₂, ELOVL₄), транскрипционные факторы регуляции (PPAR α , PPAR β 1A, PPAR γ , PGC-1 α , LXR, SREBP-1, SREBP-2), активность и уровень экспрессии генов кальпаинов, протеасом, катепсина В и D, активность и уровень экспрессии генов мышечных белков по транскрипционным факторам регуляции миогенеза (MyoG, Myf5, MyoD1 (паралоги)), миостатина MSTN (паралоги), гена тяжелой цепи миозина (MyHC);

– определение концентраций важнейших компонентов ферментного комплекса антиоксидантной защиты: активности глутатион S-трансферазы (GST, EC 2.5.1.18), концентрации восстановленного глутатиона (GSH), активности супероксиддисмутазы (SOD, EC 1.15.1.1), каталазы (CAT, EC 1.11.1.6), гваякол-зависимой пероксидазы (GPx, EC 1.11.1.7), этоксирезорурфин-о-диэтилазы (EROD, EC 1.14.14.1);

– при решении определенных задач изучали также активность транспортных аденозинтрифосфатаз (обмен электролитов): Na⁺/K⁺-АТФазы (EC 7.2.2.13), лизосомальных гидролаз.

Исследования проводились в рамках бюджетных НИР и грантов различных фондов и программ: ФЦНТП, ФЦП, РФФИ, РФ, Минобрнауки РФ, Президиума РАН, ОБН РАН, Президента РФ для ведущих научных школ России и молодых ученых, международных (Норвегия, Финляндия, Чехия, Мексика и др.) проектов. В последние годы основная поддержка НИР осуществлялась в рамках Российского научного фонда:

– проект № 14-24-00102 «Лососевые рыбы Северо-Запада России: эколого-биохимические механизмы раннего развития», рук. – чл.-корр. РАН Немова Н. Н., продление 2017–2018 гг.;



65-летний юбилей лаборатории экологической биохимии
65th Anniversary of the Laboratory for Environmental Biochemistry

– проект № 17-74-20098 «Оценка эффективности использования дигидрохверцетина, уникального антиоксиданта российского производства, для увеличения производительности форелевых хозяйств в условиях Северо-Западного региона России», рук. – ст. науч. сотр., к. б. н. Канцерова Н. Н., 2017–2020 гг., продление 2021–2022 гг.;

– проект № 19-14-0081 «Влияние физических факторов на эффективность искусственного (заводского) воспроизводства молоди атлантического лосося *Salmo salar*: физиолого-биохимическая и молекулярно-генетическая характеристика», рук. – ак. РАН Немова Н. Н., 2019–2021 гг., продление 2022–2023 гг.;

– проект № 23-24-00617 «Молекулярно-генетические и биохимические показатели в оценке темпов роста садковой форели при введении дополнительного освещения в технологию товарного выращивания в условиях Южного региона РФ», рук. – ст. науч. сотр., к. б. н. Кузнецова М. В., 2023–2024 гг.

При проведении НИР использовали комплекс полевых и экспериментальных методов биологии – ихтиологии, гидробиологии, экологии, биохимии, физиологии, молекулярной генетики, гистологии. Инструментальные методы исследований включали жидкостную хроматографию низкого давления, жидкостную хроматографию высокого давления, газовую хро-

матографию, тонкослойную хроматографию, высокоэффективную тонкослойную хроматографию, гель-хроматографию, спектрофотометрию, центрифугирование (в т. ч. ультрацентрифугирование), а также методы анализа ферментов различных метаболических путей, MALDI-TOF-спектрометрию, иммуноферментный анализ, иммуноблоттинг, ПЦР, имитационное компьютерное моделирование, гистологические методы исследований, постановку аквариальных экспериментов.

Условия аквариальной, оборудованной силами лаборатории при поддержке Института биологии, позволяют проводить полноценные и полноцикловые эксперименты с пресноводными, в том числе с холодоводными, гидробионтами (рыбы, моллюски и др.), с соблюдением контроля (и регулирования) комплекса факторов среды: температура, освещение, кислород, гидрохимия (аммиак, нитриты, нитраты и др.).

Статистический анализ проводили с использованием пакета Excel и компьютерной программы Statgraphics 2.5 для Windows. Достоверность различий между липидными показателями оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа (One-way ANOVA). Непараметрический критерий Вилкоксона – Манна – Уитни [Гублер, Генкин, 1973] использовали в случае «ненормального» распределения полученных в ходе анализа данных. Различия

между значениями отдельных показателей в сравниваемых вариантах считали достоверными при $p \leq 0,05$.

В рамках одной статьи сложно рассказать обо всех результатах в деталях; научным коллективом опубликовано большое число работ в авторитетных, высокорейтинговых российских и международных журналах [Биота..., 2012; Богдан, 1999; Бондарева, Немова, 2006, 2008; Волкова, Немова, 2006; Высоцкая, Егорова, 2007; Высоцкая, Немова, 2008; Высоцкая, Суховская, 2006; Лысенко и др., 2011; Мурзина и др., 2018–2020; Мещерякова и др., 2017; Немова, 1996, 2003, 2005; Немова, Бондарева, 2005; Немова, Высоцкая, 2004; Немова и др., 2002, 2014–2016, 2018, 2021a, б; Павлов и др., 2007; Пеккоева и др., 2017, 2018; Рабинович, Иванов, 2009; Сидоров, 1983; Сидоров и др., 1989, 2002, 2003; Смирнов, Богдан, 2007; Смирнов, Суховская, 2005; Фокина и др., 2010, 2020; Чурова и др., 2021; Эколого-биохимический..., 2016; Bakhmet et al., 2009, 2021; Churova et al., 2014, 2017, 2019, 2021; Fokina et al., 2014, 2016; Kantserova et al., 2017; Kochneva et al., 2021; Lysenko et al., 2012, 2015, 2017; Murzina et al., 2012–2014, 2019–2022; Nefedova et al., 2015; Nemova et al., 2013, 2020, 2021a, б; Nemova, Lysenko, 2013; Pekkoeva et al., 2021; Rabinovich et al., 1999, 2003, 2006; Rendakov et al., 2018; Rendakov, 2021; Sukhovskaya et al., 2020; Vasilyeva et al., 2016; Voronin et al., 2021a, b; Vysotskaya et al., 2021; Zotin et al., 2021], в настоящей статье представлены некоторые обобщения.

Так, в последние несколько лет исследования значительной части коллектива научной школы связаны с разработкой и теоретическим обоснованием практических мер, направленных на оптимизацию и совершенствование технологии воспроизводства лососевых рыб в аквакультуре. Основные проблемы искусственного разведения и выращивания рыб включают понимание того, как обеспечить максимальный прирост мышечной массы при минимальном отходе рыбы, здоровье рыб, устойчивость к заболеваниям и патогенам, устойчивость и поддержание баланса природной экосистемы, решение проблемы отходов и переработки. В этом направлении уже проведены исследования и получены результаты по биохимической оценке процессов роста и развития, эффективности используемых кормов, применения биоактивных добавок к кормам для повышения продуктивности товарного выращивания радужной форели *Oncorhynchus mykiss* [Фокина и др., 2020; Kantserova et al., 2020; Канцерова и др., 2022].

Одним из ведущих механизмов формирования биохимических адаптаций у гидробионтов выступает эволюционно закрепленная так называемая «метаболическая» разнокачественность видов. В наших исследованиях на атлантическом лососе было показано, что индивидуальная биохимическая разнокачественность морфологически сходных сеголеток лососевых рыб становится очевидна уже в эмбриогенезе и проявляется на личиночной стадии, поэтому при распределении из нерестовых гнезд часть выклюнувшихся личинок имеет определенные метаболические преимущества, позволяющие активно заселять лучшие выростные участки [Эколого-биохимический..., 2016]. Показано, что различия в биохимическом статусе между молодью лососевых рыб (атлантический лосось *Salmo salar*, кумжа *Salmo trutta*) из разных биотопов на нерестово-выростных участках рек определяют темпы роста, реореакцию, пищевую активность, время перехода к новому этапу развития, готовность к смолтификации, определяют растянутость периода наступления смолтификации у пестряток одной генерации и, соответственно, ранней или поздней миграции в море, что отражается на формировании сложной возрастной структуры популяции, успешности перезимовки и в целом реализации жизненной стратегии, а также выживаемости молоди в условиях северных широт [Нефедова и др., 2014; Чурова и др., 2015; Немова и др., 2015, 2019; Эколого-биохимический..., 2016; Kantserova et al., 2017; Lysenko et al., 2017; Мурзина, 2019; Nemova et al., 2020].

Результаты и сделанные на их основе выводы о роли биохимических адаптаций в раннем развитии атлантического лосося использованы в исследованиях по искусственному выращиванию лосося в условиях рыбоводного завода. В последнем случае помимо биохимической характеристики процессов роста и развития лосося от оплодотворенной икры до молоди, готовой к выпуску в море, изучали введение в технологию выращивания молоди физических факторов (разных режимов освещения и облучение лазером на этапе бластулы). Эти результаты могут быть важны для научного обоснования и корректировки технологии эффективного и безопасного выращивания молоди лососевых рыб в условиях аквакультуры [Немова и др., 2018; Nemova et al., 2020, 2021a; Shulgina et al., 2021; Voronin et al., 2021a]. Ранее в рамках бюджетных тем НИР были проведены биохимические исследования влияния часто встречающихся при искусственном выращивании молоди лосося болезней, таких как некроз плавников, ихтиофтириоз, в также аэромоноз



За работой
At work

карповых рыб (получен патент) [Смирнов, Богдан, 2007].

Результаты многолетних исследований эколого-биохимических адаптаций гидробионтов, представленные в большом количестве научных статей и монографий коллектива научной школы, позволили сделать общие заключения о роли и взаимосвязи различных метаболических путей превращения молекул в организме в достижении гомеостаза, в значительной степени согласующиеся с положениями, высказанными в фундаментальных трудах П. Хочачки и Дж. Сомеро [Хочачка, Сомеро, 1988; Hochachka, Somero, 2002; Somero, 2003] по биохимическим адаптациям у организмов различных таксономических групп при развитии ответной реакции на воздействие изменяющихся факторов среды различного генеза:

- стабильность регуляции жизненных функций организмов в различных экологических условиях обеспечивается с участием биохимических систем организма;

- нижний и верхний пределы тех или иных воздействий, влияющих на гомеостаз организма, располагаются очень близко к границе устойчивости белковых комплексов и липид-белковых взаимодействий в биологических мембранах;

- успех адаптации зависит от выбора организмом стратегии эффективного расходования запасных ресурсов, способности перестраивать свой метаболизм в соответствии с их видовыми, половыми, возрастными особенностями, гидрологическими, экологическими и кормовыми условиями мест обитания;

- долговременные эволюционные изменения часто бывают сходны с кратковременными акклиматизационными сдвигами (один из примеров – адаптивные изменения липидов: поддержание нужной микровязкости достигается сравнимыми способами как у видов, приспособленных к разным температурам, так и у популяций одного и того же вида, акклимированных к разным условиям);

– биохимические адаптации к изменению факторов среды обычно носят компенсаторный характер (например, биосинтез или ресинтез соответствующих липидов за счет их жирнокислотных компонентов с такими физико-химическими свойствами, которые обеспечивают компенсацию изменений температуры, солености и др.);

– при всей стереотипности адаптивных реакций, вызванных разными природными и антропогенными факторами, можно выделить некоторые различия, определяемые таксономической и половой принадлежностью организма, его физиологическим состоянием, стадией развития, природой и силой воздействующего фактора.

Биохимический гомеостаз гидробионтов при изменении факторов среды поддерживается за счет реализации механизмов развития взаимосвязанных метаболических реакций с участием липидов, белков, в т. ч. ферментных, углеводов и других биомолекул с соблюдением принципа максимальной экономии при расходовании энергетических и пластических ресурсов, что является важнейшим условием адаптации. Одним из ведущих механизмов формирования биохимических адаптаций у гидробионтов выступает эволюционно закрепленная так называемая «метаболическая» разнокачественность видов, обитающих в морских и пресноводных экосистемах.

Кроме того, на основе результатов многолетних исследований сформулированы особенности эколого-биохимических адаптаций гидробионтов:

– полная зависимость от среды и принадлежность к группе эктотермных животных, особенности цикла развития; например, для всех исследованных видов в условиях приспособления к вариациям условий среды (зимовка или миграции, смена сезонов) характерно накопление высокого уровня общих липидов в теле и их обязательное депонирование, при этом особенно важным является «определение» ключевого органа жиронакопления;

– эволюционная консервативность эколого-биохимических адаптаций у исследуемых костистых рыб, ракообразных, моллюсков, которые обнаруживают сходство между собой и различаются степенью ответной реакции, уровнем активности и лабильностью в ряде экологических ситуаций; например, эволюционным механизмом адаптации, сформировавшимся у исследованных гидробионтов (вне зависимости от вида, возраста, экологических условий среды), является ведущее положение и постоянное присутствие во всех тканях и органах

олеиновой ЖК, что демонстрирует ее как генеральную биохимическую «единицу», присутствующую в структуре практически всех основных липидов, как структурных, формирующих липидный каркас биомембран, так и запасных липидов, определяющих их энергетическую емкость;

– большое значение имеют адаптации на уровне микросреды, прежде всего липидного окружения, в котором функционируют многие ферменты;

– характерны некая «растянутость» (во времени) адаптивных перестроек по сравнению с теплокровными, более широкий набор изоферментов, большая степень ненасыщенности жирных кислот, соотношение структурных липидов и жирных кислот в мембранах соответствует физическим или химическим особенностям среды;

– биохимические адаптации у обитателей северных водоемов, развитие и становление которых происходит при сравнительно низкой температуре, слабой минерализации, олиготрофности, более разнообразны;

– для гидробионтов высоких широт характерны адаптации, которые способствуют «синхронизации» специфических биохимических путей обмена веществ с сезонным функционированием водной экосистемы, что особенно выражено для морской экосистемы;

– гидробионты, которые испытывают суточные и/или сезонные выраженные колебания факторов окружающей среды, вероятно обладают механизмами защиты, обеспечивающими и большую толерантность к антропогенной нагрузке.

Следует подчеркнуть, что устойчивость водных организмов (рыб и беспозвоночных) к изменению факторов среды в значительной степени определяется вовлечением эволюционно закрепленных биохимических механизмов адаптаций, которые обеспечиваются во многом за счет изменения метаболической активности макромолекул [Крепс, 1981]. Наши исследования свидетельствуют о том, что до определенного предела водные организмы противостоят вредным воздействиям токсикантов благодаря эволюционно выработанным механизмам биохимических адаптаций, однако дальнейшая нагрузка может приводить к патологическим изменениям в организмах, нарушениям связей в популяциях [Биота..., 2012].

Результаты исследований научной школы важны:

– для получения новых знаний о механизмах развития приспособительных реакций у живых организмов, стоящих на различных ступенях эволюционного развития; оценка их адаптационного потенциала позволяет понять,

каким образом на уровне макромолекул организм использует эволюционно закрепленные и приобретенные механизмы для того, чтобы приспособление проходило с минимальными затратами энергии и веществ, необходимых для поддержания гомеостаза, обеспечения всех процессов его жизнедеятельности;

– для создания научно-практических (методических) рекомендаций по применению комплекса биохимических показателей для биоиндикации состояния водных организмов и среды их обитания в системе общих мер охраны и рационального использования рыбных ресурсов водоемов Северо-Запада России;

– для разработки и теоретического обоснования практических мер, направленных на оптимизацию и совершенствование технологии воспроизводства рыб в аквакультуре;

– для разработки методологии использования ресурсных и потенциально-ресурсных видов гидробионтов как компонентов биохимического сырья для препаратов различного назначения.

Следует подчеркнуть, что научная школа «Экологическая биохимия животных» имеет оптимизированную возрастную структуру, полностью соответствует критериям для ведущих научных школ, определенным Роснаукой и Минобрнауки РФ, и настроена на продолжительное существование. Наука не бывает молодой или старой. В коллективе должны быть люди разного возраста. Важно, чтобы они могли решать поставленные задачи. Благодаря расширению спектра современных общебиологических, в том числе традиционных полевых, а также биохимических, молекулярно-генетических методов исследований, постоянному совершенствованию материально-технической базы, повышению квалификации научных работников коллектив научной школы может решать задачи, связанные с пониманием механизмов эколого-биохимических адаптаций живых организмов и получать результаты мирового уровня, значимые для фундаментальной и прикладной науки.

Литература

Биота северных озер в условиях антропогенного воздействия / Ред. Н. Н. Немова и др. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. 230 с.

Богдан В. В., Смирнов Л. П., Сидоров В. С. Влияние аэромонад разной патогенности на жирнокислотный состав фосфолипидов карпа // Прикладная биохимия и микробиология. 1999. Т. 35, № 2. С. 236–238.

Бондарева Л. А., Немова Н. Н. Молекулярная эволюция внутриклеточных Ca^{2+} -зависимых протеиназ // Биоорганическая химия. 2008. Т. 34, № 3. С. 295–302.

Бондарева Л. А., Немова Н. Н., Кяйвяряйнен Е. И. Внутриклеточная Ca^{2+} -зависимая протеолитическая система животных. М.: Наука, 2006. 294 с.

Волкова Т. О., Немова Н. Н. Молекулярные механизмы апоптоза лейкозной клетки. М.: Наука, 2006. 231 с.

Высоцкая Р. У., Егорова А. А. Лабораторные работы по биологической химии: учебно-методическое пособие. Петрозаводск: КГПУ, 2007. 124 с.

Высоцкая Р. У., Немова Н. Н. Лизосомальные ферменты у рыб. М.: Наука, 2008. 284 с.

Высоцкая Р. У., Суховская И. В. Контрольные работы по курсу биологической химии. Пособие для студентов педагогических университетов по специальностям химия и биология. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. 86 с.

Гублер Е. В., Генкин А. А. Применение непараметрических критериев статистики в медико-биологических исследованиях. Л.: Мед, 1973. 141 с.

Канцерова Н. П., Тушина Е. Д., Суховская И. В., Лысенко Л. А. Окислительная модификация и протеолиз белков печени садковой радужной форели при воздействии средовых факторов // Биоорганическая химия. 2022. Т. 48(4). С. 470–478. doi: 10.31857/S0132342322030083

Карамушко Л. И. Биоэнергетика рыб северных морей. М.: Наука, 2007. 56 с.

Крепс Е. М. Липиды клеточных мембран. Эволюция липидов мозга. Адаптационная функция липидов. СПб.: Наука, 1981. 339 с.

Лысенко Л. А., Немова Н. Н., Канцерова Н. П. Протеолитическая регуляция биологических процессов. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 2011. 482 с.

Мещерякова О. В., Чурова М. В., Немова Н. Н. Метаболические предпосылки формирования популяционной структуры атлантического лосося в раннем онтогенезе (на примере энергетического и углеводного обмена) // Известия РАН. Серия биологическая. 2017. № 1. С. 52–56. doi: 10.7868/S0002332917010052

Мурзина С. А., Нефедова З. А., Пеккоева С. Н., Веселов А. Е., Ручьев М. А., Немова Н. Н. Жирнокислотный статус пресноводной и морской формы молоди кумжи (*Salmo trutta* L.) // Сибирский экологический журнал. 2018. Т. 25, № 3. С. 353–358. doi: 10.15372/SEJ20180307

Мурзина С. А., Нефедова З. А., Пеккоева С. Н., Лайус Д. Л., Немова Н. Н. Жирные кислоты колюшки трехиглой (*Gasterosteus aculeatus*) Белого моря // Прикладная биохимия и микробиология. 2019. Т. 55, № 1. С. 93–97.

Мурзина С. А., Пеккоева С. Н., Чурова М. В., Нефедова З. А., Филиппова К. А., Фальк-Петерсен С., Немова Н. Н. Суточная динамика липидов и жирных кислот и активность ферментов энергетического и углеводного обмена у молоди лептоклинуса пятнистого *Leptoclinus maculatus* (Fries, 1838) разных стадий развития в условиях полярной ночи // Онтогенез. 2020. Т. 51, № 2. С. 143–153. doi: 10.31857/S047514502002007X

Мурзина С. А. Роль липидов и их жирнокислотных компонентов в эколого-биохимических адаптациях рыб северных морей: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2019. 45 с.

Немова Н. Н. Биохимические эффекты накопления ртути у рыб. М.: Наука, 2005. 164 с.

Немова Н. Н. Введение в экологическую биохимию. Учебное пособие. Петрозаводск: Петрозаводский госуниверситет, 1996. 76 с.

Немова Н. Н. Введение в энзимологию. Учебное пособие. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. 167 с.

Немова Н. Н., Бондарева Л. А. Протеолитические ферменты. Учебное пособие. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. 90 с.

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

Немова Н. Н., Высоцкая Р. У., Сидоров В. С. Эколого-биохимическое тестирование водоемов по состоянию рыб // Научные аспекты экологических проблем России. М.: Наука, 2002. Т. 1. С. 215–220.

Немова Н. Н., Лысенко Л. А., Канцерова Н. П. Деградация белков скелетных мышц в процессах роста и развития лососевых рыб // Онтогенез. 2016. Т. 47, № 4. С. 197–208. doi: 10.7868/S0475145016040066

Немова Н. Н., Лысенко Л. А., Мещерякова О. В., Комов В. Т. Ртуть в рыбах: биохимическая индикация // Биосфера. 2014. Т. 6, № 2. С. 176–186. doi: 10.24855/biosfera.v6i2.215

Немова Н. Н., Мурзина С. А., Лысенко Л. А., Мещерякова О. В., Чурова М. В., Канцерова Н. П., Нефедова З. А., Крупнова М. Ю., Пеккоева С. Н., Руоколайнен Т. Р., Веселов А. Е., Ефремов Д. А. Эколого-биохимический статус атлантического лосося *Salmo salar* L. и кумжи *Salmo trutta* L. в раннем развитии // Журнал общей биологии. 2019. Т. 80, № 3. С. 175–186. doi: 10.1134/S0044459619030059

Немова Н. Н., Мурзина С. А., Лысенко Л. А., Мещерякова О. В., Чурова М. В., Канцерова Н. П., Нефедова З. А., Крупнова М. Ю., Пеккоева С. Н., Руоколайнен Т. Р., Веселов А. Е., Ефремов Д. А. Эколого-биохимический статус атлантического лосося *Salmo salar* L. и кумжи *Salmo trutta* L. в раннем развитии // Журнал общей биологии. 2018. Т. 80, № 3. С. 1–12. doi: 10.1134/S0044459619030059

Немова Н. Н., Нефедова З. А., Мурзина С. А., Веселов А. Е., Рипатти П. О., Павлов Д. С. Влияние экологических условий обитания на динамику жирных кислот у молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Экология. 2015. № 3. С. 206–211. doi: 10.7868/S0367059715030087

Немова Н. Н., Нефедова З. А., Мурзина С. А., Пеккоева С. Н., Воронин В. П., Руоколайнен Т. Р. Влияние фотопериода на липидный профиль сеголеток (0+) атлантического лосося *Salmo salar* при заводских условиях выращивания // Онтогенез. 2021а. Т. 52, № 2. С. 129–136. doi: 10.31857/S0475145021020051

Немова Н. Н., Пеккоева С. Н., Воронин В. П., Руоколайнен Т. Р., Falk-Petersen S., Berge J., Мурзина С. А. Сравнительное исследование содержания липидов у молоди *Leptoclinius maculatus* из Конгсфьорда и Рипфьорда, архипелаг Шпицберген // Доклады РАН. Науки о жизни. 2021б. Т. 501. С. 563–568. doi: 10.1134/S1607672921060041

Нефедова З. А., Мурзина С. А., Веселов А. Е., Рипатти П. О., Немова Н. Н. Разнокачественность липидных и жирнокислотных спектров у сеголеток атлантического лосося *Salmo salar* L., разли-

чающихся размерно-весовыми характеристиками // Сибирский экологический журнал. 2014. Т. 21, № 4. С. 639–645.

Озернюк Н. Д. Адаптационные особенности энергетического метаболизма в онтогенезе рыб // Онтогенез. 2011. Т. 42, № 3. С. 235–240.

Павлов Д. С., Немова Н. Н., Кириллов П. И., Кириллова Е. А., Нефедова З. А., Васильева О. Б. Липидный статус и характер питания молоди лососевых в год, предшествующий миграции в море, как факторы, определяющие их будущую смолтификацию // Вопросы ихтиологии. 2007. Т. 47, № 3. С. 241–245.

Пеккоева С. Н., Мурзина С. А., Иешко Е. П., Нефедова З. А., Falk-Petersen S., Berge J., Lonne O., Немова Н. Н. Экологические группы арктическо-бореального вида люмпена пятнистого *Leptoclinius* в процессах роста и раннего развития // Экология. 2018. № 3. С. 225–233. doi: 10.7868/S0367059718030083

Пеккоева С. Н., Мурзина С. А., Нефедова З. А., Руоколайнен Т. Р., Falk-Petersen S., Berge J., Lonne O. J. Роль фосфолипидов в развитии молоди арктическо-бореального вида *Leptoclinius maculatus* (Stichaeidae) // Вопросы ихтиологии. 2017. Т. 57, № 4. С. 467–471. doi: 10.7868/S0042875217040129

Рабинович А. Л., Иванов В. А. Обзор методов компьютерного моделирования молекулярных систем: метод Монте-Карло // Методы компьютерного моделирования для исследования полимеров и биополимеров / Отв. ред. В. А. Иванов, А. Л. Рабинович, А. Р. Хохлов. М.: ЛИБРОКОМ, 2009. С. 64–121.

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

Сидоров В. С., Высоцкая Р. У., Немова Н. Н. Вариабельность биохимического индекса у рыб под влиянием техногенных вод горно-обогатительного комбината // Прикладная биохимия и микробиология. 2002. Т. 38, № 3. С. 345–350.

Сидоров В. С., Высоцкая Р. У., Смирнов Л. П., Гурьянова С. Д. Сравнительная биохимия гельминтов рыб: Аминокислоты, белки, липиды. Л.: Наука, 1989. 152 с.

Сидоров В. С., Немова Н. Н., Высоцкая Р. У., Феклов Ю. А. Использование биохимических методов при определении ПДК промышленных токсикантов // Прикладная биохимия и микробиология. 2002. Т. 38, № 3. С. 345–350.

Смирнов Л. П., Богдан В. В. Липиды в физиолого-биохимических адаптациях эктотермных организмов к абиотическим и биотическим факторам среды. М.: Наука, 2007. 182 с.

Смирнов Л. П., Суховская И. В., Немова Н. Н. Влияние различных факторов среды на низкомолекулярные пептиды рыб // Экология. 2005. № 1. С. 48–54.

Флинт М. В. Биоресурсы арктических морей России: влияние природных изменений и антропогенных воздействий, научные основы и перспективы охраны // Научно-технические проблемы освоения Арктики. М.: Наука, 2014. С. 48–59.

Фокина Н. Н., Лысенко Л. А., Руоколайнен Т. Р., Суховская И. В., Канцерова Н. П., Немова Н. Н. Зависимость содержания липидов и ненасыщенных жирных кислот в скелетных мышцах радужной

форели от условий выращивания и физиологического состояния рыб // Прикладная биохимия и микробиология. 2020. Т. 56(3). С. 305–312. doi: 10.31857/S0555109920030034

Фокина Н. Н., Неведова З. А., Немова Н. Н. Липидный состав мидий Белого моря. Влияние некоторых факторов среды обитания. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2010. 242 с.

Хочачка П., Сомеро Дж. Биохимическая адаптация. М.: Мир, 1988. 568 с.

Чурова М. В., Шульгина Н. С., Крупнова М. Ю., Ефремов Д. А., Немова Н. Н. Активность ферментов энергетического и углеводного обмена у смолтов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) при изменении солености воды // Известия РАН. 2021. № 5. С. 470–478.

Чурова М. В., Мещерякова О. В., Веселов А. Е., Немова Н. Н. Активность ферментов энергетического и углеводного обмена и уровень некоторых молекулярно-генетических показателей у молоди лосося (*Salmo salar* L.), различающейся возрастом и массой // Онтогенез. 2015. Т. 46, № 5. С. 304–312.

Шатуновский М. И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука, 1980. 283 с.

Эколого-биохимический статус молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. из некоторых рек бассейна Белого моря / Под ред. Н. Н. Немовой. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2016. 203 с.

Bakhmet I. N., Fokina N. N., Nefedova Z. A., Nemova N. N. Physiological-biochemical properties of blue mussel *Mytilus edulis* adaptation to oil contamination // Environ. Monit. Assess. 2009. Vol. 155. P. 581–591.

Bakhmet I., Fokina N., Ruokolainen T. Changes of heart rate and lipid composition in *Mytilus edulis* and *Modiolus modiolus* caused by crude oil pollution and low salinity effects // J. Xenobiot. 2021. Vol. 11. P. 46–60. doi: 10.3390/jox11020004

Berge J., Renaud P. E., Darnis G., Cottier F., Last K. S., Gabrielsen T. M., Johnsen G., Seuthe L., Weslawski J. M., Leu E., Moline M. A., Nahrgang J., Søreide J. E., Varpe Ø., Lønne O. J., Daase M., Falk-Petersen S. In the dark: A review of ecosystem processes during the Arctic polar night // Prog. Oceanogr. 2015. Vol. 139. P. 258–271. doi: 10.1016/J.POCEAN.2015.08.005

Churova M. V., Meshcheryakova O. V., Ruchev M., Nemova N. N. Age- and stage-dependent variations of muscle-specific gene expression in brown trout *Salmo trutta* L. // Comp. Biochem. Physiol. B. 2017. Vol. 211(4). P. 16–21. doi: 10.1016/j.cbpb.2017.04.001

Churova M. V., Murzina S. A., Meshcheryakova O. V., Nemova N. N. Metabolic enzymes activity and histomorphology in the liver of whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) and pike (*Esox lucius* L.) inhabiting a mineral contaminated lake // Environ. Sci. Polluti. Res. 2014. Vol. 21(23). P. 13342–13352. doi: 10.1007/s11356-014-3014-5

Churova M. V., Shulgina N. S., Krupnova M. Y., Efremov D. A., Nemova N. N. Activity of energy and carbohydrate metabolism enzymes in the juvenile pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) during the transition from freshwater to a marine environ-

ment // Biol. Bull. 2021. Vol. 48, no. 5. P. 546–554. doi: 10.1134/S106235902104004X

Churova M., Shulgina N., Kuritsyn A., Krupnova M., Nemova N. Muscle-specific gene expression and metabolic enzyme activities in Atlantic salmon *Salmo salar* L. fry reared under different photoperiod regimes // Comp. Biochem. Physiol. B. 2019. P. 110330. doi: 10.1016/j.cbpb.2019.110330

Fokina N. N., Bakhmet I. N., Shklyarevich G. A. Effect of seawater desalination and oil pollution on the lipid composition of blue mussels *Mytilus edulis* L. from the White Sea // Ecotoxicol. Environ. Safety. 2014. Vol. 110. P. 103–109. doi: 10.1016/j.ecoenv.2014.08.010

Fokina N. N., Shklyarevich G. A., Ruokolainen T. R. Effect of low salinity on intertidal blue mussels, *Mytilus edulis* L., from the White Sea: lipids and their fatty acid composition as a biochemical marker // Aquatic Ecosystems: Influences, Interactions and Impact on the Environment. Nova Science Publishers, Inc.; 2016. P. 87–124.

Hochachka P., Somero G. Biochemical adaptation: Mechanism and process in physiological evolution. New York: Oxford University Press, 2002. 466 p.

Hop H., Gjosaeter H. Polar cod (*Boreogadus saida*) and capelin (*Mallotus villosus*) as key species in marine food webs of the Arctic and the Barents Sea // Marine Biol. Res. 2013. Vol. 9, no. 9. P. 878–894. doi: 10.1080/17451000.2013.775458

Kantserova N., Lysenko L., Churova M., Tushina E., Sukhovskaya I., Nemova N. Dietary supplement with dihydroquercetin and arabinogalactan affects growth performance, intracellular protease activities and muscle-specific gene expression in bacterially infected *Oncorhynchus mykiss* // Int. Aquat. Res. 2020. Vol. 12(1). P. 63–73. doi: 10.22034/IAR(20).2020.671431

Kantserova N. P., Lysenko L. A., Veselov A. E., Nemova N. N. Protein degradation systems in the skeletal muscles of parr and smolt Atlantic salmon *Salmo salar* L. and brown trout *Salmo trutta* L. // Fish Physiol. Biochem. 2017. Vol. 43, no. 4. P. 1187–1194. doi: 10.1007/s10695-017-0364-1

Kochneva A., Borvinskaya E., Smirnov L. Zone of interaction between the parasite and the host: Protein profile of the body cavity fluid of *Gasterosteus aculeatus* L. infected with the cestode *Schistocephalus solidus* (Muller, 1776) // Acta Parasit. 2021. Vol. 66. P. 569–583. doi: 10.1007/s11686-020-00318-8

Lysenko L. A., Kantserova N. P., Kaivarainen H. I., Krupnova M. Ju., Nemova N. N. Skeletal muscles protease activities in the early growth and development of wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Comp. Biochem. Physiol. B. 2017. Vol. 211. P. 22–28. doi: 10.1016/j.cbpb.2017.05.001

Lysenko L. A., Sukhovskaya I. V., Borvinskaya E. V., Krupnova M. Y., Kantserova N. P., Bakhmet I. N., Nemova N. N. Detoxification and protein quality control markers in *Mytilus edulis* (Linnaeus) exposed to crude oil: Salinity-induced modulation // Estuar. Coast. Shelf Sci. 2015. Vol. 167. Part A. P. 220–227. doi: 10.1016/j.ecss.2015.10.006

Murzina S. A., Dgebuadze P. Y., Pekkoeva S. N., Voronin V. P., Mekhova E. S., Thanh N. T. H. Lipids and fatty acids of the gonads of Sea Urchin *Diadema*

setosum (Echinodermata) from the coastal area of the Nha Trang Bay, Central Vietnam // Eur. J. Lipid Sci. Technol. 2021. Art. 2000321. doi: 10.1002/ejlt.202000321

Murzina S. A., Meyer Ottesen C. A., Falk-Petersen S., Hop H., Nemova N. N., Poluektova O. G. Oogenesis and lipids in gonad and liver of daubed shanny (*Leptoclinus maculatus*) females from Svalbard waters // Fish Physiol. Biochem. 2012. Vol. 38(5). P. 1393–1407. doi: 10.1007/s10695-012-9627-z

Murzina S. A., Nefedova Z. A., Veselov A. E., Ripatti P. O., Nemova N. N., Pavlov D. S. Changes in fatty acid composition during embryogenesis and in young age groups (0+) of Atlantic salmon *Salmo salar* L. The role of rheotactic behavior and lipid composition of fry in the formation of phenotypic groups of salmon in large Arctic rivers // Salmon: Biology, Ecological Impacts and Economic importance / Eds. T. K. Patrick Woo, D. J. Noakes. NY: Nova Sci. Publ., 2014. P. 47–67.

Murzina S. A., Nefedova Z., Falk-Petersen S., Ripatti P. O., Ruokolainen T. R., Pekkoeva S. N., Nemova N. N. Lipid status of the two high latitude fish species, *Leptoclinus maculatus* and *Lumpenus fabricii* // Int. J. Mol. Sci. 2013. Vol. 14, no. 4. P. 7048–7060. doi: 10.3390/ijms14047048

Murzina S. A., Pekkoeva S. N., Kondakova E. A., Nefedova Z. A., Filippova K. A., Nemova N. N., Orlov A. M., Berge J., Falk Petersen S. Tiny but fatty: Lipids and fatty acids in the daubed shanny (*Leptoclinus maculatus*), a small fish in Svalbard Waters // Biomolecules. 2020. Vol. 10. Art. 368. doi: 10.3390/biom10030368

Murzina S. A., Sokolov S. G., Pekkoeva S. N., Ieshko E. P., Nemova N. N., Kristoffersen R., Falk-Petersen S. First data on the parasite fauna of daubed shanny *Leptoclinus maculatus* (Fries 1838) (Actinopterygii, Perciformes: Stichaeidae) in Svalbard waters // Polar Biology. 2019. Vol. 42, no. 4. P. 831–834. doi: 10.1007/s00300-018-02448-2

Murzina S. A., Voronin V. P., Churova M. V., Ruokolainen T. R., Shulgina N. S., Provotorov D. S., Tikhonova O. V., Nemova N. N. The effects of low-level helium-neon (He-Ne) laser irradiation on lipids and fatty acids, and the activity of energetic metabolism enzymes and proteome in the blastula stage and underyearlings of the Atlantic salmon *Salmo salar*: A novel approach in salmonid restoration procedures in the North // Biomolecules. 2022. Vol. 12. P. 133. doi: 10.3390/biom12010133

Nefedova Z. A., Murzina S. A., Veselov A. E. Features in the lipid status of two generations of fingerlings (0+) of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) inhabiting the Arenga River (Kola Peninsula) // Int. J. Mol. Sci. 2015. Vol. 16, iss. 8. P. 17535–17545. doi: 10.3390/ijms160817535

Nemova N. N., Fokina N. N., Nefedova Z. A., Ruokolainen T. R., Bakhmet I. N. Modifications of gill lipid composition in littoral and cultured blue mussels *Mytilus edulis* L. under the influence of ambient salinity // Polar Record. 2013. Vol. 49(03). P. 272–277. doi: 10.1017/S0032247412000629

Nemova N. N., Kaivarainen E. I., Rendakov N. L., Nikerova K. M., Efremov D. A. Cortisol content and Na^+/K^+ -ATPase activity under adaptation of juvenile pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae)

to salinity changes // J. Ichthyol. 2021a. Vol. 61, no. 5. P. 771–778. doi: 10.1134/S0032945221050118

Nemova N. N., Lyzenko L. A. Biological significance of protease diversity // Paleontol. J. 2013. Vol. 47, no. 9. P. 1085–1089. doi: 10.1134/S0031030113090141

Nemova N. N., Nefedova Z. A., Murzina S. A., Pekkoeva S. N., Voronin V. P., Ruokolainen T. R. The effect of the photoperiod on the lipid profile in hatchery-reared Atlantic salmon *Salmo salar* L. fingerlings (0+) // Russ. J. Dev. Biol. 2021b. Vol. 52, no. 2. P. 105–111. doi: 10.3390/biom10060845

Nemova N. N., Nefedova Z. A., Pekkoeva S. N., Voronin V. P., Shulgina N. S., Churova M. V., Murzina S. A. The effect of the photoperiod on the fatty acid profile and weight in hatchery-reared underyearlings and yearlings of Atlantic salmon *Salmo salar* L. // Biomolecules. 2020. Vol. 10(6). Art. 845. doi: 10.3390/biom10060845

Pekkoeva S. N., Voronin V. P., Shatilina Z. M., Madyarova E. V., Axenov-Gribanov D. V., Shirokova Y. A., Timofeyev M. A., Nemova N. N., Murzina S. A. Lipid and fatty acid composition of scavenging amphipods *Ommatogammarus* spp. from different depths of lake Baikal // Limnology. 2021. Vol. 22(3). P. 299–311. doi: 10.1007/s10201-021-00657-z

Rabinovich A. L., Ripatti P. O., Balabaev N. K., Leermakers F. A. M. Molecular dynamics simulations of hydrated unsaturated lipid bilayers in the liquid-crystal phase and comparison to self-consistent field modeling // Phys. Rev. E. 2003. Vol. 67, no. 1. Art. 011909. doi: 10.1103/PhysRevE.67.011910

Rabinovich A. L., Ripatti P. O., Balabaev N. K. Computer simulations of model lipid membranes // Molecular Simulation Studies in Material and Biological Sciences / Ed. Kh. Kholmurodov. New York: Nova Sci. Publ., 2006. Chapter 3. P. 15–29.

Rabinovich A. L., Ripatti P. O., Balabaev N. K. Molecular dynamics investigation of bond ordering of unsaturated lipids in monolayers // J. Biol. Physics. 1999. Vol. 25, no. 2. P. 245–262.

Rendakov N. L. Ionocyte functions and hormonal regulation of ion exchange in fish // Biol. Bull. Rev. 2021. Vol. 11, no. 6. P. 616–631. doi: 10.1134/S2079086421060074

Rendakov N. L., Pekkoeva S. N., Nikerova K. M., Murzina S. A., Nemova N. N. Dynamics of estradiol level during metamorphosis in the daubed shanny (*Leptoclinus maculatus*, Fries, 1838) from Spitsbergen Island // Dokl. Biol. Sci. 2018. Vol. 482(1). P. 188–190. doi: 10.1134/S001249661805006X

Shulgina N. S., Churova M. V., Murzina S. A., Krupnova M. Y. The effect of continuous light on growth and muscle-specific gene expression in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) yearlings // Life. 2021. Vol. 11, no. 4. Art. 328. doi: 10.3390/life11040328

Somero G. N. Protein adaptations to temperature and pressure: complementary roles of adaptive changes in amino acid sequence and internal milieu // Comp. Biochem. Physiol. B. 2003. Vol. 136(4). P. 577–591.

Sukhovskaya I. V., Borvinskaya E. V., Kochneva A. A., Slukovsky Z. I., Kurpe S. R., Fokina N. N. Antioxidant system response of freshwater mussel *Anodonta*

cygnea to cadmium exposure // KnE Life Sciences. 2020. P. 450–467. doi: 10.18502/kl.v5i1.6105

Vasilyeva O. B., Nazarova M. A., Ripatti P. O. The influence of season and levels of dietary lipid on growth performance and lipid composition in rainbow trout *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) // Contemporary Problems of Ecology. 2016. Vol. 9, no. 2. P. 212–222.

Voronin V. P., Murzina S. A., Nefedova Z. A., Pekkoeva S. N., Ruokolainen T. R., Ruch'ev M. A., Nemova N. N. A comparative study of lipids and its dynamic during embryogenesis and early post – embryonic development of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brown trout (*Salmo trutta* L.) // Russ. J. Dev. Biol. 2021a. Vol. 52, no. 2. P. 87–96. doi: 10.1134/S1062360421020090

Voronin V. P., Nemova N. N., Ruokolainen T. R., Artemenkov D. V., Rolskii A. Y., Orlov A. M., Murzina S. A. Into the deep: New data on the lipid and fatty acid profile of redfish *Sebastes mentella* inhabiting different depths in the Irminger Sea // Biomolecules. 2021b. Vol. 11, no. 5. P. 704. doi: 10.3390/biom11050704

Vysotskaya R. U., Ieshko E. P., Krupnova M. Yu., Anikieva L. V., Lebedeva D. I. Lysosomal enzymes in adaptive responses of Cestodes of the genus *Triaenophorus* // Parazytol. 2021. Vol. 55(2). P. 91–100. doi: 10.31857/S0031184721020010

Zotin A. A., Murzina S. A., Efremov D. A., Oulasvirta P., Ieshko E. P. Ecology of *Margaritifera margaritifera* (Bivalva, Margaritiferidae) in the River Kamennaya, White Sea, Russia // Nat. Conserv. Res. 2021. Vol. 6, no. S1. P. 61–75. doi: 10.24189/ncr.2021.005

References

Bakhmet I. N., Fokina N. N., Nefedova Z. A., Nemova N. N. Physiological-biochemical properties of blue mussel *Mytilus edulis* adaptation to oil contamination. *Environ. Monit. Assess.* 2009;155:581–591.

Bakhmet I., Fokina N., Ruokolainen T. Changes of heart rate and lipid composition in *Mytilus edulis* and *Modiolus modiolus* caused by crude oil pollution and low salinity effects. *J. Xenobiot.* 2021;11:46–60. doi: 10.3390/jox11020004

Berge J., Renaud P. E., Darnis G., Cottier F., Last K. S., Gabrielsen T. M., Johnsen G., Seuthe L., Weslawski J. M., Leu E., Moline M. A., Nahrgang J., Søreide J. E., Varpe Ø., Lønne O. J., Daase M., Falk-Petersen S. In the dark: A review of ecosystem processes during the Arctic polar night. *Prog. Oceanogr.* 2015; 139:258–271. doi: 10.1016/J.POCEAN.2015.08.005

Bogdan V. V., Smirnov L. P., Sidorov V. S. Impact of aeromonads of different pathogenicity on the fatty acid composition of carp phospholipids. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya = Applied Biochemistry and Microbiology.* 1999;35(2):236–238. (In Russ.)

Bondareva L. A., Nemova N. N., Kyaivyaryainen E. I. Intracellular Ca²⁺-dependent proteolytic system of animals. Moscow: Nauka; 2006. 294 p. (In Russ.)

Bondareva L. A., Nemova N. N. Molecular evolution of intracellular Ca²⁺-dependent proteases. *Bioorganicheskaya khimiya = Russian Journal of Bioorganic Chemistry.* 2008;34(3):295–302. (In Russ.)

Churova M. V., Meshcheryakova O. V., Ruchev M., Nemova N. N. Age- and stage-dependent variations of muscle-specific gene expression in brown trout *Salmo trutta* L. *Comp. Biochem. Physiol. B.* 2017;211(4): 16–21. doi: 10.1016/j.cbpb.2017.04.001

Churova M. V., Meshcheryakova O. V., Veselov A. E., Nemova N. N. Activity of enzymes involved in the energy and carbohydrate metabolism and the level of some molecular-genetic characteristics in young salmon (*Salmo salar* L.) with different age and weight. *Ontogenez = Russian Journal of Developmental Biology.* 2015;46(5):304–312. (In Russ.)

Churova M. V., Murzina S. A., Meshcheryakova O. V., Nemova N. N. Metabolic enzymes activity and histomorphology in the liver of whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) and pike (*Esox lucius* L.) inhabiting a mineral contaminated lake. *Environ. Sci. Polluti. Res.* 2014;21(23):13342–13352. doi: 10.1007/s11356-014-3014-5

Churova M. V., Shulgina N. S., Krupnova M. Y., Efremov D. A., Nemova N. N. Activity of energy and carbohydrate metabolism enzymes in the juvenile pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) during the transition from freshwater to a marine environment. *Biol. Bull.* 2021;48(5):546–554. doi: 10.1134/S106235902104004X

Churova M. V., Shulgina N. S., Krupnova M. Yu., Efremov D. A., Nemova N. N. Activity of energy and carbohydrate metabolism enzymes in the juvenile pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) during the transition from freshwater to a marine environment. *Izvestiya RAN = Biology Bulletin.* 2021;5:470–478. (In Russ.)

Churova M., Shulgina N., Kuritsyn A., Krupnova M., Nemova N. Muscle-specific gene expression and metabolic enzyme activities in Atlantic salmon *Salmo salar* L. fry reared under different photoperiod regimes. *Comp. Biochem. Physiol. B.* 2019;110330. doi: 10.1016/j.cbpb.2019.110330

Flint M. V. Bioresources of the Arctic seas of Russia: Natural changes and man-induced impact, scientific foundations, and prospects for protection. *Nauchno-tekhnicheskie problemy osvoeniya Arktiki = Scientific and technical problems of the development of the Arctic.* Moscow: Nauka; 2014. P. 48–59. (In Russ.)

Fokina N. N., Bakhmet I. N., Shklyarevich G. A. Effect of seawater desalination and oil pollution on the lipid composition of blue mussels *Mytilus edulis* L. from the White Sea. *Ecotoxicol. Environ. Safety.* 2014;110:103–109. doi: 10.1016/j.ecoenv.2014.08.010

Fokina N. N., Lysenko L. A., Ruokolainen T. R., Sukhovskaya I. V., Kantserova N. P., Nemova N. N. Dependence of the lipid and unsaturated fatty-acid compositions in rainbow-trout skeletal muscle on the rearing conditions and physiological status of fish. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya = Applied Biochemistry and Microbiology.* 2020;56(3):305–312. doi: 10.31857/S0555109920030034 (In Russ.)

Fokina N. N., Nefedova Z. A., Nemova N. N. Lipid composition of mussels in the White Sea. Impact of some environmental factors. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2010. 242 p. (In Russ.)

Fokina N. N., Shklyarevich G. A., Ruokolainen T. R. Effect of low salinity on intertidal blue mussels, *Mytilus*

edulis L., from the White Sea: lipids and their fatty acid composition as a biochemical marker. *Aquatic Ecosystems: Influences, Interactions and Impact on the Environment*. Nova Science Publishers, Inc.; 2016. P. 87–124.

Gubler E. V., Genkin A. A. Application of nonparametric statistics criteria in biomedical research. *Leninograd: Med*; 1973. 141 p. (In Russ.)

Hochachka P., Somero G. Biochemical adaptation. Moscow: Mir; 1988. 568 p. (In Russ.)

Hochachka P., Somero G. Biochemical adaptation: Mechanism and process in physiological evolution. New York: Oxford University Press; 2002. 466 p.

Hop H., Gjosaeter H. Polar cod (*Boreogadus saida*) and capelin (*Mallotus villosus*) as key species in marine food webs of the Arctic and the Barents Sea. *Marine Biol. Res.* 2013;9(9):878–894. doi: 10.1080/17451000.2013.775458

Kantserova N., Lysenko L., Churova M., Tushina E., Sukhovskaya I., Nemova N. Dietary supplement with dihydroquercetin and arabinogalactan affects growth performance, intracellular protease activities and muscle-specific gene expression in bacterially infected *Onchorynchus mykiss*. *Int. Aquat. Res.* 2020;12(1):63–73. doi: 10.22034/IAR(20).2020.671431

Kantserova N. P., Lysenko L. A., Veselov A. E., Nemova N. N. Protein degradation systems in the skeletal muscles of parr and smolt Atlantic salmon *Salmo salar* L. and brown trout *Salmo trutta* L. *Fish Physiol. Biochem.* 2017;43(4):1187–1194. doi: 10.1007/s10695-017-0364-1

Kantserova N. P., Tushina E. D., Sukhovskaya I. V., Lysenko L. A. Oxidative modification and proteolysis of hepatic proteins in reared rainbow trout impacted by environmental variables. *Bioorganicheskaya khimiya = Russian Journal of Bioorganic Chemistry.* 2022;48(4):470–478. doi: 10.31857/S0132342322030083 (In Russ.)

Karamushko L. I. Bioenergy of fish of northern seas. Moscow: Nauka; 2007. 56 p. (In Russ.)

Kochneva A., Borvinskaya E., Smirnov L. Zone of interaction between the parasite and the host: Protein profile of the body cavity fluid of *Gasterosteus aculeatus* L. infected with the cestode *Schistocephalus solidus* (Muller, 1776). *Acta Parasit.* 2021;66:569–583. doi: 10.1007/s11686-020-00318-8

Kreps E. M. Cell membrane lipids. Evolution of brain lipids. Adaptive function of lipids. St. Petersburg: Nauka; 1981. 339 p. (In Russ.)

Lysenko L. A., Kantserova N. P., Kaivarainen H. I., Krupnova M. Ju., Nemova N. N. Skeletal muscles protease activities in the early growth and development of wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Comp. Biochem. Physiol. B.* 2017;211:22–28. doi: 10.1016/j.cbpb.2017.05.001

Lysenko L. A., Nemova N. N., Kantserova N. P. Proteolytic regulation of biological processes. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2011. 482 p. (In Russ.)

Lysenko L. A., Sukhovskaya I. V., Borvinskaya E. V., Krupnova M. Y., Kantserova N. P., Bakhmet I. N., Nemova N. N. Detoxification and protein quality control markers in *Mytilus edulis* (Linnaeus) exposed to crude oil: Salinity-induced modulation. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2015;167(A):220–227. doi: 10.1016/j.ecss.2015.10.006

Meshcheryakova O. V., Churova M. V., Nemova N. N. Metabolic prerequisites for the formation of the population structure of the Atlantic salmon in early ontogeny (on the example of energy and carbohydrate metabolism). *Izvestiya RAN. Ser. biol. = Biology Bulletin.* 2017;1:52–56. doi: 10.7868/S0002332917010052 (In Russ.)

Murzina S. A., Dgebuadze P. Y., Pekkoeva S. N., Voronin V. P., Mekhova E. S., Thanh N. T. H. Lipids and fatty acids of the gonads of Sea Urchin *Diadema setosum* (Echinodermata) from the coastal area of the Nha Trang Bay, Central Vietnam. *Eur. J. Lipid Sci. Technol.* 2021:2000321. doi: 10.1002/ejlt.202000321

Murzina S. A., Meyer Ottesen C. A., Falk-Petersen S., Hop H., Nemova N. N., Poluektova O. G. Oogenesis and lipids in gonad and liver of daubed shanny (*Leptoclinus maculatus*) females from Svalbard waters. *Fish Physiol. Biochem.* 2012;38(5):1393–1407. doi: 10.1007/s10695-012-9627-z

Murzina S. A., Nefedova Z., Falk-Petersen S., Ripatti P. O., Ruokolainen T. R., Pekkoeva S. N., Nemova N. N. Lipid status of the two high latitude fish species, *Leptoclinus maculatus* and *Lumpenus fabricii*. *Int. J. Mol. Sci.* 2013;14(4):7048–7060. doi: 10.3390/ijms14047048

Murzina S. A., Nefedova Z. A., Pekkoeva S. N., Lais D. L., Nemova N. N. Fatty acids of the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) from the White Sea. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya = Applied Biochemistry and Microbiology.* 2019;55(1):93–97. (In Russ.)

Murzina S. A., Nefedova Z. A., Pekkoeva S. N., Veselov A. E., Ruch'ev M. A., Nemova N. N. Fatty acid status of freshwater resident and anadromous forms of young brown trout (*Salmo trutta* L.). *Sibirskii ekologicheskii zhurnal = Contemporary Problems of Ecology.* 2018;25(3):353–358. doi: 10.15372/SEJ20180307 (In Russ.)

Murzina S. A., Nefedova Z. A., Veselov A. E., Ripatti P. O., Nemova N. N., Pavlov D. S. Changes in fatty acid composition during embryogenesis and in young age groups (0+) of Atlantic salmon *Salmo salar* L. The role of rheotactic behavior and lipid composition of fry in the formation of phenotypic groups of salmon in large Arctic rivers. *Salmon: Biology, Ecological Impacts and Economic importance.* NY: Nova Sci. Publ.; 2014. P. 47–67.

Murzina S. A., Pekkoeva S. N., Churova M. V., Nefedova Z. A., Filippova K. A., Fal'k-Petersen S., Nemova N. N. Daily dynamics of lipids and fatty acids and the activity of enzymes of the energy and carbohydrate metabolism in young fish of the daubed shanny *Leptoclinus maculatus* (Fries, 1838) at different developmental stages during polar night. *Ontogenez = Russian Journal of Developmental Biology.* 2020;51(2):143–153. doi: 10.31857/S047514502002007X (In Russ.)

Murzina S. A., Pekkoeva S. N., Kondakova E. A., Nefedova Z. A., Filippova K. A., Nemova N. N., Orlov A. M., Berge J., Falk Petersen S. Tiny but fatty: Lipids and fatty acids in the daubed shanny (*Leptoclinus maculatus*), a small fish in Svalbard Waters. *Biomolecules.* 2020;10:368. doi: 10.3390/biom10030368

Murzina S. A. Role of lipids and their fatty acid components in ecological and biochemical adaptation of

fish of northern seas: Summary DSc (Dr. of Biol.) thesis. Moscow; 2019. 45 p. (In Russ.)

Murzina S. A., Sokolov S. G., Pekkoeva S. N., Ieshko E. P., Nemova N. N., Kristoffersen R., Falk-Petersen S. First data on the parasite fauna of daubed shanny *Leptoclinus maculatus* (Fries 1838) (Actinopterygii, Perciformes: Stichaeidae) in Svalbard waters. *Polar Biol.* 2019;42(4):831–834. doi: 10.1007/s00300-018-02448-2

Murzina S. A., Voronin V. P., Churova M. V., Ruokolainen T. R., Shulgina N. S., Provotorov D. S., Tikhonova O. V., Nemova N. N. The effects of low-level helium–neon (He–Ne) laser irradiation on lipids and fatty acids, and the activity of energetic metabolism enzymes and proteome in the blastula stage and underyearlings of the Atlantic salmon *Salmo salar*: A novel approach in salmonid restoration procedures in the North. *Biomolecules.* 2022;12:133. doi: 10.3390/biom12010133

Nefedova Z. A., Murzina S. A., Veselov A. E. Features in the lipid status of two generations of fingerlings (0+) of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) inhabiting the Arenga River (Kola Peninsula). *Int. J. Mol. Sci.* 2015;16(8):17535–17545. doi: 10.3390/ijms160817535

Nefedova Z. A., Murzina S. A., Veselov A. E., Ripatti P. O., Nemova N. N. Heterogeneity of lipids and fatty acids of fingerlings of the Atlantic salmon *Salmo salar* L. different in weight and size. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal = Contemporary Problems of Ecology.* 2014;21(4):39–645. (In Russ.)

Nemova N. N. Biochemical effects of mercury accumulation in fish. Moscow: Nauka; 2005. 164 p. (In Russ.)

Nemova N. N., Bondareva L. A. Proteolytic enzymes. A study guide. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2005. 90 p. (In Russ.)

Nemova N. N. (ed.). Ecological and biochemical status of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* L. from some rivers of the White Sea basin. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2016. 203 p. (In Russ.)

Nemova N. N. et al. (eds.). Biota of northern lakes under man-induced impact. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2012. 230 p. (In Russ.)

Nemova N. N. Introduction to ecological biochemistry. A study guide. Petrozavodsk: Petrozavodsk State University; 1996. 76 p. (In Russ.)

Nemova N. N. Introduction to enzymology. A study guide. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2003. 167 p. (In Russ.)

Nemova N. N., Fokina N. N., Nefedova Z. A., Ruokolainen T. R., Bakhmet I. N. Modifications of gill lipid composition in littoral and cultured blue mussels *Mytilus edulis* L. under the influence of ambient salinity. *Polar Record.* 2013;49(03):272–277. doi: 10.1017/S0032247412000629

Nemova N. N., Kaivarainen E. I., Rendakov N. L., Nikerova K. M., Efremov D. A. Cortisol content and Na^+/K^+ -ATPase activity under adaptation of juvenile pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) to salinity changes. *J. Ichthyol.* 2021;61(5):771–778. doi: 10.1134/S0032945221050118

Nemova N. N., Lyzenko L. A. Biological significance of protease diversity. *Paleontol. J.* 2013;47(9):1085–1089. doi: 10.1134/S0031030113090141

Nemova N. N., Lyzenko L. A., Kantserova N. P. Degradation of skeletal muscle protein during growth

and development of salmonid fish. *Ontogenez = Russian Journal of Developmental Biology.* 2016;47(4):197–208. doi: 10.7868/S0475145016040066 (In Russ.)

Nemova N. N., Lyzenko L. A., Meshcheryakova O. V., Komov V. T. Mercury in fish: Biochemical indication. *Biosfera = Biosphere.* 2014;6(2):176–186. doi: 10.24855/biosfera.v6i2.215 (In Russ.)

Nemova N. N., Murzina S. A., Lyzenko L. A., Meshcheryakova O. V., Churova M. V., Kantserova N. P., Nefedova Z. A., Krupnova M. Yu., Pekkoeva S. N., Ruokolainen T. R., Veselov A. E., Efremov D. A. Ecological and biochemical status of the Atlantic salmon *Salmo salar* L. and the brown trout *Salmo trutta* L. at early stages of development. *Zhurnal obshchei biologii = Biology Bulletin Reviews.* 2019;80(3):175–186. doi: 10.1134/S0044459619030059 (In Russ.)

Nemova N. N., Murzina S. A., Lyzenko L. A., Meshcheryakova O. V., Churova M. V., Kantserova N. P., Nefedova Z. A., Krupnova M. Yu., Pekkoeva S. N., Ruokolainen T. R., Veselov A. E., Efremov D. A. Ecological and biochemical status of the Atlantic salmon *Salmo salar* L. and the brown trout *Salmo trutta* L. at early stages of development. *Zhurnal obshchei biologii = Biology Bulletin Reviews.* 2018;80(3):1–12. doi: 10.1134/S0044459619030059 (In Russ.)

Nemova N. N., Nefedova Z. A., Murzina S. A., Pekkoeva S. N., Voronin V. P., Ruokolainen T. R. The effect of the photoperiod on the lipid profile in hatchery-reared Atlantic salmon *Salmo salar* L. fingerlings (0+). *Russ. J. Dev. Biol.* 2021;52(2):105–111. doi: 10.3390/biom10060845

Nemova N. N., Nefedova Z. A., Murzina S. A., Pekkoeva S. N., Voronin V. P., Ruokolainen T. R. The effect of the photoperiod on the lipid profile in hatchery-reared underyearlings (0+) of Atlantic salmon *Salmo salar* L. *Ontogenez = Russian Journal of Developmental Biology.* 2021;52(2):129–136. doi: 10.31857/S0475145021020051 (In Russ.)

Nemova N. N., Nefedova Z. A., Pekkoeva S. N., Voronin V. P., Shulgina N. S., Churova M. V., Murzina S. A. The effect of the photoperiod on the fatty acid profile and weight in hatchery-reared underyearlings and yearlings of Atlantic salmon *Salmo salar* L. *Biomolecules.* 2020;10(6):845. doi: 10.3390/biom10060845

Nemova N. N., Nefedova Z. A., Murzina S. A., Veselov A. E., Ripatti P. O., Pavlov D. S. Impact of environmental conditions on the dynamics of fatty acids in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Ekologiya = Russian Journal of Ecology.* 2015;3:206–211. doi: 10.7868/S0367059715030087 (In Russ.)

Nemova N. N., Pekkoeva S. N., Voronin V. P., Ruokolainen T. R., Falk-Petersen S., Berge J., Murzina S. A. Comparative study of lipid content in *Leptoclinus maculatus* postlarvae from Kongsfjord and Rjippfjord, Svalbard Archipelago. *Doklady RAN. Nauki o zhizni = Doklady Biochemistry and Biophysics.* 2021;501:563–568. doi: 10.1134/S1607672921060041 (In Russ.)

Nemova N. N., Vysotskaya R. U. Biochemical indication of fish state. Moscow: Nauka; 2004. 215 p. (In Russ.)

Nemova N. N., Vysotskaya R. U., Sidorov V. S. Ecological and biochemical testing of water bodies according to the fish state. *Nauchnye aspekty ekologicheskikh problem Rossii = Scientific Aspects of Environmental*

Problems in Russia. Moscow: Nauka; 2002. T. 1. P. 215–220. (In Russ.)

Ozernyuk N. D. Adaptation features of energy metabolism in fish ontogeny. *Ontogenez = Russian Journal of Developmental Biology*. 2011;42(3):235–240. (In Russ.)

Pavlov D. S., Nemova N. N., Kirillov P. I., Kirillova E. A., Nefedova Z. A., Vasil'eva O. B. Lipid status and feeding habits of salmonid juveniles in the year preceding seaward migration as factors controlling their future smoltification. *Voprosy ikhtiologii = Journal of Ichthyology*. 2007;47(3):241–245. (In Russ.)

Pekkoeva S. N., Murzina S. A., Ieshko E. P., Nefedova Z. A., Falk-Petersen S., Berge J., Lonne O., Nemova N. N. Ecological groups of the Arctic-boreal species of spotted lumpen *Leptoclinus* in the processes of growth and early development. *Ekologiya = Russian Journal of Ecology*. 2018;3:225–233. doi: 10.7868/S0367059718030083 (In Russ.)

Pekkoeva S. N., Murzina S. A., Nefedova Z. A., Ruokolainen T. R., Falk-Petersen S., Berge J., Lonne O. J. Role of phospholipids in early ontogenesis of Arctic-Boreal species *Leptoclinus maculatus* (Stichaeidae). *Voprosy ikhtiologii = Journal of Ichthyology*. 2017;57(4):467–471. doi: 10.7868/S0042875217040129 (In Russ.)

Pekkoeva S. N., Voronin V. P., Shatilina Z. M., Madyarova E. V., Axenov-Gribanov D. V., Shirokova Y. A., Timofeyev M. A., Nemova N. N., Murzina S. A. Lipid and fatty acid composition of scavenging amphipods *Ommatogammarus* spp. from different depths of lake Baikal. *Limnology*. 2021;22(3):299–311. doi: 10.1007/s10201-021-00657-z

Rabinovich A. L., Ivanov V. A. Review of computer simulation methods of molecular systems: Monte Carlo. *Metody komp'yuternogo modelirovaniya dlya issledovaniya polimerov i biopolimerov = Computer simulation methods for studying polymers and biopolymers*. Moscow: LIBROKOM; 2009. P. 64–121. (In Russ.)

Rabinovich A. L., Ripatti P. O., Balabaev N. K. Computer simulations of model lipid membranes. *Molecular Simulation Studies in Material and Biological Sciences*. New York: Nova Sci. Publ.; 2006. Ch. 3. P. 15–29.

Rabinovich A. L., Ripatti P. O., Balabaev N. K., Leermakers F. A. M. Molecular dynamics simulations of hydrated unsaturated lipid bilayers in the liquid-crystal phase and comparison to self-consistent field modeling. *Phys. Rev. E*. 2003;67(1):011909. doi: 10.1103/PhysRevE.67.011910

Rabinovich A. L., Ripatti P. O., Balabaev N. K. Molecular dynamics investigation of bond ordering of unsaturated lipids in monolayers. *J. Biol. Physics*. 1999;25(2):245–262.

Rendakov N. L. Ionocyte functions and hormonal regulation of ion exchange in fish. *Biol. Bull. Rev*. 2021;11(6):616–631. doi: 10.1134/S2079086421060074

Rendakov N. L., Pekkoeva S. N., Nikerova K. M., Murzina S. A., Nemova N. N. Dynamics of estradiol level during metamorphosis in the daubed shanny (*Leptoclinus maculatus*, Fries, 1838) from Spitsbergen Island. *Dokl. Biol. Sci.* 2018;482(1):188–190. doi: 10.1134/S001249661805006X

Shatunovskii M. I. Ecological patterns of metabolism in marine fish. Moscow: Nauka; 1980. 283 p. (In Russ.)

Shulgina N. S., Churova M. V., Murzina S. A., Krupnova M. Y. The effect of continuous light on growth and

muscle-specific gene expression in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) yearlings. *Life*. 2021;11(4):328. doi: 10.3390/life11040328

Sidorov V. S. Ecological biochemistry of fish. Lipids. Moscow: Nauka; 1983. 240 p. (In Russ.)

Sidorov V. S., Nemova N. N., Vysotskaya R. U., Feklov Yu. A. Determination of maximum permissible concentrations of industrial toxicants using the integral biochemical index. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya = Applied Biochemistry and Microbiology*. 2002;38(3):345–350. (In Russ.)

Sidorov V. S., Vysotskaya R. U., Smirnov L. P., Gur'yanova S. D. Comparative biochemistry of fish helminths: Amino acids, proteins, and lipids. Leningrad: Nauka; 1989. 152 p. (In Russ.)

Sidorov V. S., Vysotskaya R. U., Nemova N. N. Variability of the biochemical index in fish exposed to technogenic water of mining and ore-processing works. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya = Applied Biochemistry and Microbiology*. 2002;38(3):345–350. (In Russ.)

Smirnov L. P., Bogdan V. V. Lipids in physiological and biochemical adaptation of ectothermic organisms to abiotic and biotic environmental factors. Moscow: Nauka; 2007. 182 p. (In Russ.)

Smirnov L. P., Sukhovskaya I. V., Nemova N. N. Effects of environmental factors on low-molecular-weight peptides of fishes: A review. *Ekologiya = Russian Journal of Ecology*. 2005;1:48–54. (In Russ.)

Somero G. N. Protein adaptations to temperature and pressure: complementary roles of adaptive changes in amino acid sequence and internal milieu. *Comp. Biochem. Physiol. B*. 2003;136(4):577–591.

Sukhovskaya I. V., Borvinskaya E. V., Kochneva A. A., Slukovsky Z. I., Kurpe S. R., Fokina N. N. Antioxidant system response of freshwater mussel *Anodonta cygnea* to cadmium exposure. *KnE Life Sciences*. 2020:450–467. doi: 10.18502/kls.v5i1.6105

Vasilyeva O. B., Nazarova M. A., Ripatti P. O. The influence of season and levels of dietary lipid on growth performance and lipid composition in rainbow trout *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792). *Contemporary Problems of Ecology*. 2016;9(2):212–222.

Volkova T. O., Nemova N. N. Molecular mechanisms of leukemic cell apoptosis. Moscow: Nauka; 2006. 231 p. (In Russ.)

Voronin V. P., Murzina S. A., Nefedova Z. A., Pekkoeva S. N., Ruokolainen T. R., Ruch'ev M. A., Nemova N. N. A comparative study of lipids and its dynamic during embryogenesis and early post-embryonic development of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brown trout (*Salmo trutta* L.). *Russ. J. Dev. Biol.* 2021;52(2):87–96. doi: 10.1134/S1062360421020090

Voronin V. P., Nemova N. N., Ruokolainen T. R., Artemenkov D. V., Rolskii A. Y., Orlov A. M., Murzina S. A. Into the deep: New data on the lipid and fatty acid profile of redfish *Sebastes mentella* inhabiting different depths in the Irminger Sea. *Biomolecules*. 2021;11(5):704. doi: 10.3390/biom11050704

Vysotskaya R. U., Egorova A. A. Laboratory works in biological chemistry: A study guide. Petrozavodsk: KGPU; 2007. 124 p. (In Russ.)

Vysotskaya R. U., Ieshko E. P., Krupnova M. Yu., Anikieva L. V., Lebedeva D. I. Lysosomal enzymes in

adaptive responses of Cestodes of the genus *Triaenophorus*. *Parazytol.* 2021;55(2):91–100. doi: 10.31857/S0031184721020010

Vysotskaya R. U., Nemova N. N. Lysosomal enzymes in fish. Moscow: Nauka; 2008. 284 p. (In Russ.)

Vysotskaya R. U., Sukhovskaya I. V. Control works in biological chemistry. A manual for chemistry and bio-

logy students of pedagogical universities. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2006. 86 p. (In Russ.)

Zotin A. A., Murzina S. A., Efremov D. A., Oulasvirta P., Ieshko E. P. Ecology of *Margaritifera margaritifera* (Bivalva, Margaritiferidae) in the River Kamennaya, White Sea, Russia. *Nat. Conserv. Res.* 2021;6(S1):61–75. doi: 10.24189/ncr.2021.005

Поступила в редакцию / received: 02.05.2023; принята к публикации / accepted: 22.05.2023.
Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов / The author declares no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Немова Нина Николаевна

академик РАН, д-р биол. наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории экологической биохимии, руководитель научного направления КарНЦ РАН «Биологические науки»

e-mail: nemova@krc.karelia.ru

CONTRIBUTOR:

Nemova, Nina

RAS Academician, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Chief Researcher at the Environmental Biochemistry Laboratory, KarRC RAS Biological Sciences Research Area Leader

УДК 581.1

РАСТЕНИЯ В УСЛОВИЯХ СТРЕССА (ВЕДУЩАЯ НАУЧНАЯ ШКОЛА РОССИИ ПО ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ)

А. Ф. Титов*, Н. М. Казнина, Т. Г. Шibaева

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

Представлен краткий исторический очерк, посвященный ведущей научной школе России по экологической физиологии растений, которая на протяжении более 60 лет занимается изучением вопросов устойчивости и адаптации растений к неблагоприятным факторам внешней среды (низкие и высокие температуры, избыточное освещение, тяжелые металлы и др.). Очерк дает представление о главных истоках и предпосылках возникновения данной научной школы, ее развитии и наиболее значимых и интересных научных результатах и достижениях, которые появились главным образом в период с 1970 года по настоящее время. Важнейшими из них являются данные, касающиеся феноменологии ответных реакций на указанные стресс-факторы, и результаты изучения физиолого-биохимических и молекулярно-генетических механизмов, лежащих в их основе.

Ключевые слова: научная школа; физиология растений; стресс-факторы; температура; свет; тяжелые металлы

Для цитирования: Титов А. Ф., Казнина Н. М., Шibaева Т. Г. Растения в условиях стресса (ведущая научная школа России по экологической физиологии растений) // Труды Карельского научного центра РАН. 2023. № 3. С. 26–46. doi: 10.17076/eco1772

Финансирование. Статья написана при финансовой поддержке из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (FMEN-2022-004).

A. F. Titov*, N. M. Kaznina, T. G. Shibaeva. PLANTS UNDER STRESS (LEADING NATIONAL SCIENTIFIC SCHOOL ON ENVIRONMENTAL PHYSIOLOGY OF PLANTS)

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

A brief historical essay is presented on the leading Russian scientific school on plant environmental physiology, which has for over 60 years been studying the issues of plant adaptation to adverse environmental factors (low and high temperatures, excessive lighting, heavy metals, etc.). The essay tells about the main sources and prerequisites

for its foundation, about the development of this scientific school and the key scientific results and achievements since 1970. The most important among the latter are data on the phenomenology of plant responses to stress factors and the results of studies on the underlying physiological, biochemical and molecular genetic mechanisms.

Keywords: scientific school; plant physiology; stress factors; temperature; light; heavy metals

For citation: Titov A. F., Kaznina N. M., Shibaeva T. G. Plants under stress (Leading national scientific school on environmental physiology of plants). *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2023. No. 3. P. 26–46. doi: 10.17076/eco1772

Funding. The article was prepared with funding from the federal budget under state assignment to KarRC RAS (FMEN-2022-004).

Введение

Хорошо известно, что условия жизни на Земле не являются постоянными, а изменяются с течением времени. Причинами этих изменений могут выступать естественные события, такие как, например, глобальное потепление климата, или антропогенные факторы, связанные с хозяйственной деятельностью человека, роль которых особенно усилилась в XX веке. Поэтому существование и выживание живых организмов в огромной степени зависит от их способности адаптироваться к меняющимся условиям внешней среды, и прежде всего к флуктуациям природно-климатических факторов, которые происходят постоянно и амплитуда которых может быть значительной. Растения, в силу прикрепленного образа жизни, находятся в особенно сложном положении, так как лишены возможности избежать воздействия на них неблагоприятных факторов за счет перемещения в пространстве. Это означает, что выживание растений в меняющихся условиях среды будет напрямую зависеть от их генотипической устойчивости и способности быстро и эффективно реализовывать собственный адаптивный потенциал, приспособлявая свою структурно-функциональную организацию к текущей ситуации, которая часто меняется даже в течение их жизни, и эти изменения имеют порой весьма масштабный характер. Иными словами, растения за период своего существования могут многократно испытывать действие стресса и находиться значительную часть жизни в неблагоприятных условиях, которые обусловлены действием тех или иных стресс-факторов абиотической или биотической природы либо их комбинации. И, соответственно, способность растений выживать в условиях стресса – это залог их более продолжительной жизни и возможность более полно обеспечить свое воспроизводство.

Растения и температура

Среди абиотических факторов внешней среды главными для растений являются температура, свет и влажность. Но наиболее важным из них считается температура, т. к. именно низкие температуры (дефицит тепла) и высокие температуры (избыток тепла) во многих случаях являются ведущим фактором, который определяет зональную структуру растительного покрова, границы ареалов растительных видов, их численность, жизненные циклы, способность растений к воспроизводству и т. д.

Для условий Карелии помимо значительных сезонных колебаний температуры, длинных и холодных зим характерен относительно короткий вегетационный период с возможными возвратами холодов весной и ранним их наступлением осенью. Но даже летом, в период активной вегетации растений, в Карелии периодически наблюдаются заморозки – кратковременные понижения температуры приземного слоя воздуха ниже нуля градусов, которые оказывают на растения значительное влияние, лимитируя их рост, развитие и формирование продуктивности [Чудновский, 1949; Гольцберг, 1961; Коровин, 1972].

Поэтому неудивительно, что сотрудники появившегося в 1957 г. в качестве самостоятельного подразделения Института биологии Карельского филиала АН СССР сектора физиологии и экологии растений (в 1958 г. он был переименован в лабораторию физиологии и экологии растений) сфокусировали свое внимание и исследования на проблеме роста, развития и продуктивности растений в условиях Севера, а точнее, на вопросах влияния «холодных почв» и заморозков на растения. Первому из них, в частности, была посвящена докторская диссертация Аркадия Ивановича Коровина («Влияние пониженных температур

почв на растения в условиях Севера», 1959 г.), ставшего первым руководителем лаборатории (рис. 1). Здесь важно отметить, что для успешного проведения этих исследований потребовались новые методические подходы. Например, был разработан метод регулирования температуры почвы и сконструирован термо-

вегетационный домик с ваннами для создания и поддержания пониженной температуры почвы (А. И. Коровин, В. К. Курец). По материалам докторской диссертации А. И. Коровина была подготовлена монография «Температура почвы и растение на Севере», которая увидела свет в 1961 году [Коровин, 1961].

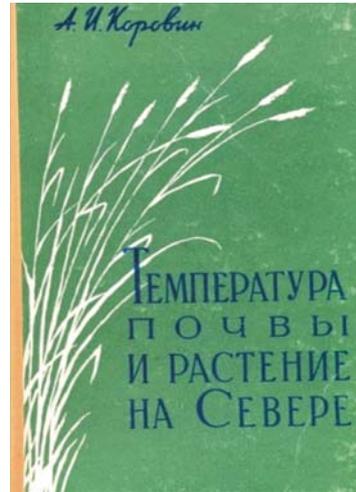


Рис. 1. Первый руководитель лаборатории физиологии и экологии растений д. б. н. А. И. Коровин и его монография «Температура почвы и растение на Севере»

Fig. 1. The first head of the Laboratory of Plant Physiology and Ecology A. I. Korovin and his monograph *Soil Temperature and Plants in the North*

В 1958 году в Петрозаводск приехал 28-летний ученый Станислав Николаевич Дроздов, выпускник Ленинградского сельскохозяйственного института, годом ранее успешно защитивший кандидатскую диссертацию, посвященную роли микроэлементов в развитии яровой пшеницы. А. И. Коровин сразу вовлек молодого ученого в активную работу, определив ему самостоятельный научный раздел и назначив его ответственным за строительство вегетационного домика на Агробиологической станции Института биологии (рис. 2), находящейся в пригороде Петрозаводска, где на протяжении многих лет проводились и проводятся в настоящее время исследования лаборатории экологической физиологии растений.

С самого начала в своей научной работе С. Н. Дроздов уделял особое внимание методической стороне, что предполагало необходимость развития и постоянного улучшения экспериментальной базы. В частности, он совместно с к. б. н. В. К. Курцом и инженером Н. И. Хилковым создал серию вегетационных камер (рис. 2) с возможностью регулирования

основных параметров внешней среды в широком диапазоне и возможностью контроля газообмена растений [Курец, Дроздов, 1966; Курец, 1969]. Наряду с этим была разработана методика создания искусственных заморозков, а позднее – методика количественной оценки так называемой экологической характеристики растений [Курец, Попов, 1979; Курец, 1990].

Уже в период работы над кандидатской диссертацией изучение С. Н. Дроздовым роли микроэлементов в жизни растений показало большое значение для физиологических процессов дозы действующего фактора. В дальнейшем, при изучении влияния заморозков, а позднее и свето-температурных условий внешней среды на жизнедеятельность растений, эти положения на определенном этапе трансформировались в гипотезу зонального влияния факторов внешней среды на биологические процессы. Непосредственно зарождению гипотезы в значительной степени способствовало осмысление многочисленных экспериментальных данных по влиянию факторов внешней среды на формирование заморозкоустойчивости



Рис. 2. Камера искусственного климата (слева) и вегетационные опыты на Агробиологической станции Института биологии КарНЦ РАН (справа)

Fig. 2. Climate chamber (left) and experiments with plants in the agricultural experimental station at the Institute of Biology, Karelian Research Centre of RAS (right)

растений, которые были систематизированы в докторской диссертации С. Н. Дроздова «Эколого-физиологическое исследование устойчивости полевых культур к заморозкам», успешно защищенной в 1971 г. [Дроздов, 1971]. Наряду с докторской диссертацией А. И. Коровина она стала важным обобщением накопленных лабораторией научных результатов первого этапа многолетних исследований влияния пониженных температур на растения.

Но прежде для успешного решения поставленных научных задач потребовалось, как уже отмечалось, провести большую методическую работу и решить ряд инженерно-технических вопросов, таких как, например, разработка и изготовление холодильных установок для создания искусственных заморозков, разработка методики проведения искусственных заморозков разной интенсивности (приводящих к льдообразованию в тканях растений или их переохлаждению) и др. [Курец, 1969]. Кроме того, была разработана методика определения заморозко- и холодоустойчивости растений, основанная на краткосрочном промораживании высеков из листьев в электрических микрохолодильниках [Балагурова, 1967; Дроздов и др., 1976; Балагурова и др., 1982].

В ходе многолетних исследований (с 1958 по 1971 г.) С. Н. Дроздовым и его коллегами по лаборатории изучена сравнительная заморозкоустойчивость многих широко возделываемых в Карелии полевых культур, включая яровую пшеницу, овес посевной, рапс озимый, сахарную свеклу, горчицу белую, многолетние травы (овсяница луговая, овсяница красная, лисохвост луговой, тимофеевка луговая, ежа сборная, костер безостый, канареечник тростниковидный), большое число сортов, гибридов и

диких видов картофеля. Исследования проводились лабораторно-вегетационным методом с проверкой результатов в полевых условиях.

На основании полученных результатов и их анализа установлено, что в ходе заморозка растения могут находиться как в переохлажденном состоянии, так и со льдообразованием в тканях. Гибель растений, учитывая непродолжительность действия заморозка, наступает, как правило, только при льдообразовании, при этом особенно опасным является образование льда в клетках (по сравнению со льдом, возникающим в межклетниках). В целом заморозкоустойчивость растений складывается из устойчивости отдельных органов и тканей и определяется наиболее чувствительными из них. У растений наименьшей устойчивостью характеризуются генеративные органы, а из них – пыльники. Устойчивость растений не остается величиной постоянной, а изменяется в процессе их развития, как правило, постепенно снижаясь. Важно, что заморозки, даже не оставляющие внешне видимых повреждений, оказывают значительное влияние на урожай полевых культур. Степень их влияния зависит от силы (интенсивности) заморозка, генотипа растений, фазы их развития и условий внешней среды.

Как показали физиолого-биологические исследования, повреждающее действие заморозков на растения связано с глубокими изменениями в обмене веществ и его важных составляющих – энергетическом, белковом и липидном обменах, водном режиме и т. д. [Дроздов, 1971; Дроздов и др., 1977]. В результате этих изменений нарушаются процессы роста, развития и формирования продуктивности растений. В случае, если температура

понижается постепенно и не достигает критических значений, в обмене веществ происходят серьезные изменения, направленные на повышение устойчивости и выживание растений, благодаря которым они переносят заморозки без потерь или со сравнительно небольшими потерями.

В 1974 году С. Н. Дроздовым совместно с В. К. Курцом и аспирантом А. Ф. Титовым (рис. 3) выдвинута «зональная» гипотеза влияния температуры на устойчивость активно вегетирующих растений, в соответствии с которой весь диапазон температур, действующих на растения, было предложено разделить на пять зон – фоновую, две закалывающие и две повреждающие (в области низких и высоких

температур соответственно), в которых температуры качественно по-разному влияют на устойчивость [Дроздов и др., 1974]. В дальнейшем «зональная» гипотеза легла в основу многих экспериментов и методики постановки планируемого многофакторного эксперимента на основе системного подхода, которая была разработана В. К. Курцом с участием к. б. н. Э. Г. Попова и к. б. н. А. В. Таланова, что, в свою очередь, позволило перейти к количественному определению эколого-физиологической характеристики фоновой зоны и определению условий внешней среды, обеспечивающих достижение оптимума видимого фотосинтеза, необходимого для формирования высокой продуктивности растений [Курец, Попов, 1979].



Рис. 3. Авторы «зональной» гипотезы влияния температуры на устойчивость активно вегетирующих растений – С. Н. Дроздов, В. К. Курец и А. Ф. Титов

Fig. 3. The authors of the hypothesis on zonal impact of temperature on plant tolerance – S. N. Drozdov, V. K. Kurets, A. F. Titov

Здесь необходимо сказать, что пассивный эксперимент, в отличие от активного, имеет высокий уровень «шумов», т. е. случайных воздействий, влияние которых не может быть определено. В естественных условиях многие факторы среды тесно взаимосвязаны и при этом могут колебаться в достаточно широких пределах. Поэтому для получения достоверной информации исследователю приходится увеличивать выборки и/или повторности, что снижает эффективность исследований и увеличивает время, необходимое для получения надежного результата. Благодаря разработке методики активного многофакторного эксперимента удается в более сжатые сроки и с меньшими общими затратами получать, с одной стороны, ответы на те или иные вопросы, интересующие исследователя, а с другой – данные, необходимые для моделирования, которое резко упро-

щает задачу описания закономерностей «отклика» растений на комплексное воздействие факторов внешней среды. Так, например, выявлены закономерности варьирования коэффициента эффективности преобразования ассимилированной углекислоты в сухое вещество растений в зависимости от термо-фотопериода [Курец, 1990]. Установлена тесная взаимосвязь процессов газообмена (фотосинтез, дыхание) и формирования урожая с температурной характеристикой растений, а многофакторное исследование газообмена позволило установить существенные сортовые различия по требованиям растений к условиям внешней среды, что дает основания рассматривать статистические модели (регрессионные уравнения связи) CO_2 -газообмена интактных растений как важную эколого-физиологическую характеристику вида, сорта, генотипа.

Параллельно группа сотрудников лаборатории, руководимая д. б. н. Е. Ф. Марковской, с использованием методов многомерного статистического анализа показала, что в условиях суточных температурных градиентов величина суммы эффективных температур, необходимых для прохождения онтогенеза растений, уменьшается, и это может рассматриваться как один из возможных путей их адаптации к условиям Севера [Василевская, 1991; Сысоева, 1991; Марковская, 1992; Трофимова, 1995; Харьковина (Шибяева), 1997]. Ими же разработана динамическая модель роста и развития растений, которая позволяет оптимизировать процесс формирования их продуктивности.

Еще одна группа сотрудников лаборатории под руководством к. б. н. Н. П. Будыкиной на протяжении многих лет изучала в условиях Агробиологической станции воздействие синтетических регуляторов роста на холодоустойчивость и продуктивность растений. На основании результатов, показавших положительное влияние регуляторов роста на формирование терморезистентности, и апробации ряда препаратов (Гибберсиб, Холин хлорид, Этихол) в производственных условиях были разработаны рекомендации по их применению при выращивании растений в условиях защищенного грунта. В последующем группа Н. П. Будыкиной успешно занималась изучением эффектов экологически безопасных синтетических регуляторов роста нового поколения (эпибрассинолида и комплекса гидроксикоричных кислот) по заказу производителей препаратов Эпин-экстра и Циркон (некоммерческое научно-производственное партнерство «НЭСТ М») [Будыкина и др., 2007, 2011; Будыкина, Титов, 2013]. Было,

в частности, доказано, что повышение урожайности культур при применении этих препаратов обусловлено в том числе повышением их терморезистентности.

В 1994 году по результатам многолетних исследований коллектив лаборатории, возглавляемый С. Н. Дроздовым и А. Ф. Титовым (рис. 4–6), был официально признан ведущей научной школой страны в области экологической физиологии растений, а в 1995 году Всесоюзное общество физиологов растений отметило работы по изучению эффективности CO_2 -обмена интактных растений в зависимости от условий среды премией им. Гунара. Кроме того, работы С. Н. Дроздова были трижды (1994–1996, 1997–2000 и 2000–2003 гг.) удостоены Государственной научной стипендии для выдающихся ученых России. Дважды данной научной стипендией отмечены работы А. Ф. Титова (в 1994–1996 и 2000–2003 гг.).

С конца 70-х годов группа сотрудников лаборатории, руководимая А. Ф. Титовым, вела активные исследования физиолого-биохимических основ реакции растений на действие температур, относящихся к разным температурным зонам. При этом на разных по своему отношению к температуре объектах (озимая и яровая пшеница, яровой ячмень, соя, томат, огурец, кукуруза) были детально изучены особенности динамики холодо- и теплоустойчивости растений при действии на них закаливающих температур, а также при возврате температур к фоновым значениям. С помощью ряда интегральных показателей охарактеризованы особенности физиологического состояния растений при температурах, относящихся к разным зонам [Титов, 1989].



Рис. 4. Руководители ведущей научной школы по экологической физиологии растений – С. Н. Дроздов (защита докторской диссертации в 1971 г.) и А. Ф. Титов (защита докторской диссертации в 1989 г., избрание чл.-корр. РАН в 2003 г.).

Fig. 4. Leaders of the scientific school on environmental plant physiology – S. N. Drozdov (DSci thesis defence in 1971) and A. F. Titov (DSci thesis defence in 1989, corresponding member of RAS since 2003)



В. К. Курец (1990)



Е. Ф. Марковская (1992)



М. И. Сысоева (2003)



В. В. Таланова (2009)



Н. М. Казнина (2016)



Т. Г. Шибаева (2019)

Рис. 5. Ведущие ученые научной школы по экологической физиологии растений – доктора биологических наук (в скобках указан год защиты докторской диссертации)

Fig. 5. Leading researchers (Doctors of Science) of the scientific school on environmental plant physiology (the years of the DSci theses defences are given in brackets)

Установлено, что обязательным условием повышения устойчивости активно вегетирующих растений под влиянием низких и высоких закаливающих температур являются функциональная активность белоксинтезирующей системы клеток и изменения в биосинтезе РНК и белка [Критенко и др., 1985; Титов, Критенко, 1985]. Последние включают в себя изменения активности РНК-полимеразы I, скорости синтеза белков и их компонентного состава, накопление РНК, растворимых (и водорастворимых) белков. Подавление процессов транскрипции или трансляции с помощью соответствующих ингибиторов приводит к полной либо частичной (в зависимости от степени ингибирования) утрате способности растений к температурной адаптации [Титов и др., 1981; Критенко, 1987; Титов, 1989]. Напротив, стимуляция активности белоксинтезирующего аппарата, например с помощью цитокининов, повышает устойчивость незакаленных растений и увеличивает их адаптивные возможности при температурном закаливании [Титов и др., 1986; Критенко, 1987; Таланова, 2009; Титов, Таланова, 2009].

Важно, что увеличение устойчивости под влиянием низких и высоких закаливающих тем-

ператур начинается, как правило, не сразу, а после определенного лаг-периода (более продолжительного при холодном закаливании и более краткосрочного при тепловом закаливании), в течение которого индуцируются количественные и качественные изменения в спектре синтезируемых белков [Титов и др., 1989, 2006; Крупнова, 1990]. При этом стимуляция биосинтеза белка, например, с помощью экзогенного цитокинина, сокращает, а его подавление с помощью ингибиторов синтеза РНК или белка, напротив, удлиняет начальный период формирования устойчивости как при холодном, так и при тепловом закаливании.

Интересно, что увеличение устойчивости растений может происходить не только под влиянием закаливающих температур, но и под воздействием повреждающих температур [Акимова и др., 1994; Топчиева, 1994; Титов и др., 2006]. Однако во втором случае этот процесс носит кратковременный характер, а начальное повышение устойчивости сменяется затем ее снижением. При этом стимуляция биосинтеза белка с помощью экзогенного цитокинина положительно сказывается на процессе повышения устойчивости при закаливающих



Рис. 6. Монографии, опубликованные в разные годы сотрудниками научной школы по экологической физиологии растений

Fig. 6. Monographs published by the researchers of the scientific school on environmental plant physiology

температурах и отрицательно – в случае действия повреждающих температур. Отсюда следует, что увеличение устойчивости при закалывающих и повреждающих температурах обусловлено разными механизмами. В первом случае оно связано прежде всего с индуцированным синтезом белков *de novo*, в то время как во втором случае временный прирост устойчивости не связан с этим процессом.

Экспериментально была также доказана однотипность (но не тождественность) механизмов, лежащих в основе долговременной холодной и тепловой адаптации активно вегетирующих растений, и предложена гипотеза, объясняющая главные принципы формирования адаптивного ответа растений на продолжительное умеренное охлаждение или нагрев (температурное закалывание) [Титов, 1989].

Получены веские доводы в пользу того, что генетические системы, контролирующие рост холодо- и теплоустойчивости при закалывании растений, функционируют независимо друг от друга. Кроме того, установлено, что обратимое повышение устойчивости растений в ответ на краткосрочное действие высоких повреждающих температур (так называемые секундные закалки), в отличие от реакции растений на продолжительное воздействие высоких закалывающих температур, не требует новообразования белков, а обусловлено событиями, происходящими на посттрансляционном уровне [Титов и др., 1987, 1988].

В практическом плане полученные данные о разнокачественности реакции растений на действие температур, относящихся к разным температурным зонам, являются методической

основой для выбора значений температуры и продолжительности ее действия при проведении эколого-физиологических исследований разной направленности.

Из полученных данных также следует, что адаптивные возможности вида (сорта) хотя бы отчасти можно оценить исходя из данных о положении границ температурных зон, а информация о последних полезна при решении вопроса о районировании сортов и в селекции, направленной на повышение устойчивости растений. Предложено в качестве нетрадиционного способа достижения более стабильных урожаев вести селекцию на расширение у растений фоновой зоны, а также использовать «скорость закаливания» как самостоятельный селекционный критерий, позволяющий отбирать сорта (генотипы) с определенным типом адаптивного потенциала [Титов, 1989].

Подчеркивая важность «зонального» характера влияния температуры на растения, необходимо сказать, что знание данного феномена имеет помимо прочего важное методологическое значение. В частности, «зональный» характер влияния температуры необходимо учитывать: а) при выборе интенсивности и продолжительности воздействия температуры в опытах по изучению эффектов этого фактора на растения, б) при выборе температуры для контрольного варианта (обычно избираемая для контроля температура из интервала 20–28 °С у некоторых видов растений относится к зоне теплового закаливания), в) при использовании температурного коэффициента Q_{10} , т. к. в интервал, равный 10 °С, могут попадать температуры из разных зон (поэтому более предпочтительным представляется применение температурного коэффициента Q_5).

В целом результаты этого (второго) этапа исследований лаборатории позволили заключить, что процессы долговременной холодовой и тепловой адаптации активно вегетирующих растений находятся под контролем со стороны наследственных факторов клетки (в первую очередь ядра), которые реализуются через изменения в белоксинтезирующей системе, и прежде всего через механизм индуцированного синтеза белков [Титов, 1989]. Важно, что генетические системы, контролирующие холодовое и теплое закаливание активно вегетирующих растений, функционируют автономно. Об этом, например, свидетельствует независимый характер варьирования холодо- и теплоустойчивости растений в процессе их долговременной адаптации, а также их изменение при перемещении растений из зоны холодового закаливания в зону теплового закаливания и/или наоборот [Титов и др., 1982].

Добавим, что помимо механизмов, связанных с транскрипционным уровнем, в адаптивных реакциях растений принимают участие механизмы, функционирующие на посттранскрипционном и посттрансляционном уровнях. Таким образом, температурная адаптация активно вегетирующих растений представляет собой сложный, многокомпонентный кооперативный процесс, складывающийся из большого числа реакций, часть из которых носит более специфический характер, а часть – неспецифический. При этом их соотносительная роль может изменяться в зависимости от интенсивности и продолжительности температурного воздействия [Титов и др., 1983; Титов, 1989].

Эти положения очень скоро получили свое развитие и детализацию в исследованиях, проводившихся в 90-е годы и продолжающихся в настоящее время, которые можно условно отнести к третьему этапу в истории подразделения. Так, было установлено, что при локальном воздействии неблагоприятной температуры только на корни растений повышается устойчивость к ней листьев, и наоборот [Балагурова и др., 1994; Титов, Таланова, 2011]. Это стало экспериментальным доказательством наличия и передачи сигнала о температурном воздействии из одних органов растения в другие. Причем передача сигнала по растению может происходить и в акропетальном (из корня в лист), и в базипетальном (из листьев в корень), и в аксиальном (из одного семядольного листа в другой) направлениях.

Анализ структурных и функциональных изменений, наблюдаемых в фотосинтетическом аппарате растений под влиянием закаливающих температур, показал, что при температурной адаптации происходят существенные изменения мезо- и ультраструктуры листьев. При этом по мере увеличения холодо- и теплоустойчивости постепенно формируется качественно новая структурно-функциональная организация клеток, позволяющая растениям в дальнейшем переносить без губительных последствий действие более экстремальных температур [Венжик и др., 2008].

Особое значение для процессов температурной адаптации растений, как показали исследования, имеет не только генетическая система, но и гормональная. В частности, установлена положительная роль, которую играют в этом процессе такие гормоны, как ауксины, цитокинины, абсцизовая, салициловая и жасмоновая кислоты [Волкова, Таланова, 1990; Таланова, 2009; Титов, Таланова, 2009; Игнатенко, 2019].

Что касается генетического аппарата, то главные события, происходящие в нем под влиянием закалывающих температур, сводятся к репрессии и дерепрессии различных генов, т. е. к подавлению активности одних генов и активации других [Таланова и др., 2008а, б, 2010а, б, 2011а; Нилова, 2019]. В результате этих событий в клетках растений прекращается (или снижается) синтез одних веществ и происходит новообразование (или усиление синтеза) других, которые обладают протекторными свойствами, как, например, белки теплового шока или низкомолекулярные вещества, подобные пролину.

Здесь необходимо сказать, что на протяжении длительного времени краткосрочные понижения температуры до отрицательных значений рассматривались как сугубо негативное явление, а влияние низких положительных температур изучали, как правило, при их длительном воздействии на растения. Между тем, в естественных условиях растения в течение вегетационного сезона гораздо чаще испытывают на себе воздействие флуктуирующей в суточном цикле температуры, чем ее постоянное действие. В связи с этим в конце 1980-х годов ученые начали активно исследовать реакции растений на ритмические изменения температуры дня и ночи (термопериодизм). С конца 90-х годов в лаборатории появилось новое научное направление – изучение термоморфогенеза растений, которым первоначально руководила д. б. н. Е. Ф. Марковская, затем д. б. н. М. И. Сысоева, а позднее чл.-корр. РАН А. Ф. Титов и д. б. н. Т. Г. Шibaева. Детально были изучены феноменология и физиолого-биохимические механизмы реакции растений на кратковременные ежесуточные понижения температуры (дроп-воздействия, от англ. *drop* – падение, понижение). По результатам исследований влияния кратковременной гипотермии на растения подготовлены и опубликованы две монографии [Марковская, Сысоева, 2004; Марковская и др., 2013] и успешно защищены две докторские диссертации [Сысоева, 2003; Шibaева, 2019]. Показано, что реакции растений на друп-воздействия принципиально отличаются от реакций на длительное действие пониженных температур, и эти различия не определяются обычной зависимостью «доза-эффект», а носят качественный характер [Марковская и др., 2000; Шibaева и др., 2018, 2019; Титов и др., 2020]. Выявлена специфика, позволяющая растениям, подвергающимся друп-воздействиям, сочетать рост и нормальное развитие с приобретением повышенной холодоустой-

чивости. Установлены особенности реакции растений на друп-воздействия в зависимости от их параметров, внутренних и внешних факторов, а также механизмы влияния друп-воздействий на габитус растений, фотосинтетическую активность и холодоустойчивость [Икконен и др., 2012; Марковская и др., 2013; Shibaeva et al., 2018; Шibaева и др., 2019; Шibaева, Титов, 2019; Титов и др., 2020]. В многочисленных экспериментах и с помощью методов математического моделирования установлены оптимальные параметры друп-воздействий для некоторых видов растений с целью применения их в качестве агроприема для управления ростом растений, альтернативного применению ретардантов [Sysoeva et al., 1997, 1999; Марковская и др., 2013; Шibaева и др., 2018a]. Также предложен и запатентован способ предупреждения с помощью друп-воздействий развития фотоповреждений листьев в условиях длинных фотопериодов [Sysoeva et al., 2012; Шibaева, Шерудило, 2015; Ikkonen et al., 2015; Икконен и др., 2023].

Растения и свет

Проблема адаптации живых организмов к условиям круглосуточного освещения в местах естественного произрастания давно привлекала внимание исследователей в рамках интродукционных исследований на Севере. У ряда интродуцентов в условиях Арктики обнаружен эффект стимуляции роста и ускорения развития [Сысоева, Марковская, 2008]. А начиная с 2000-х годов круглосуточный свет стал использоваться в технологиях выращивания растений в условиях защищенного грунта и в закрытых системах, на так называемых «фабриках растений», позволяющих производить свежую продукцию в непосредственной близости от потребителей в мегаполисах [Sysoeva et al., 2010]. Развитие этого направления во многом связано с появлением светодиодных источников света, которые позволяют не только экономить электроэнергию, но и изменять спектральный состав света. Выращивание растений без естественного освещения предполагало разработку новых технологий, требующих в том числе понимания физиолого-биохимических механизмов реакции растений на продолжительность фотопериода. Одной из таких технологий, как показали исследования, проведенные в нашей лаборатории, может стать управление ростом и развитием растений с помощью оптимального распределения интеграла дневного освещения («суммарного освещения») в суточном цикле (круглосуточного освещения). Ее применение

позволяет не только экономить энергетические ресурсы, но и избежать лишнего воздействия на растения экологически вредных химических препаратов (ретардантов, фунгицидов). Однако некоторые важные сельскохозяйственные растения (томат, баклажан, огурец и др.) чрезвычайно чувствительны к круглосуточному освещению, в условиях которого у них развивается хлороз и некроз листьев. Поиск причин фотоповреждений растений в условиях круглосуточного освещения привел к выводу, что оно, в отличие от естественного фотопериода (включающего чередование дня и ночи в суточном цикле), обеспечивает непрерывное поступление световой энергии, необходимой для фотосинтеза, вызывает постоянное фотоокислительное воздействие на клетки и ткани листьев и постоянное сигнальное воздействие на фоторецепторы, а также может приводить к рассогласованию внутренних (циркадных) биоритмов растений с внешним циклом свет/темнота (циркадная асинхрония) [Шибеева и др., 2023а].

В ходе этих исследований установлено, что у чувствительности листьев к круглосуточному освещению главную роль играет фаза роста листа, на которой он подвергается действию круглосуточного освещения, то есть существует возрастная изменчивость в чувствительности листьев к круглосуточному освещению, связанная с разной степенью активности компонентов антиоксидантной системы, что не является видоспецифичным признаком, а скорее характеризует группу неустойчивых к круглосуточному освещению видов растений [Шибеева и др., 2021]. Получен также ответ на вопрос, являются ли повреждения, вызванные круглосуточным освещением, непосредственно результатом непрерывного поступления света или они вызваны избыточностью света, возникающей вследствие более высокого интеграла дневного освещения. Из полученных результатов следует, что более высокий интеграл дневного освещения не является причиной развития фотоповреждений при круглосуточном освещении. Непрерывность поступления светового сигнала, протекания фотосинтеза и фотоокислительных процессов может вызывать повреждения листьев, даже если значения суммарного освещения невысоки. Следовательно, сам по себе длинный фотопериод уже может быть причиной избытка поглощенного света, в том числе в условиях, когда интеграл дневного освещения не выше, чем обычно требуется растениям при более коротких фотопериодах [Шибеева et al., 2022a].

С целью изучения возможности и перспектив применения круглосуточного освещения

в качестве агроприема исследовали его влияние на продуктивность и пищевую ценность микрозелени. Полученные результаты свидетельствуют, что выращивание растений в условиях светодиодного круглосуточного освещения может быть использовано для экономически эффективного производства микрозелени брокколи, мизуны, редиса и руколы с повышенной пищевой ценностью. Подвергаясь под воздействием круглосуточного освещения умеренному окислительному стрессу, растения накапливают больше низкомолекулярных антиоксидантов (антоцианы, флавоноиды, каротиноиды, пролин) и отличаются повышенной активностью антиоксидантных ферментов. Это увеличивает питательную ценность микрозелени, которая рекомендуется диетологами в качестве функционального продукта («functional food») для здорового питания [Шибеева et al., 2022b; Шибеева и др., 2023б]. В ближайшей перспективе при поддержке Российского научного фонда планируется изучение возможностей применения аномальных свето-темновых циклов для повышения энергоэффективности сельскохозяйственной продукции в закрытых системах с искусственным освещением.

Растения и тяжелые металлы

С 90-х годов XX века и по настоящее время повышенное внимание ученых многих стран направлено на изучение воздействия тяжелых металлов на растения и выявление механизмов их металлоустойчивости. Это связано со значительным усилением загрязнения окружающей среды этими химическими элементами, которое обусловлено активным развитием промышленности, резким увеличением числа автотранспортных средств, ростом количества вносимых в почву минеральных удобрений, гербицидов и пестицидов. В нашей лаборатории такого рода исследования начались в 1994 г. в рамках государственной программы «Экологическая безопасность России». По сути, они положили начало новому научному направлению исследований лаборатории – изучению устойчивости растений к тяжелым металлам.

Первый этап этих исследований был связан с изучением феноменологии ответных реакций растений на действие высоких концентраций двух наиболее токсичных для живых организмов тяжелых металлов – свинца и кадмия. Обнаружено, что в высоких концентрациях оба элемента значительно тормозят рост и накопление биомассы растений. Однако предобработка растений этими металлами в низких концентрациях индуцирует повышение их метал-

лоустойчивости [Titov et al., 1996; Talanova et al., 2000, 2001].

В 1996 г. к этим исследованиям присоединилась группа сотрудников во главе с к. б. н. Г. Ф. Лайдинен, а затем к. б. н. Н. М. Казниной. В лабораторных и вегетационных условиях они продолжили изучение влияния высоких концентраций кадмия и свинца, а также цинка на основные физиологические процессы у растений семейства *Roaseae*. В ходе исследований выявлена способность семян культурных злаков успешно прорасти при наличии в субстрате достаточно высоких концентраций этих металлов. Кроме того, обнаружены отчетливые концентрационные зависимости влияния тяжелых металлов на такие физиологические процессы у злаков, как рост, развитие, фотосинтез и водный обмен [Титов и др., 2002, 2007; Казнина и др., 2005; Батова и др., 2012]. С помощью морфофизиологического метода установлено отрицательное влияние свинца и кадмия на рост и дифференциацию стеблевых апикальных меристем, а также на темпы органогенеза однолетних злаков [Казнина и др., 2006].

Углубленное изучение металлоустойчивости растений привело к выводу о том, что важная роль в адаптации растений к высоким концентрациям этих химических элементов принадлежит физиолого-биохимическим механизмам [Казнина и др., 2012, 2014а, 2016]. В частности, обнаружено значительное увеличение содержания глутатиона и фитохелатинов в клетках корней и листьев злаков при воздействии на них тяжелых металлов в высоких концентрациях, что обеспечивает их связывание и инактивацию [Казнина и др., 2012, 2014а]. Выявлено также усиление активности ферментов антиоксидантной защиты, направленное на сохранение окислительно-восстановительного баланса клеток [Казнина и др., 2016; Batova et al., 2021].

Другим направлением явилось изучение влияния фитогормонов на устойчивость растений к тяжелым металлам. Обнаружено, что формирование повышенной металлоустойчивости растений связано с накоплением в листьях и корнях эндогенной АБК [Таланова, 2009], которая, очевидно, является одним из индукторов перестройки метаболизма, обеспечивающей рост устойчивости. В настоящее время изучается роль таких фитогормонов, как метилжасмонат и салициловая кислота в адаптации растений к тяжелым металлам, выявляются механизмы, лежащие в основе стимулирующего воздействия обработки этими гормонами семян или растений на процесс адаптации к тяжелым металлам [Repkina et al., 2023а].

В последние годы активное использование метода ПЦР-РВ в работах позволило обнаружить, что устойчивость растений к кадмию непосредственно связана с активацией экспрессии генов ферментов, участвующих в синтезе хелаторов металла (*HvGS*, *HvPCS*, *HvMT1* и *HvMT2*), а также генов транспортных белков (*HvHMA3* и *HvCAH2*) [Казнина и др., 2014б] и субъединиц вакуолярной Н⁺-АТФазы (*HvVHA-E* и *HvVHA-c*) [Казнина и др., 2013], которые обеспечивают связывание ионов кадмия в цитоплазме клеток и их депортацию в вакуоль.

Растения, как известно, обладают целым комплексом адаптационных механизмов, большинство из которых, судя по всему, являются неспецифическими. Это обуславливает их способность при действии одного неблагоприятного фактора повышать устойчивость к факторам иной природы (явление так называемой кросс-адаптации). В 2011–2017 гг. в лаборатории активно изучались физиолого-биохимические и молекулярно-генетические механизмы устойчивости растений к отдельному и совместному воздействию кадмия и низкой температуры [Репкина и др., 2014; Repkina et al., 2019]. Установлено, что отдельное и совместное воздействие этих двух стрессоров разной природы приводит к усилению синтеза непротеиновых тиолов и пролина и повышению содержания транскриптов генов, кодирующих ферменты их синтеза (*PCS1* – фитохелатинсинтаза, *GS1* – глутатионсинтаза и *WP5CS* – пролин-5-карбоксилат синтаза) уже в начальный период действия указанных факторов. Также выявлено, что накопление транскриптов генов транскрипционных факторов (*CBF1*, *DREB1*, *MYB80*), АТФ-зависимых протеолитических ферментов (*Lon1*, *ClpP*), LEA белков (*WCOR15*, *WRAB15*, *WRAB18*, *WDHN13*) происходит как при отдельном, так и при совместном действии низкой температуры и кадмия [Таланова и др., 2011б, 2013; Репкина и др., 2012].

На протяжении ряда лет помимо лабораторных и вегетационных опытов в лаборатории проводятся полевые исследования, направленные на изучение устойчивости дикорастущих злаков к техногенному загрязнению почв тяжелыми металлами. Известно, что загрязнение окружающей среды тяжелыми металлами может привести к деградации растительного покрова, а в некоторых случаях и к его полному разрушению. Учитывая, что естественное восстановление растительных сообществ на загрязненных тяжелыми металлами территориях, особенно в условиях Севера, происходит крайне медленно, чрезвычайно актуальным является поиск возможных путей восстановления

растительности на нарушенных территориях, в том числе с использованием видов местной флоры. Дикорастущие злаки в этом плане могут оказаться весьма перспективными [Казнина и др., 2009]. Сотрудники лаборатории в течение длительного времени проводили обследования луговых фитоценозов, расположенных вблизи крупных промышленных предприятий Карелии – Кондопожского ЦБК и Костомукшского ГОКа. В результате установлена важная цено-тическая роль дикорастущих злаков в сообществах, сформированных на техногенно загрязненных территориях, а также доказана высокая металлоустойчивость некоторых представителей дикорастущей флоры Карелии (ежи сборной, тимофеевки луговой, щетинника зеленого), что позволяет говорить о возможности их использования для фитостабилизации загрязненных тяжелыми металлами почв в условиях Севера [Лайдинен и др., 2004, 2011; Казнина и др., 2009; Батова и др., 2013].

Помимо злаков в лаборатории проводится изучение устойчивости к тяжелым металлам некоторых представителей семейства *Brassicaceae* [Казнина и др., 2022a; Repkina et al., 2023b], которые, как, например, *Brassica juncea* и *Sinapis alba*, способны успешно расти и развиваться на субстратах с высоким содержанием цинка. Продолжаются также исследования устойчивости к тяжелым металлам дикорастущих злаков, произрастающих на территориях, относящихся к Арктической зоне РФ [Лайдинен и др., 2021; Казнина и др., 2022б].

Заключение

Ведущая научная школа России по экологической физиологии растений сформировалась и активно развивалась в 70–80-е годы XX века, в настоящее время продолжая свою работу и движение вперед. Однако ее истоки и предпосылки возникли значительно раньше, как это показано в данном очерке, практически совпадая по времени с появлением в структуре Института биологии Карельского филиала АН СССР (ныне КарНЦ РАН) в качестве самостоятельного структурного подразделения лаборатории физиологии и экологии растений (современное название – лаборатория экологической физиологии растений). В разные годы в ней трудились десятки сотрудников (всего более 70), каждый из которых внес свой посильный вклад в ее работу и результаты [Титов, Казнина, 2019]. Среди них 10 докторов наук и 33 кандидата наук. Ими опубликовано в разные годы 13 монографий, 9 сборников научных статей, 9 учебных пособий и сотни научных статей в различных научных изданиях, включая более 90 статей в профильном академическом журнале «Физиология растений». Получено 3 патента, 10 авторских свидетельств (табл.).

Пройдя в своем развитии столь длинный и насыщенный событиями путь, эта научная школа приобрела некоторые черты и особенности, которые придают ей определенное своеобразие и, возможно, в той или иной степени отличают

Защита научных диссертаций, публикация монографий и учебных пособий, получение патентов и авторских свидетельств на изобретения сотрудниками научной школы по экологической физиологии растений в период с 1960 г. и по настоящее время

Defended scientific theses, published monographs and tutorials, received patents and copyright certificates for the inventions by the researchers of the scientific school on environmental plant physiology in the period from 1960 to the present

Показатель Index	Годы Years					
	1960–1969	1970–1979	1980–1989	1990–1999	2000–2009	2010–2023
Защита диссертаций Theses defences						
- кандидатские Candidate	3	3	6	7	9	5
- докторские Doctor		1	1	2	3	2
Монографии Monographs	1	2	1	1	5	3
Учебные пособия Tutorials						9
Патенты и авторские свидетельства на изобретения Patents and copyright certificates for inventions		2	6	2	1	2

от других научных школ. Назовем те из них, которые представляются наиболее важными:

- оригинальность и новаторство в постановке и проведении исследований;
- широкое привлечение и использование идей, подходов и методов других наук;
- связь с практикой и ее запросами, стремление к внедрению научных результатов в производство и хозяйственную деятельность;
- тесная связь с высшим образованием, активная работа по подготовке специалистов высшей квалификации (кандидатов и докторов наук);
- особое внимание к укреплению и развитию материально-технической базы, как важного условия для проведения исследований, направленных на изучение влияния факторов внешней среды на растения, на основе активного планируемого одно- или многофакторного эксперимента.

Эти характерные качества данной научной школы во многом определили те результаты, которых добились ее представители и которые стали важной составной частью научных результатов и достижений Института биологии КарНЦ РАН за его 70-летнюю историю.

Литература

- Акимова Т. В., Титов А. Ф., Топчиева Л. В. Сравнительное изучение реакции растений на действие высоких закалывающих и повреждающих температур // Физиология растений. 1994. Т. 41, № 3. С. 381–385.
- Балагурова Н. И. О методе определения устойчивости растительных клеток в термоэлектрическом микрохолодильнике // Научная конференция Института биологии, посвященная 50-летию Советской власти. Тезисы доклада. 1967. С. 12–13.
- Балагурова Н. И., Акимова Т. В., Титов А. Ф. Влияние локального прогрева на теплоустойчивость клеток листа и корня проростков пшеницы // Физиология растений. 1994. Т. 41. С. 749–753.
- Балагурова Н. И., Дроздов С. Н., Хилков Н. И. Метод определения устойчивости растительных тканей к промораживанию. Петрозаводск: КФ АН СССР, 1982. 6 с.
- Батова Ю. В., Казнина Н. М., Лайдинен Г. Ф., Титов А. Ф. Влияние кадмия на некоторые физиологические процессы у растений тимофеевки луговой (*Phleum pratense* L.) // Труды Карельского научного центра РАН. 2013. № 3. С. 52–58.
- Батова Ю. В., Лайдинен Г. Ф., Казнина Н. М., Титов А. Ф. Влияние загрязнения кадмием на семенную продуктивность однолетних злаков // Агрохимия. 2012. № 6. С. 74–79.
- Будыкина Н. П., Алексеева Т. Ф., Хилков Н. И. Оценка биопотенциала новых регуляторов роста растений // Агробиохимический вестник. 2007. № 6. С. 24–26.
- Будыкина Н. П., Алексеева Т. Ф., Хилков Н. И. Эпин экстра повышает стрессоустойчивость огурца в пленочных теплицах // Картофель и овощи. 2011. № 1. С. 34.
- Будыкина Н. П., Титов А. Ф. Применение фиторегуляторов нового поколения в растениеводстве Северо-Запада России (на примере Карелии): научно-методическое пособие. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 78 с.
- Василевская Н. В. Онтогенетические реакции *Cucumis sativus* L. на действие температурного фактора: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 24 с.
- Венжик Ю. В., Фролова С. А., Котеева Н. К., Мирославов Е. А., Титов А. Ф. Структурно-функциональные особенности растений *Triticum aestivum* (Роасеае) на начальном этапе холодовой адаптации // Ботанический журнал. 2008. Т. 93, № 9. С. 1367–1378.
- Волкова Р. И., Таланова В. В. Влияние экзогенного ауксина на теплоустойчивость растений озимой пшеницы при адаптации к высоким температурам // Эколого-физиологические аспекты устойчивости, роста и развития растений. Петрозаводск: КНЦ АН СССР, 1990. С. 26–35.
- Гольцберг И. А. Агроклиматическая характеристика заморозков в СССР и методы борьбы с ними. Л.: Гидрометеиздат, 1961. 198 с.
- Дроздов С. Н. Эколого-физиологические исследования устойчивости полевых культур к заморозкам: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1971. 38 с.
- 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.
- Дроздов С. Н., Сычева З. Ф., Будыкина Н. П., Балагурова Н. И. Влияние температурного фактора на заморозкоустойчивость ботвы картофеля // Научные труды Института картофельного хозяйства. 1974. Вып. 20. С. 65–74.
- Дроздов С. Н., Сычева З. Ф., Будыкина Н. П., Курец В. К. Эколого-физиологические аспекты устойчивости растений к заморозкам. Л.: Наука, 1977. 228 с.
- Игнатенко А. А. Участие антиоксидантной системы в регуляции холодоустойчивости растений пшеницы и огурца салициловой кислотой и метилжасмонатом: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2019. 24 с.
- Икконен Е. Н., Шibaева Т. Г., Сысоева М. И., Шерудило Е. Г. Устьичная проводимость *Cucumis sativus* L. при длительном и кратковременном действии низких температур // Физиология растений. 2012. Т. 59(5). С. 716.
- Икконен Е. Н., Шibaева Т. Г., Шерудило Е. Г., Титов А. Ф. Кратковременные понижения температуры могут нивелировать негативный эффект круглосуточного освещения на фотосинтетический аппарат растений // Физиология растений. 2023. Т. 70, № 4. С. 402–409. doi: 10.31857/S0015330323600092
- Казнина Н. М., Батова Ю. В., Титов А. Ф., Лайдинен Г. Ф. Роль отдельных компонентов антиок-

сидантной системы в адаптации растений *Elytrigia repens* (L.) Nevski к кадмию // Труды Карельского научного центра РАН. 2016. № 11. С. 17–26. doi: 10.17076/eb365

Казнина Н. М., Батова Ю. В., Холопцева Е. С. Влияние цинка на физиологические показатели и продуктивность растений горчицы сарептской // Агрехимия. 2022а. № 12. С. 62–68. doi: 10.31857/S0002188122120067

Казнина Н. М., Лайдинен Г. Ф., Батова Ю. В., Титов А. Ф. Устойчивость семенного потомства растений из природных популяций *Deschampsia cespitosa* арктической зоны к повышенным концентрациям цинка // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. 2022б. Т. 27, № 1. С. 70–79. doi: 10.31242/2618-9712-2022-27-1-70-79

Казнина Н. М., Лайдинен Г. Ф., Титов А. Ф. Влияние кадмия на апикальные меристемы стебля растений ячменя // Онтогенез. 2006. Т. 37, № 6. С. 444–448.

Казнина Н. М., Лайдинен Г. Ф., Титов А. Ф., Таланов А. В. Влияние свинца на фотосинтетический аппарат однолетних злаков // Известия РАН. Серия биологическая. 2005. № 2. С. 184–188.

Казнина Н. М., Титов А. Ф., Батова Ю. В., Лайдинен Г. Ф. Содержание непротеиновых тиолов в растениях *Setaria viridis* при действии кадмия // Известия КГТУ. 2014а. № 34. С. 188–194.

Казнина Н. М., Титов А. Ф., Лайдинен Г. Ф., Батова Ю. В. Влияние промышленного загрязнения почвы тяжелыми металлами на морфологические признаки растений *Phleum pratense* L. // Труды Карельского научного центра РАН. 2009. № 3. С. 50–55.

Казнина Н. М., Титов А. Ф., Топчиева Л. В., Батова Ю. В., Лайдинен Г. Ф. Содержание транскриптов генов *HvHMA2* и *HvHMA3* у растений ячменя при действии кадмия // Физиология растений. 2014б. Т. 61, № 3. С. 384–388. doi: 10.7868/S0015330314030063

Казнина Н. М., Титов А. Ф., Топчиева Л. В., Лайдинен Г. Ф., Батова Ю. В. Влияние возрастных различий на устойчивость растений ячменя к кадмию // Физиология растений. 2012. Т. 59, № 1. С. 74–79.

Казнина Н. М., Титов А. Ф., Топчиева Л. В., Лайдинен Г. Ф., Батова Ю. В. Экспрессия генов вакуолярной H^+ -АТФазы в корнях проростков ячменя разного возраста при действии кадмия // Физиология растений. 2013. Т. 60, № 1. С. 61–65. doi: 10.7868/S001533031301003X

Коровин А. И. Температура почв и растения на Севере. Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР, 1961. 192 с.

Коровин А. И. Роль температуры в минеральном питании растений. Л.: Гидрометеиздат, 1972. 283 с.

Критенко С. П. Исследование роли белоксинтезирующей системы в механизмах адаптации активно вегетирующих растений к низким и высоким температурам: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1987. 20 с.

Критенко С. П., Титов А. Ф., Новикова Г. В., Кулаева О. Н. Динамика РНК-полимеразной активности при адаптации растений к низким и высоким температурам и их реадaptации // Физиология растений. 1985. Т. 32, № 4. С. 715–723.

Крупнова И. В. Изучение начального периода холодового и теплового закаливания активно вегетирующих растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 1990. 19 с.

Курец В. К. Установки искусственного климата для опытов с растениями. М.: Наука, 1969. 134 с.

Курец В. К. Системный подход к исследованию CO_2 -газообмена и терморезистентности растений: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1990. 40 с.

Курец В. К., Дроздов С. Н. Вегетационная камера с внешним освещением // Сельскохозяйственная биология. 1966. Т. 1, № 6. С. 920–923.

Курец В. К., Попов Э. Г. Моделирование продуктивности и холодоустойчивости растений / Отв. ред. С. Н. Дроздов. Л.: Наука, 1979. 160 с.

Лайдинен Г. Ф., Казнина Н. М., Батова Ю. В., Титов А. Ф. Способность к накоплению кадмия у *Bromopsis inermis* и *Setaria viridis* (Poaceae) // Растительные ресурсы. 2011. Т. 47, вып. 3. С. 64–72.

Лайдинен Г. Ф., Казнина Н. М., Батова Ю. В., Титов А. Ф. Влияние промышленного загрязнения почвы тяжелыми металлами на растения *Phleum pratense* (Poaceae) в условиях Северной Карелии // Растительные ресурсы. 2021. Т. 57, вып. 4. С. 359–369. doi: 10.31857/S0033994621040063

Лайдинен Г. Ф., Таланова В. В., Титов А. Ф., Казнина Н. М. Влияние свинца на рост и развитие *Setaria viridis* L. (Beauv.) // Растительные ресурсы. 2004. Т. 40, вып. 3. С. 53–59.

Марковская Е. Ф. Интеграция процессов роста и развития в онтогенезе *Cucumis sativus* L.: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1992. 44 с.

Марковская Е. Ф., Сысоева М. И. Роль суточного температурного градиента в онтогенезе растений. М.: Наука, 2004. 119 с.

Марковская Е. Ф., Сысоева М. И., Харькина Т. Г., Шерудило Е. Г. Влияние кратковременного снижения ночной температуры на рост и холодостойкость растений огурца // Физиология растений. 2000. Т. 47. С. 511.

Марковская Е. Ф., Сысоева М. И., Шерудило Е. Г. Кратковременная гипотермия и растение. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 194 с.

Нилова И. А. Устойчивость растений пшеницы к высокотемпературным воздействиям разной интенсивности: физиолого-биохимические и молекулярно-генетические аспекты: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2019. 23 с.

Репкина Н. С., Таланова В. В., Титов А. Ф., Букарева И. В. Реакция растений пшеницы на раздельное и совместное действие низкой температуры и кадмия // Труды Карельского научного центра РАН. 2014. № 5. С. 133–139.

Репкина Н. С., Таланова В. В., Топчиева Л. В., Батова Ю. В., Титов А. Ф. Влияние кадмия на экспрессию генов транскрипционных факторов *CBF1* и *DREB1* в листьях проростков пшеницы // Труды Карельского научного центра РАН. 2012. № 2. С. 113–118.

Сысоева М. И. Влияние факторов внешней среды на рост и развитие растений огурца на ранних этапах онтогенеза: многомерный подход: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1991. 22 с.

Сысоева М. И. Феноменология онтогенетических реакций растений на суточные переменные температуры: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2003. 44 с.

Сысоева М. И., Марковская Е. Ф. Влияние круглосуточного освещения на процессы жизнедеятельности растений // Успехи современной биологии. 2008. Т. 128, № 6. С. 580–591.

Таланова В. В. Фитогормоны как регуляторы устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Петрозаводск, 2009. 44 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 // ДАН. 2013. Т. 448, № 2. С. 242–245. doi: 10.7868/S0869565213020308

Таланова В. В., Титов А. Ф., Топчиева Л. В. Особенности экспрессии АБК-зависимых генов при холодовой адаптации растений яровой пшеницы // ДАН. 2011а. Т. 438, № 3. С. 427–429.

Таланова В. В., Титов А. Ф., Топчиева Л. В., Малышева И. Е. Влияние стресс-факторов на экспрессию гена транскрипционного фактора *CBF* у растений огурца // ДАН. 2008а. Т. 423, № 2. С. 283–285.

Таланова В. В., Титов А. Ф., Топчиева Л. В., Малышева И. Е. Дифференциальная экспрессия генов в клетках листьев проростков огурца в условиях действия различных стресс-факторов // ДАН. 2010а. Т. 431, № 4. С. 570–573.

Таланова В. В., Титов А. Ф., Топчиева Л. В., Малышева И. Е., Венжик Ю. В., Фролова С. А. Экспрессия генов транскрипционного фактора *WRKY* и белков холодового шока у растений пшеницы при холодовой адаптации // ДАН. 2008б. Т. 423, № 4. С. 567–569.

Таланова В. В., Титов А. Ф., Топчиева Л. В., Малышева И. Е., Венжик Ю. В., Назаркина Е. А. Экспрессия генов в клетках листьев пшеницы при локальном действии низкой температуры на корневую систему растений // ДАН. 2010б. Т. 435, № 4. С. 571–573.

Таланова В. В., Титов А. Ф., Топчиева Л. В., Репкина Н. С. Влияние кадмия на экспрессию генов протеолитических ферментов и их ингибиторов у проростков пшеницы // Труды Карельского научного центра РАН. 2011б. № 3. С. 112–116.

Титов А. Ф. Устойчивость активно вегетирующих растений к низким и высоким температурам: закономерности варьирования и механизмы: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1989. 42 с.

Титов А. Ф., Акимова Т. В., Крупнова И. В. Особенности начального периода холодовой и тепловой адаптации растений (феноменологический аспект) // Физиология растений. 1989. Т. 36, № 4. С. 717–723.

Титов А. Ф., Акимова Т. В., Таланова В. В., Топчиева Л. В. Устойчивость растений в начальный период действия неблагоприятных температур. М.: Наука, 2006. 143 с.

Титов А. Ф., Дроздов С. Н., Критенко С. П. Влияние специфических ингибиторов транскрипции и трансляции на способность проростков огурца к

холодовому и тепловому закаливанию // Физиология растений. 1981. Т. 28, № 4. С. 852–859.

Титов А. Ф., Дроздов С. Н., Критенко С. П., Таланова В. В. О роли специфических и неспецифических реакций в процессах термоадаптации активно вегетирующих растений // Физиология растений. 1983. Т. 30, № 3. С. 544–551.

Титов А. Ф., Дроздов С. Н., Критенко С. П., Таланова В. В., Шерудило Е. Г. Влияние цитокининов на холодо- и теплоустойчивость активно вегетирующих растений // Физиология и биохимия культурных растений. 1986. Т. 18, № 1. С. 64–68.

Титов А. Ф., Дроздов С. Н., Таланова В. В., Акимова Т. В. О механизмах повышения теплоустойчивости растений при краткосрочном и длительном действии высоких температур // Физиология растений. 1987. Т. 34, № 1. С. 173–178.

Титов А. Ф., Дроздов С. Н., Таланова В. В., Критенко С. П. К вопросу о функциональной автономности систем, контролирующей закалывание теплолюбивых растений к холоду и теплу // Доклады АН СССР. 1982. Т. 263, № 3. С. 766–768.

Титов А. Ф., Казнина Н. М. Лаборатория экологической физиологии растений: 60 лет поисков и находок: краткий исторический очерк. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2019. 66 с.

Титов А. Ф., Критенко С. П. Роль транскрипционно-трансляционной системы в механизмах адаптации пшеницы к холоду и теплу // Биологические науки. 1985. № 8. С. 77–81.

Титов А. Ф., Лайдинен Г. Ф., Казнина Н. М. Влияние высоких концентраций кадмия на рост и развитие ячменя и овса на ранних этапах онтогенеза // Агробиология. 2002. № 9. С. 61–65.

Титов А. Ф., Таланова В. В. Устойчивость растений и фитогормоны. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. 206 с.

Титов А. Ф., Таланова В. В. Локальное действие высоких и низких температур на растения. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2011. 166 с.

Титов А. Ф., Таланова В. В., Акимова Т. В. Изменения теплоустойчивости проростков томата при комбинировании краткосрочных и длительных закалок // Физиология растений. 1988. Т. 35, вып. 1. С. 158–164.

Титов А. Ф., Таланова В. В., Казнина Н. М., Лайдинен Г. Ф. Устойчивость растений к тяжелым металлам // Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2007. 170 с.

Титов А. Ф., Шibaева Т. Г., Икконен Е. Н., Шерудило Е. Г. Реакции растений на кратковременные ежесуточные понижения температуры: феноменология и механизмы // Физиология растений. 2020. Т. 67, № 6. С. 599–615. doi: 10.31857/S0015330320060184

Топчиева Л. В. Сравнительное изучение реакции растений на действие высоких закалывающих и повреждающих температур: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1994. 20 с.

Трофимова С. А. Реакция растений на действие факторов внешней среды: онтогенетический аспект: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1995. 22 с.

Харькина (Шibaева) Т. Г. Закономерности формирования и функционирования растения с инде-

терминантным типом роста побега: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1997. 28 с.

Чудновский А. Ф. Заморозки. Л.: Гидрометеоздат, 1949. 124 с.

Шibaева Т. Г. Реакция растений на кратковременные ежесуточные понижения температуры: феноменология и физиологические механизмы: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2019. 44 с.

Шibaева Т. Г., Икконен Е. Н., Шерудило Е. Г., Титов А. Ф. Особенности реакции растений на ежесуточные понижения температуры в зависимости от их интенсивности и продолжительности // Труды Карельского научного центра РАН. 2018а. № 12. С. 30–37. doi: 10.17076/eb884

Шibaева Т. Г., Икконен Е. Н., Шерудило Е. Г., Титов А. Ф. Влияние ежесуточных кратковременных понижений температуры на теплолюбивые и холодостойкие растения // Физиология растений. 2019. Т. 66. С. 279. doi: 10.1134/S0015330319040122

Шibaева Т. Г., Мамаев А. В., Титов А. Ф. Возможные физиологические механизмы фотоповреждения листьев растений в условиях круглосуточного освещения // Физиология растений. 2023а. Т. 70, № 2. С. 148–159. doi: 10.31857/S0015330322600541

Шibaева Т. Г., Мамаев А. В., Шерудило Е. Г., Икконен Е. Н., Титов А. Ф. Возрастная изменчивость чувствительности листьев томата (*Solanum lycopersicum* L.) к круглосуточному освещению // Физиология растений. 2021. Т. 68, № 5. С. 533–543. doi: 10.31857/S0015330321040151

Шibaева Т. Г., Рубаева А. А., Шерудило Е. Г., Титов А. Ф. Круглосуточное освещение повышает урожайность и пищевую ценность и снижает содержание нитратов в микрозелени семейства *Brassicaceae* // Физиология растений. 2023б. Т. 70, № 6.

Шibaева Т. Г., Титов А. Ф. Сравнительная оценка эффективности DROP-воздействий и «периодической засухи» как приемов управления ростом растений огурца (*Cucumis sativus* L.) // Сельскохозяйственная биология. 2019. Т. 54. С. 528. doi: 10.15389/agrobiology.2019.3.528rus

Шibaева Т. Г., Шерудило Е. Г. Действие и последствие ДРОП при круглосуточном освещении на рост и репродуктивное развитие томата // Физиология растений. 2015. Т. 62, № 3. С. 355–361. doi: 10.7868/S0015330315030173

Шibaева Т. Г., Шерудило Е. Г., Титов А. Ф. Реакция растений *Cucumis sativus* L. на длительное постоянное и кратковременные ежесуточные воздействия низких температур // Физиология растений. 2018б. Т. 65. С. 68. doi: 10.7868/S0015330318020069

Batova Yu. V., Kaznina N. M., Titov A. F. Effect of low temperature on the intensity of oxidative processes and the activity of antioxidant enzymes in wheat plants at optimal and excessive zinc concentrations in the root medium // Biology Bulletin. 2021. Vol. 48, no. 2. P. 156–164. doi: 10.1134/S1062359021010039

Ikkonen E. N., Shibaeva T. G., Rosenquist E., Ottosen C.-O. Daily temperature drop prevents inhibition of photosynthesis in tomato plants under continuous light // Photosynthetica. 2015. Vol. 53. P. 389. doi: 10.1007/s11099-015-0115-4

Repkina N. S., Murzina S. A., Voronin V. P., Kaznina N. S. Does methyl jasmonate effectively protect plants under heavy metal contamination? Fatty acid content in wheat leaves exposed to cadmium with or without exogenous methyl jasmonate application // Biomolecules. 2023a. Vol. 13. P. 582. doi: 10.3390/biom13040582

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

Repkina N., Talanova V., Ignatenko A., Titov A. Involvement of proline and non-protein thiols in response to individual and combined low temperature and cadmium stresses in wheat // Biologia Plantarum. 2019. Vol. 63, no. 1. P. 70–77. doi: 10.32615/bp.2019.009

Shibaeva T. G., Mamaev A. V., Sherudilo E. G., Titov A. F. The role of the photosynthetic daily light integral in plant response to extended photoperiods // Russ. J. Plant Physiology. 2022a. Vol. 69, no. 7. P. 7–14. doi: 10.1134/S1021443722010216

Shibaeva T. G., Sherudilo E. N., Ikkonen E. N., Titov A. F. Responses of young cucumber plants to a diurnal temperature drop at different times of day and night // Acta Agric. Slov. 2018. Vol. 111. P. 567. doi: 10.14720/aas.2018.111.3.05

Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Rubaeva A. A., Titov A. F. Continuous lighting enhances yield and nutritional value of four genotypes of *Brassicaceae* microgreens // Plants. 2022b. Vol. 11, no. 2. Art. 176. doi: 10.3390/plants11020176

Sysoyeva M. I., Markovskaya E. F., Kharkina T. G. Optimal temperature drop for the growth and development of young cucumber plants // Plant Growth Regulation. 1997. Vol. 6. P. 1–5. doi: 10.1023/A:1005834702680

Sysoyeva M. I., Markovskaya E. F., Kharkina T. G., Sherudilo E. G. Temperature drop, dry matter accumulation and cold resistance of young cucumber plants // Plant Growth Regul. 1999. Vol. 28. P. 89. doi: 10.1023/A:1006243230411

Sysoyeva M. I., Markovskaya E. F., Shibaeva T. G. Plants under continuous light: A Review // Plant Stress. 2010. Vol. 4. P. 5–17.

Sysoyeva M. I., Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Ikkonen E. N. Control of continuous irradiation injury on tomato plants with a temperature drop // Acta Hortic. 2012. Vol. 956. P. 283–290. doi: 10.17660/ActaHortic.2012.956.32

Talanova V. V., Titov A. F., Boeva N. P. Effect of increasing concentrations of lead and cadmium on cucumber seedlings // Biologia Plantarum. 2000. Vol. 43(3). P. 441–444. doi: 10.1023/A:1026735603890

Talanova V. V., Titov A. F., Boeva N. P. Effect of increasing concentrations of heavy metals on the growth of barley and wheat seedlings // Russ. J. Plant Physiol. 2001. Vol. 48, no. 1. P. 100–103. doi: 10.1023/A:1009062901460

Titov A. F., Talanova V. V., Boeva N. P. Growth responses of barley and wheat seedlings to lead and cadmium // Biologia Plantarum. 1996. Vol. 38, no. 3. P. 431–436.

References

- Akimova T. V., Titov A. F., Topchieva L. V. Comparative study of plants response to the action of high hardening and damaging temperatures. *Fiziologiya rastenii = Russ. J. Plant Physiol.* 1994;41(3):381–385. (In Russ.)
- Balagurova N. I., Akimova T. V., Titov A. F. The effect of local heating on the thermotolerance of leaf and root cells of winter wheat. *Fiziologiya rastenii = Russ. J. Plant Physiol.* 1994;41:749–753. (In Russ.)
- Batova Yu. V., Kaznina N. M., Lajdinen G. F., Titov A. F. Effect of cadmium on some physiological processes in timothy (*Phleum pratense* L.). *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS.* 2013;3:52–58. (In Russ.)
- Batova Yu. V., Laidinen G. F., Kaznina N. M., Titov A. F. Effect of cadmium on the growth and seed production of annual cereals. *Agrokimiya = Agrochemistry.* 2012;6:74–79. (In Russ.)
- Batova Yu. V., Kaznina N. M., Titov A. F. Effect of low temperature on the intensity of oxidative processes and the activity of antioxidant enzymes in wheat plants at optimal and excessive zinc concentrations in the root medium. *Biology Bulletin.* 2021;48(2):156–164. doi: 10.1134/S1062359021010039
- Budykina N. P., Alekseeva T. F., Khilkov N. I. Evaluation of the biopotential of new plant growth regulators. *Agrokhimicheskii vestnik = Agrochemical Bulletin.* 2007;6:24–26. (In Russ.)
- Budykina N. P., Alekseeva T. F., Khilkov N. I. Epin extra increases the stress resistance of cucumber in film greenhouses. *Kartofel' i ovoshchi = Potatoes and Vegetables.* 2011;1:34. (In Russ.)
- Budykina N. P., Titov A. F. The use of a new generation of phyto regulators in crop production in the North-West of Russia (on the example of Karelia): Study guide. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2013. 78 p. (In Russ.)
- Chudnovskii A. F. Frosts. Leningrad; 1949. 124 p. (In Russ.)
- Drozhdov S. N. Ecological and physiological study of field crops resistance to frosts: Summary of DSc (Dr. of Biol.) thesis. Leningrad; 1971. 38 p. (In Russ.)
- Drozhdov S. N., Budykina N. P., Kurets V. K., Balagurova N. I. Determination of plant resistance to frosts. *Metody otsenki ustoychivosti rastenii k neblagopriyatnym usloviyam sredy = Methods for assessing plant resistance to adverse environmental conditions.* Leningrad: Kolos; 1976. P. 222–228. (In Russ.)
- Drozhdov S. N., Sycheva Z. F., Budykina N. P., Balagurova N. I. Impact of the temperature factor on the frost resistance of potato tops. *Nauchnye trudy Instituta kartofel'nogo khozyaistva = Proceedings of Institute of Potato Economy.* 1974;20:65–74. (In Russ.)
- Drozhdov S. N., Sycheva Z. F., Budykina N. P., Kurets V. K. Ecological and physiological aspects of plant resistance to frosts. Leningrad: Nauka; 1977. 228 p. (In Russ.)
- Gol'tsberg I. A. Agroclimatic description of frosts in the USSR and methods of dealing with them. Leningrad; 1961. 198 p. (In Russ.)
- Ignatenko A. A. Participation of the antioxidant system in the regulation of cold resistance of wheat and cucumber plants by salicylic acid and methyl jasmonate: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. St. Petersburg; 2019. 24 p. (In Russ.)
- Ikkonen E. N., Shibaeva T. G., Rosenquist E., Ottosen C.-O. Daily temperature drop prevents inhibition of photosynthesis in tomato plants under continuous light. *Photosynthetica.* 2015;53:389. doi: 10.1007/s11099-015-0115-4
- Ikkonen E. N., Shibaeva T. G., Sysoeva M. I., Sherudilo E. G. Stomatal conductance in *Cucumis sativus* upon short-term and long-term exposures to low temperatures. *Russ. J. Plant Physiol.* 2012;59(5): 696–699. doi: 10.1134/S102144371205007X
- Ikkonen E. N., Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Titov A. F. Short-term drops in temperature can neutralize the negative impact of twenty-four-hour lighting on the photosynthetic apparatus of plants. *Fiziologiya rastenii = Russ. J. Plant Physiol.* 2023;70(4):402–409. doi: 10.31857/S0015330323600092 (In Russ.)
- Kaznina N. M., Batova Yu. V., Titov A. F., Lajdinen G. F. Role of antioxidant system components in adaptation of *Elytrigia repens* (L.) Nevski to cadmium. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS.* 2016;11:17–26. doi: 10.17076/eb365 (In Russ.)
- Kaznina N. M., Batova Yu. V., Kholoptseva E. S. Effect of zinc on the physiological parameters and productivity of Sarepta mustard plants. *Agrokimiya = Agrochemistry.* 2022a;12:62–68. doi: 10.31857/S0002188122120067 (In Russ.)
- Kaznina N. M., Laidinen G. F., Batova Yu. V., Titov A. F. Resistance of seed progeny of plants from natural populations of *Deschampsia cespitosa* in the Arctic zone to elevated zinc concentrations. *Prirodnye resursy Arktiki i Subarktiki = Natural Resources of the Arctic and Subarctic.* 2022b;27(1):70–79. doi: 10.31242/2618-9712-2022-27-1-70-79 (In Russ.)
- Kaznina N. M., Laidinen G. F., Titov A. F. The effect of cadmium on shoot apical meristems of barley. *Russ. J. Develop. Biol.* 2006;37(6):371–374. doi: 10.1134/S1062360406060051
- Kaznina N. M., Laidinen G. F., Titov A. F., Talanov A. V. Effect of lead on the photosynthetic apparatus of annual grasses. *Biology Bulletin.* 2005;32(2): 147–150. doi: 10.1007/s10525-005-0022-5
- Kaznina N. M., Titov A. F., Batova Yu. V., Laidinen G. F. Content of non-protein thiols in *Setaria viridis* plants under the action of cadmium. *Izvestiya KGTU = Izvestiya KSTU.* 2014a;34:188–194. (In Russ.)
- Kaznina N. M., Titov A. F., Laidinen G. F., Batova Yu. V. Effect of industrial heavy metal pollution of soil on the morphological characteristics of *Phleum pratense* L. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS.* 2009;3:50–55. (In Russ.)
- Kaznina N. M., Titov A. F., Topchieva L. V., Batova Yu. V., Laidinen G. F. The content of HvHMA2 and HvHMA3 transcripts in barley plants treated with cadmium. *Russ. J. Plant Physiol.* 2014;61(3):355–359. doi: 10.1134/S1021443714030066
- Kaznina N. M., Titov A. F., Topchieva L. V., Laidinen G. F., Batova Yu. V. Barley plant response to cadmium action as dependent on plant age. *Russ. J. Plant Physiol.* 2012;59(1):65–70. doi: 10.1134/S1021443712010104

- Kaznina N. M., Titov A. F., Topchieva L. V., Laidinen G. F., Batova Y. V. Cadmium effect on vacuolar H⁺-ATPase gene expression in the roots of barley seedlings of different age. *Russ. J. Plant Physiol.* 2013;60(1):55–59. doi: 10.1134/S1021443713010032
- Khar'kina (Shibaeva) T. G. Patterns of formation and functioning of a plant with an indeterminate type of shoot growth: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Petrozavodsk; 1997. 28 p. (In Russ.)
- Korovin A. I. Soil temperature and plants in the North. Petrozavodsk: Gos. izd-vo Karel'skoi ASSR; 1961. 192 p. (In Russ.)
- Korovin A. I. Role of temperature in the mineral nutrition of plants. Leningrad: Gidrometeoizdat; 1972. 283 p. (In Russ.)
- Kritenko S. P. Study of the role of the protein-synthesizing system in the mechanisms of adaptation of actively vegetating plants to low and high temperatures: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Leningrad; 1987. 20 p. (In Russ.)
- Kritenko S. P., Titov A. F., Novikova G. V., Kulaeva O. N. Dynamics of RNA polymerase activity during plant adaptation to low and high temperatures and their readaptation. *Fiziologiya rastenii = Russ. J. Plant Physiol.* 1985;32(4):715–723. (In Russ.)
- Krupnova I. V. Study of the initial period of cold and heat hardening of actively vegetating plants: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Kazan'; 1990. 19 p. (In Russ.)
- Kurets V. K. Artificial climate stations for experiments with plants. Moscow; 1969. 134 p. (In Russ.)
- Kurets V. K. A systematic approach to the study of CO₂ gas exchange and thermal resistance of plants: Summary of DSc (Dr. of Biol.) thesis. Moscow; 1990. 40 p. (In Russ.)
- Kurets V. K., Drozdov S. N. Vegetation chamber with external lighting. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya = Agricultural Biology.* 1966;1(6):920–923. (In Russ.)
- Kurets V. K., Popov E. G. Modeling productivity and cold tolerance of plants. Leningrad: Nauka; 1979. 160 p. (In Russ.)
- Laidinen G. F., Kaznina N. M., Batova Yu. V., Titov A. F. The ability to accumulate cadmium in *Bromopsis inermis* and *Setaria viridis* (Poaceae). *Rastitel'nye resursy = Plant Resources.* 2011;47(3):64–72. (In Russ.)
- Laidinen G. F., Kaznina N. M., Batova Yu. V., Titov A. F. Effect of industrial heavy metal soil contamination on *Phleum pratense* (Poaceae) in Northern Karelia. *Rastitel'nye resursy = Plant Resources.* 2021;57(4):359–369. doi: 10.31857/S0033994621040063 (In Russ.)
- Laidinen G. F., Talanova V. V., Titov A. F., Kaznina N. M. Effect of lead on the growth and development of *Setaria viridis* L. (Beauv.). *Rastitel'nye resursy = Plant Resources.* 2004;40(3):53–59. (In Russ.)
- Markovskaya E. F. Integration of growth and development processes in the ontogeny of *Cucumis sativus* L.: Summary of DSc (Dr. of Biol.) thesis. St. Petersburg; 1992. 44 p. (In Russ.)
- Markovskaya E. F., Sysoeva M. I. Role of the daily temperature gradient in plant ontogeny. Moscow: Nauka; 2004. 119 p. (In Russ.)
- Markovskaya E. F., Sysoeva M. I., Khar'kina T. G., Sherudilo E. G. The impact of a short-term decrease in night temperature on the growth and cold tolerance of cucumber plants. *Fiziologiya rastenii = Russ. J. Plant Physiol.* 2000;47:511. (In Russ.)
- Markovskaya E. F., Sysoeva M. I., Sherudilo E. G. Short-term hypothermia and plants. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2013. 194 p. (In Russ.)
- Nilova I. A. Resistance of wheat plants to high temperature effects of various intensity: Physiological, biochemical, and molecular genetic aspects: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. St. Petersburg; 2019. 23 p. (In Russ.)
- Repkina N. S., Murzina S. A., Voronin V. P., Kaznina N. S. Does methyl jasmonate effectively protect plants under heavy metal contamination? Fatty acid content in wheat leaves exposed to cadmium with or without exogenous methyl jasmonate application. *Biomolecules.* 2023a;13:582. doi: 10.3390/biom13040582
- Repkina N., Nilova I., Kaznina N. Effect of zinc excess in substrate on physiological responses of *Sinapis alba* L. 2023b;12:211. doi: 10.3390/plants12010211
- Repkina N. S., Talanova V. V., Ignatenko A. A., Titov A. F. Involvement of proline and non-protein thiols in response to individual and combined low temperature and cadmium stresses in wheat. *Biologia Plantarum.* 2019;63(1):70–77. doi: 10.32615/bp.2019.009
- Repkina N. S., Talanova V. V., Titov A. F., Bukareva I. V. Wheat response to separate and combined impact of low temperature and cadmium. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS.* 2014;5:133–139. (In Russ.)
- Repkina N. S., Talanova V. V., Topchieva L. V., Batova Yu. V., Titov A. F. Effect of cadmium on gene expression of the transcription factors *CBF1* and *DREB1* in wheat seedling leaves. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS.* 2012;2:113–118. (In Russ.)
- Shibaeva T. G. Plant response to short-term daily temperature drops: Phenomenology and physiological mechanisms: Summary of DSc (Dr. of Biol.) thesis. St. Petersburg; 2019. 44 p. (In Russ.)
- Shibaeva T. G., Ikkonen E. N., Sherudilo E. G., Titov A. F. Plant responses to a daily temperature drop of different intensity and duration. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS.* 2018a;12:30–37. doi: 10.17076/eb884 (In Russ.)
- Shibaeva T. G., Ikkonen E. N., Sherudilo E. G., Titov A. F. Effects of a daily short-term temperature drop on chilling-sensitive and cold-resistant plants. *Russ. J. Plant Physiol.* 2019;66(4):530–539. doi: 10.1134/S1021443719040125
- Shibaeva T. G., Mamaev A. V., Sherudilo E. G., Ikkonen E. N., Titov A. F. Age-related changes in sensitivity of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) leaves to continuous light. *Russ. J. Plant Physiol.* 2021;68(5):948–957. doi: 10.1134/S1021443721040154
- Shibaeva T. G., Mamaev A. V., Sherudilo E. G., Titov A. F. The role of the photosynthetic daily light integral in plant response to extended photoperiods. *Russ. J. Plant Physiol.* 2022a;69(7):7–14. doi: 10.1134/S1021443722010216
- Shibaeva T. G., Mamaev A. V., Titov A. F. Possible physiological mechanisms of photodamage in plant

leaves under twenty-four-hour illumination. *Fiziologiya rastenii = Russ. J. Plant Physiol.* 2023a;70(2):148–159. doi: 10.31857/S0015330322600541 (In Russ.)

Shibaeva T. G., Rubaeva A. A., Sherudilo E. G., Titov A. F. Twenty-four-hour lighting increases yield and nutritional value and reduces nitrate content in *Brassicaceae* microgreens. *Fiziologiya rastenii = Russ. J. Plant Physiol.* 2023b;70(6). (In Russ.)

Shibaeva T. G., Sherudilo E. G. Immediate and delayed effects of diurnal temperature drops on growth and reproductive development of tomato plants grown under continuous lighting. *Russ. J. Plant Physiol.* 2015;62(3):328–333. doi: 10.1134/S1021443715030176

Shibaeva T. G., Sherudilo E. N., Ikkonen E. N., Titov A. F. Responses of young cucumber plants to a diurnal temperature drop at different times of day and night. *Acta Agric. Slov.* 2018a;111:567. doi: 10.14720/aas.2018.111.3.05

Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Rubaeva A. A., Titov A. F. Continuous lighting enhances yield and nutritional value of four genotypes of *Brassicaceae* microgreens. *Plants.* 2022b;11(2):176. doi: 10.3390/plants11020176

Shibaeva T. G., Titov A. F. Comparative effectiveness of short-term daily temperature drop and periodic drought as methods to regulate elongation of cucumber (*Cucumis sativus* L.) plants. *Sel'skohozyaistvennaya biologiya = Agricultural Biology.* 2019;54:528. doi: 10.15389/agrobiol.2019.3.528rus (In Russ.)

Sysoeva M. I. The impact of environmental factors on the growth and development of cucumber plants at the early stages of ontogeny: A multidimensional approach: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Petrozavodsk; 1991. 22 p. (In Russ.)

Sysoeva M. I. Phenomenology of ontogenetic reactions of plants to daily temperature variables: Summary of DSc (Dr. of Biol.) thesis. St. Petersburg; 2003. 44 p. (In Russ.)

Sysoeva M. I., Markovskaya E. F. The impact of twenty-four-hour lighting on the life processes in plants. *Uspekhi sovrem. biologii = Advances in Current Biology.* 2008;128(6):580–591. (In Russ.)

Sysoeva M. I., Markovskaya E. F., Kharkina T. G. Optimal temperature drop for the growth and development of young cucumber plants. *Plant Growth Regulation.* 1997;6:1–5. doi: 10.1023/A:1005834702680

Sysoeva M. I., Markovskaya E. F., Kharkina T. G., Sherudilo E. G. Temperature drop, dry matter accumulation and cold resistance of young cucumber plants. *Plant Growth Regul.* 1999;28:89. doi: 10.1023/A:1006243230411

Sysoeva M. I., Markovskaya E. F., Shibaeva T. G. Plants under continuous light: A Review. *Plant Stress.* 2010;4:5–17.

Sysoeva M. I., Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Ikkonen E. N. Control of continuous irradiation injury on tomato plants with a temperature drop. *Acta Hort.* 2012;956:283–290. doi: 10.17660/ActaHort.2012.956.32

Talanova V. V. Phytohormones as regulators of plant resistance to adverse environmental factors: Summary of DSc (Dr. of Biol.) thesis. Petrozavodsk; 2009. 44 p. (In Russ.)

Talanova V. V., Titov A. F., Boeva N. P. Effect of increasing concentrations of lead and cadmium on cucumber seedlings. *Biologia Plantarum.* 2000;43(3):441–444. doi: 10.1023/A:1026735603890

Talanova V. V., Titov A. F., Boeva N. P. Effect of increasing concentrations of heavy metals on the growth of barley and wheat seedlings. *Russ. J. Plant Physiol.* 2001;48(1):100–103. doi: 10.1023/A:1009062901460

Talanova V. V., Titov A. F., Repkina N. S., Topchieva L. V. Cold-responsive *COR/LEA* genes participate in the response of wheat plants to heavy metals stress. *Doklady Biological Sciences.* 2013;448(1):28–31. doi: 10.1134/S0012496613010080

Talanova V. V., Titov A. F., Topchieva L. V. Specific features of ABA-dependent gene expression in spring wheat during cold adaptation. *Doklady Biological Sciences.* 2011;438(1):165–167. doi: 10.1134/S0012496611030082

Talanova V. V., Titov A. F., Topchieva L. V., Malysheva I. E. Impact of stress factors on CBF transcription factor gene expression in cucumber plants. *Doklady Akademii nauk = Doklady Acad. Sciences.* 2008a;423(2):283–285. (In Russ.)

Talanova V. V., Titov A. F., Topchieva L. V., Malysheva I. E. Differential gene expression in leaf cells of cucumber seedling under various stress factors. *Doklady Akademii nauk = Proceedings of the Russian Academy of Sciences.* 2010a;431(4):570–573. (In Russ.)

Talanova V. V., Titov A. F., Topchieva L. V., Malysheva I. E., Venzhik Yu. V., Frolova S. A. Expression of *WRKY* transcription factor and stress protein genes in wheat plants during cold hardening and ABA treatment. *Russ. J. Plant Physiol.* 2009;56(5):702–708. doi: 10.1134/S1021443709050173

Talanova V. V., Titov A. F., Topchieva L. V., Malysheva I. E., Venzhik Yu. V., Nazarkina E. A. Gene expression in wheat leaves under local exposure of roots to a low temperature. *Doklady Biological Sciences.* 2010;435(1):438–440. doi: 10.1134/S0012496610060190

Talanova V. V., Titov A. F., Topchieva L. V., Repkina N. S. Effect of cadmium on gene expression of proteolytic enzymes and their inhibitors in wheat sprouts. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS.* 2011b;3:112–116. (In Russ.)

Titov A. F. Resistance of actively vegetating plants to low and high temperatures: Variation patterns and mechanisms: Summary of DSc (Dr. of Biol.) thesis. Moscow; 1989. 42 p. (In Russ.)

Titov A. F., Akimova T. V., Krupnova I. V. Features of the initial period of cold and heat adaptation of plants (the phenomenological aspect). *Fiziologiya rastenii = Russ. J. Plant Physiol.* 1989;36(4):717–723. (In Russ.)

Titov A. F., Akimova T. V., Talanova V. V., Topchieva L. V. Plant resistance in the initial period of adverse temperatures. Moscow: Nauka; 2006. 143 p.

Titov A. F., Drozdov S. N., Kritenko S. P. Impact of specific inhibitors of transcription and translation on the ability of cucumber seedlings to cold and heat hardening. *Fiziologiya rastenii = Russ. J. Plant Physiol.* 1981;28(4):852–859. (In Russ.)

Titov A. F., Drozdov S. N., Kritenko S. P., Talanova V. V. On the role of specific and nonspecific reactions in the processes of thermal adaptation of actively vegetating plants. *Fiziologiya rastenii = Russ. J. Plant Physiol.* 1983;30(3):544–551. (In Russ.)

Titov A. F., Drozdov S. N., Kritenko S. P., Talanova V. V., Sherudilo E. G. Impact of cytokinins on cold and heat resistance of actively vegetating plants. *Fiziologiya i biokhimiya kul'turnykh rastenii = Physiology and Biochemistry of Cultivated Plants.* 1986;18(1):64–68. (In Russ.)

Titov A. F., Drozdov S. N., Talanova V. V., Akimova T. V. On the mechanisms of increasing the heat resistance of plants under short-term and long-term exposure to high temperatures. *Fiziologiya rastenii = Russ. J. Plant Physiol.* 1987;34(1):173–178. (In Russ.)

Titov A. F., Drozdov S. N., Talanova V. V., Kritenko S. P. On the question of the functional autonomy of systems controlling the hardening of heat-loving plants to cold and heat. *Doklady AN SSSR = Proceedings of the USSR Academy of Sciences.* 1982;263(3):766–768. (In Russ.)

Titov A. A., Kaznina N. M. Laboratory of Environmental Plant Physiology: 60 years of research and findings. A historical outline. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2019. 66 p. (In Russ.)

Titov A. F., Kritenko S. P. The role of the transcription-translational system in the mechanisms of wheat adaptation to cold and heat. *Biologicheskie nauki = Biological Sciences.* 1985;8:77–81. (In Russ.)

Titov A. F., Laidinen G. F., Kaznina N. M. Impact of high concentrations of cadmium on the growth and development of barley and oats at the early stages of ontogeny. *Agrokhimiya = Agrochemistry.* 2002;9:61–65. (In Russ.)

Titov A. F., Talanova V. V. Plant resistance and phytohormones. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2009. 206 p. (In Russ.)

Titov A. F., Talanova V. V. Local impact of high and low temperatures on plants. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2011. 166 p. (In Russ.)

Titov A. F., Talanova V. V., Akimova T. V. Changes in the heat resistance of tomato seedlings when combining short-term and long-term hardening. *Fiziologiya rastenii = Russ. J. Plant Physiol.* 1988;35(1):158–164. (In Russ.)

Titov A. F., Talanova V. V., Boeva N. P. Growth responses of barley and wheat seedlings to lead and cadmium. *Biologia plantarum.* 1996;38(3):431–436.

Titov A. F., Talanova V. V., Kaznina N. M., Laidinen G. F. Plant resistance to heavy metals. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2007. 170 p. (In Russ.)

Titov A. F., Shibaeva T. G., Ikkonen E. N., Sherudilo E. G. Plant responses to a daily short-term temperature drop: phenomenology and mechanisms. *Russ. J. Plant Physiol.* 2020;67(6):1003–1017. doi: 10.1134/S1021443720060187

Topchieva L. V. Comparative study of plants response to the action of high hardening and damaging temperatures: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Petrozavodsk; 1994. 20 p. (In Russ.)

Trofimova S. A. Plant response to environmental factors: Ontogenetic aspect: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Petrozavodsk; 1995. 22 p. (In Russ.)

Vasilevskaya N. V. Ontogenetic response of *Cucumis sativus* L. to the temperature factor: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow; 1991. 24 p. (In Russ.)

Venzhik Yu. V., Frolova S. A., Koteyeva N. K., Miroslavov E. A., Titov A. F. Structural and functional features of *Triticum aestivum* (Poaceae) plants at the initial period of cold adaptation. *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal.* 2008;93(9):1367–1378. (In Russ.)

Volkova R. I., Talanova V. V. Impact of exogenous auxin on the heat resistance of winter wheat plants during adaptation to high temperatures. *Ekologo-fiziologicheskie aspekty ustoychivosti, rosta i razvitiya rastenii = Ecological and physiological aspects of stability, growth, and development of plants.* Petrozavodsk: KNTs AN SSSR; 1990. P. 26–35. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 25.04.2023; принята к публикации / accepted: 16.05.2023.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Титов Александр Федорович

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

e-mail: titov@krc.karelia.ru

Казнина Наталья Мстиславовна

д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник

e-mail: kaznina@krc.karelia.ru

Шibaева Татьяна Геннадиевна

д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник

e-mail: shibaeva@krc.karelia.ru

CONTRIBUTORS:

Titov, Alexander

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

Kaznina, Natalya

Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher

Shibaeva, Tatyana

Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher

УДК 581.526.33 (470.22)

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ И РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ КАРЕЛЬСКОЙ НАУЧНОЙ ШКОЛЫ БОЛОТОВЕДЕНИЯ

О. Л. Кузнецов

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

Европейский Север России является одним из сильно заболоченных регионов мира. Болота выполняют важные биосферные функции, содержат растительные ресурсы и огромные запасы торфа, являются потенциальным земельным фондом для лесного и сельского хозяйства. Они осваиваются и широко используются в различных видах хозяйственной деятельности. Болота Европейского Севера активно изучаются с начала XX века. Комплексные исследования болот Карелии ведутся лабораторией болотных экосистем Института биологии КарНЦ РАН с 1950 года, и за этот период сложилась карельская научная школа болотоведения, широко известная как в России, так и за рубежом. Итогом многоплановых исследований нескольких поколений является целый ряд теоретических и методологических разработок, детальные классификации болотных массивов, растительности, торфов и торфяных залежей региона. Практическое значение имеют торфяные кадастры республики и рекомендации по использованию болот в сельском хозяйстве. Для сохранения высокого разнообразия болотных экосистем региона по научным обоснованиям лаборатории создана сеть охраняемых природных территорий, как болотных, так и комплексных разного статуса. На протяжении более 30 лет выполнялись комплексные исследования по ряду международных проектов и программ. Статья содержит характеристику основных результатов исследований карельской научной школы болотоведения.

Ключевые слова: болотные экосистемы; Европейский Север; исследования; растительность; торф; динамика; охрана; палеогеография

Для цитирования: Кузнецов О. Л. Основные направления и результаты исследований карельской научной школы болотоведения // Труды Карельского научного центра РАН. 2023. № 3. С. 47–75. doi: 10.17076/eco1771

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

O. L. Kuznetsov. MAJOR AREAS AND RESULTS OF RESEARCH BY THE KARELIAN SCHOOL OF MIRE SCIENCE

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

North European Russia is one of the most heavily paludified regions of the world. Mires provide crucial biosphere functions, contain plant resources and enormous peat reserves, hold potential as land resources for forestry and agriculture. They are developed and used in various economic activities. Mires of North European Russia have been actively studied since the early 20th century; integrated studies of mires in Karelia have been carried out by the Mire Ecosystems Laboratory of the Institute of Biology KarRC RAS since 1950 and there has formed the Karelian school of mire science, known both across Russia and abroad. Multifaceted studies by several generations of researchers have produced theoretical and methodological developments and detailed classifications of mires, vegetation, peat types, and peat deposits of the region. Outputs of applied value include the republic's peat cadasters and recommendations on the use of peatlands in agriculture. To secure the conservation of the high diversity of mire ecosystems in the region a network of both mire-focused and integrated protected areas of various statuses has been established with the scientific substantiation of their designation prepared by the laboratory. Integrated studies within a number of international projects and programs have been implemented during more than 30 years. The article describes the key research results produced by the Karelian school of mire science.

Keywords: mire ecosystems; North European Russia; research; vegetation; peat; dynamics; protection; paleogeography

For citation: Kuznetsov O. L. Major areas and results of research by the Karelian school of mire science. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2023. No. 3. P. 47–75. doi: 10.17076/eco1771

Funding. The study was financed from the Russian federal budget through government assignment to KarRS RAS (Institute of Biology KarRC RAS).

Введение

Болота являются одним из важнейших компонентов ландшафтов таежной зоны. Они оказывают большое влияние на динамику природных процессов, а также на развитие экономики, это источник ряда природных ресурсов. Европейский Север России – один из наиболее заболоченных регионов мира, и с конца XIX века болота стали объектом многоплановых исследований в стране.

Заболоченность Карелии составляет около 30 %. Изучение болот республики начали в 20–30-е годы прошлого века ленинградские ботаники [Цинзерлинг, 1932, 1938; Галкина, 1937; Богдановская-Гиенэф, 1949], а также торфоразведочные организации Москвы и Ленинграда. Эти работы послужили основой дальнейших исследований болот Карелии, начавшихся в Карело-Финском филиале АН СССР (КФ АН СССР; ныне Карельский научный центр РАН) в 1949 году и продолжающихся в настоящее время. За 70-летний период здесь сложилась научная школа карельского болотоведения, начавшая формироваться в 50-е годы и

достигшая расцвета к середине 80-х, в настоящее время широко известная и признанная как в нашей стране, так и за рубежом. Ее основоположниками и лидерами на разных этапах деятельности являются к. г.-м. н. Л. Я. Лепин; лауреат Государственной премии СССР к. б. н. Е. А. Галкина; д. б. н. В. Д. Лопатин; д. б. н. Т. К. Юрковская; член-корр. АН СССР, д. б. н. Н. И. Пьявченко; д. б. н. Г. А. Елина; д. б. н. О. Л. Кузнецов. Развитие школы напрямую связано с деятельностью современной лаборатории болотных экосистем Института биологии КарНЦ РАН и предшествовавших ей научных коллективов. В формировании и развитии школы условно можно выделить несколько этапов: первый – 1950–1968 гг.; второй – 1969–1990 гг.; современный – с 1991 г. по настоящее время.

Первый этап. В конце 1949 года в КФ АН СССР был создан сектор болотоведения и мелиорации, в задачи которого, согласно Постановлениям Совета Министров СССР от 13.04.1950 г. (№ 1542) и от 03.01.1951 г., входило создание кадастра болот республики, пригодных для сельскохозяйственного использования, а также в целом изучение болотно-торфя-

ного фонда и его картирование с использованием методов дешифровки. Для руководства сектором был приглашен из Москвы ведущий торфовец страны Л. Я. Лепин, а научным консультантом входящего в состав сектора бюро по дешифровке назначена Е. А. Галкина, работавшая в БИН АН СССР. В аспирантуру филиала поступили Н. В. Лебедева, Р. П. Тихонова (Козлова), и уже в 1953 году они под руководством Е. А. Галкиной защитили кандидатские диссертации по болотам Карелии. В 1951–1953 гг. в лабораторию пришли выпускники разных вузов: Г. А. Елина, А. А. Ларионова (Белова), И. М. Нестеренко, Н. И. Ронконен. В 1953–1956 гг. в аспирантуре КФ АН СССР обучалась Т. К. Юрковская, работавшая затем в Институте биологии до 1968 года. Начиная с 1950 года несколько полевых отрядов болотоведов уже работали в разных районах Карелии. С первых лет выполнялись комплексные исследования растительности и стратиграфии болот на основе аэроаэроземного метода Е. А. Галкиной [1953, 1961] (рис. 1). В 1953 году при создании



Рис. 1. Е. А. Галкина (1897–1993)

Fig. 1. E. A. Galkina (1897–1993)

Института биологии КФ АН СССР сектор болотоведения и мелиорации со штатом 17 единиц в статусе отдела был включен в его состав. Одним из основных результатов первого этапа работы отдела явилось издание в 1957 году совместно с Министерством геологии РСФСР кадастра торфяных месторождений [Торфяной..., 1957] с Картой торфяных месторождений Карельской АССР в м-бе 1:600 000 (рис. 2). В течение нескольких лет по методологии Е. А. Галкиной были составлены уникальные цветные ландшафтно-геоботанические карты (планшеты) болот для всей территории Карелии (более 800) в масштабе 1:25 000 и 1:50 000 на основе материалов лесоустройства и дешифровки аэрофотоснимков с использованием результатов наземных исследований болот-ключей в разных районах. Эти уникальные комплексные крупномасштабные карты, содержащие сведения по типологии, гидрологии и растительности болотных массивов и болотных систем, сегодня служат для оценки современного состояния болот, их ресурсов и естественной и антропогенной динамики растительности (рис. 3). По результатам работ опубликован сборник статей «Торфяные болота Карелии» [1959], включающий и одну из важнейших работ Е. А. Галкиной [1959] по геоморфологической классификации болот Карелии, содержащую схемы динамики основных типов болотных массивов.

В 1957 году при создании Института леса в Карельском филиале АН СССР отдел болотоведения и мелиорации численностью 14 человек был переведен в него как сектор болотоведения и лесной мелиорации в связи с назначением руководителя сектора Л. Я. Лепина директором-организатором нового института. В 1960 году сектор вернулся в Институт биологии уже в статусе лаборатории болотоведения и мелиорации, которую в тот период возглавляли М. Н. Никонов, Н. В. Лебедева, И. М. Нестеренко. В 1963 г. лабораторию расформировали, и группа болотоведов (Р. П. Козлова, Н. В. Лебедева, Т. К. Юрковская, Г. А. Елина, А. А. Белова) была включена в состав новой лаборатории геоботаники (заведующий д. б. н. В. Д. Лопатин), а группа сотрудников, занимающихся вопросами агрохимии торфяных почв и их использованием в сельском хозяйстве, переведена в лабораторию почвоведения. Несмотря на эти реорганизации, тематика работы группы болотоведов не менялась и была направлена на разработку ботанико-географической типологии болот республики, их картирование с использованием материалов аэрофото съемки, и для этого продолжались маршрутные

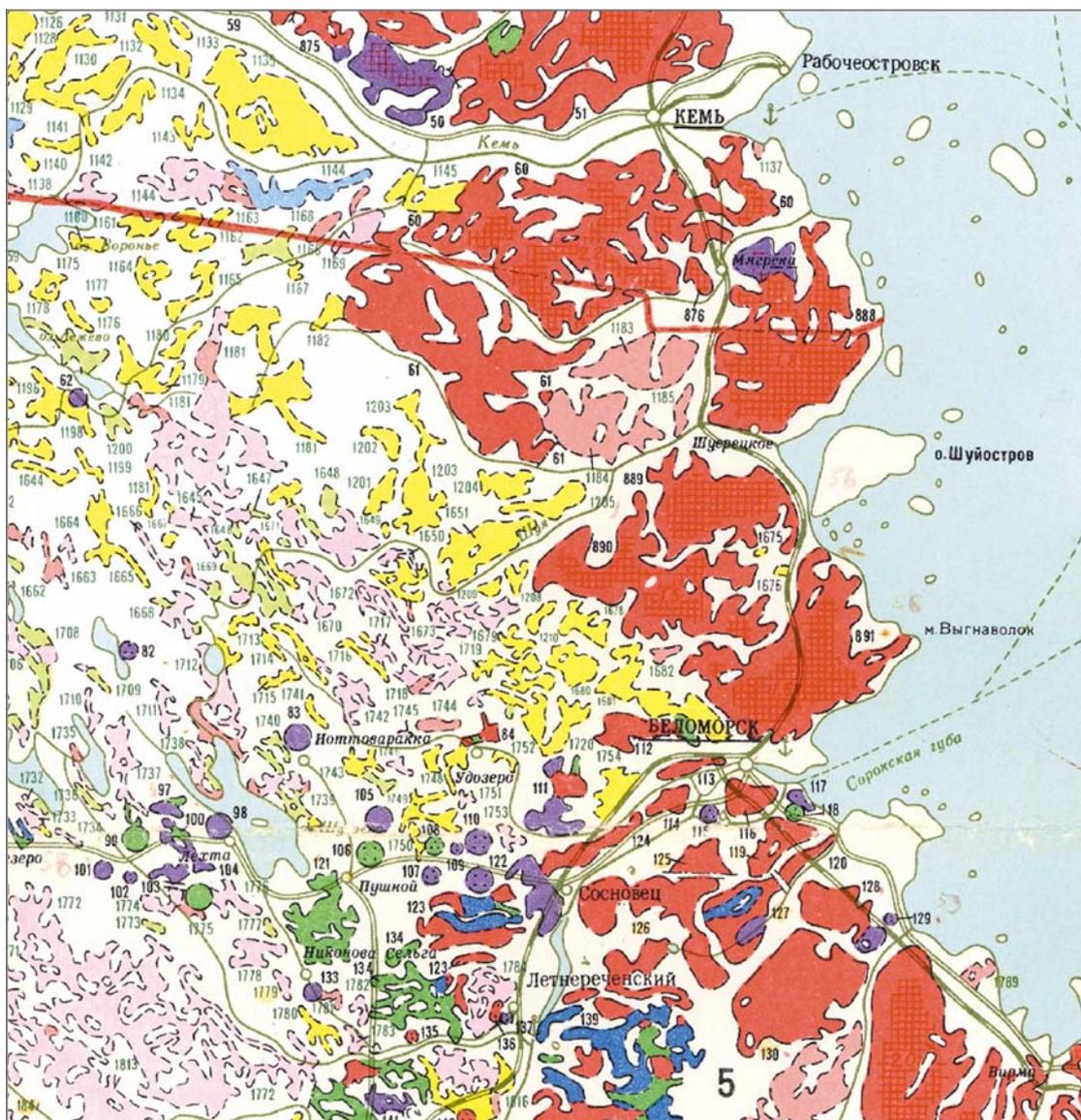


Рис. 2. Фрагмент Карты торфяного фонда Карельской АССР (1957 г.)

Fig. 2. A fragment of the peat deposits map of the Karelian ASSR (1957)

исследования болот. Важным обобщением исследований стало создание в 1968 г. рукописной (в двух экземплярах) «Карты растительности болот Карельской АССР» [1968] в м-бе 1:600 000, на которой впервые в СССР была использована достаточно дробная типология болот. Она включает 2 группы типов комплексов, 2 типа динамических рядов комплексов, 9 типов массивов естественных и выделы (контуры) осушенных болот, а также 5 типов болотных систем [Юрковская, 1968, 1969] (рис. 4, 5). Благодаря этим работам Т. К. Юрковской понятие «болотные системы» в качестве высшего уровня структуры болот стало активно использоваться в болотоведении как в СССР [Мазинг, 1974], так и в мире [Moen, 1995; Yurkovskaya,

1995; Nekkilä et al., 2001]. Карта растительности болот в настоящее время оцифрована [Юрковская, Елина, 2005] (рис. 4) и активно используется в различных работах болотоведов, на ее основе выполнены районирования болот республики [Елина и др., 1984], ресурсов ягод [Елина, 1972]. Принципы типологии и картирования болот, разработанные при создании этой карты, в дальнейшем использовались Т. К. Юрковской при типологии болот европейской части СССР [Юрковская, 1980, 1992], а также создании ряда карт растительности СССР и Европы.

В 1964 году лабораторией была организована Всесоюзная полевая экскурсия на болота Прибеломорья. По результатам исследований

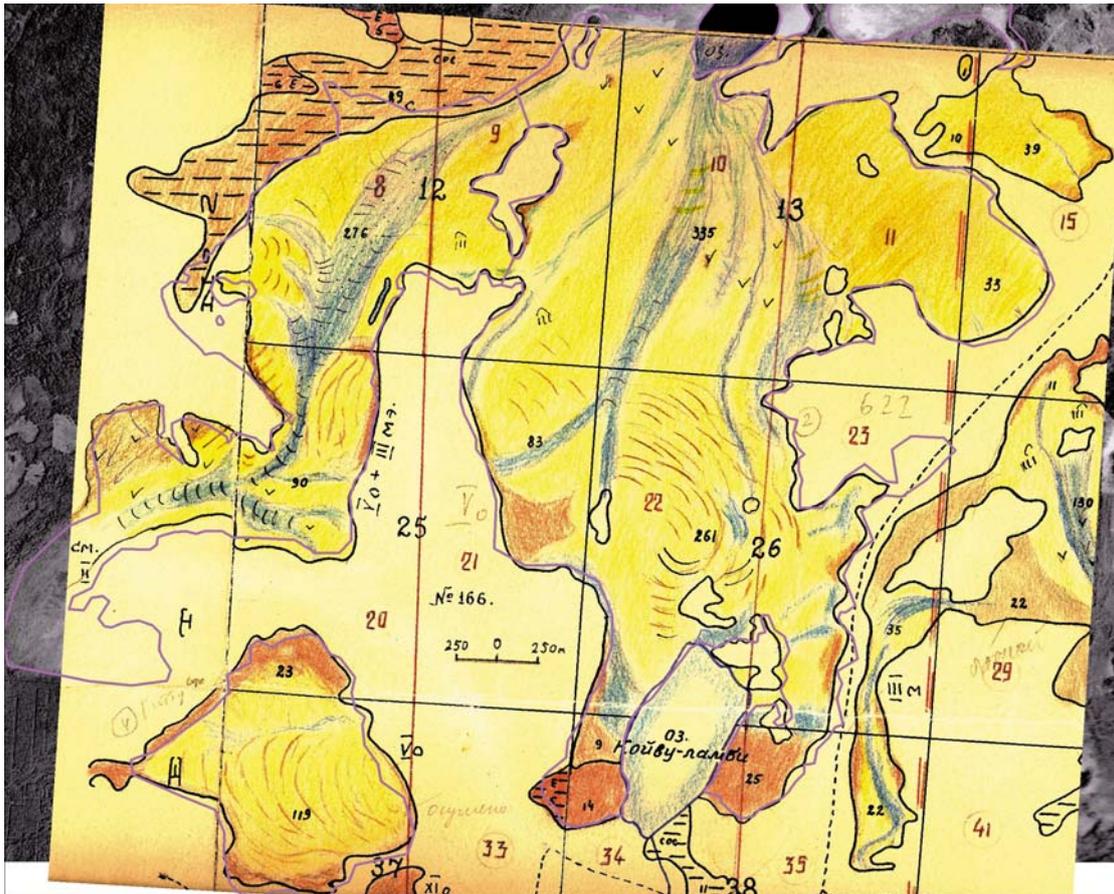


Рис. 3. Пример ландшафтно-геоботанической карты болот Южной Карелии
 Fig. 3. An example of the landscape and geobotanical map of mires of Southern Karelia

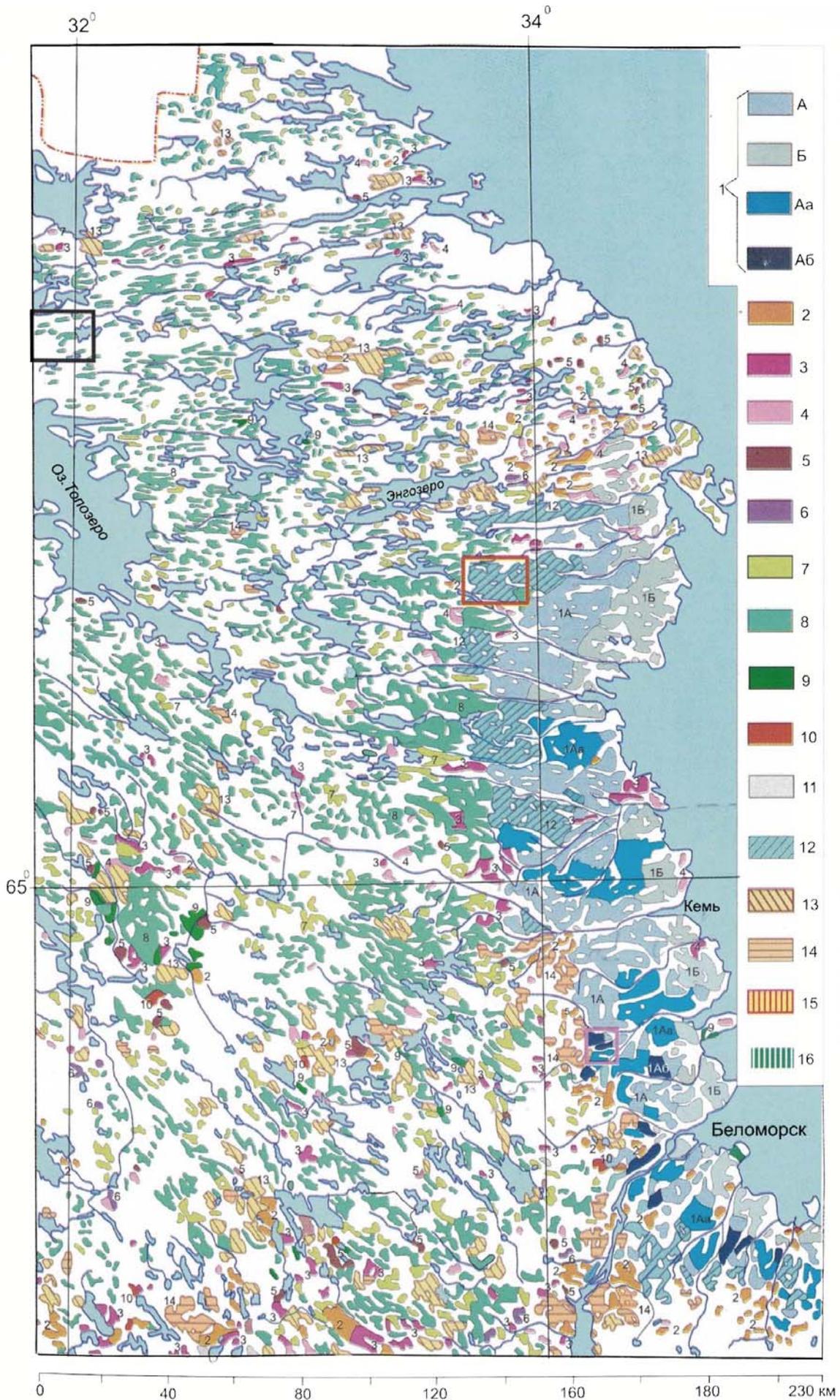
60-х годов опубликованы ряд тематических сборников [Болота..., 1964, 1971; Очерки..., 1971], а также статьи сотрудников в центральных журналах.

Второй этап развития болотоведческих исследований напрямую связан с приездом в 1968 году в Петрозаводск известного советского болотоведа, биогеоценолога и палеогеографа, члена-корреспондента АН СССР д. б. н. Н. И. Пьявченко, ученика академика В. Н. Сукачева. Он возглавлял Карельский филиал АН СССР в 1968–1976 гг., а в 1970 году воссоздал лабораторию болотоведения в Институте биологии, в которую перешли ряд сотрудников из лаборатории геоботаники (Г. А. Елина, Р. П. Козлова, Н. А. Белоусова, А. А. Белова), и руководил ею до 1973 года. Затем ее возглавляла Г. А. Елина (1973–1988 гг.). В начале 70-х в лабораторию пришли молодые специалисты В. К. Антипин, Т. И. Бразовская, Н. А. Белоусова, С. И. Грабовик, О. Л. Кузнецов, С. Я. Кузнецова, А. И. Максимов, П. Н. Токарев, Л. В. Филимонова, которые и сегодня составляют ее ядро. Начиная с 1969 года значительно

расширились и изменились направления исследований болотоведов.

С 1970 года в КФ АН СССР на базе созданного Киндасовского научного стационара в Пряжинском районе развернулись комплексные биогеоценологические исследования болот и заболоченных лесов Карелии несколькими научными институтами и отделами под научным руководством Н. И. Пьявченко [Основные..., 1972; Пьявченко, 1974]. Болотоведы выполняли исследования по продуктивности и функционированию естественных болот и их динамике в первые годы после осушения (Г. А. Елина, О. Л. Кузнецов, В. К. Антипин). Основные результаты этих исследований отражены в серии публикаций [Елина, Кузнецов, 1977; Стационарные..., 1977; Козловская и др., 1978; Елина и др., 1984], а отдельные разделы представлены в кандидатских диссертациях В. К. Антипина и С. И. Грабовик.

По результатам обширных палеоботанических и палеогеографических исследований Г. А. Елиной опубликована монография «Принципы и методы реконструкции и картирования



растительности голоцена» [1981], на основе которой в 1983 году ею защищена докторская диссертация. Результаты и методы, представленные в этой и других работах [Елина, Климанов, 1980; Elina, 1985, 1987, 1999], долгие годы служили эталоном для палеогеографов СССР и Европы. В начале 80-х годов Г. А. Елина была приглашена в число исполнителей 10-летней международной геологической программы «Palaeoecological Events during the last 15 000 Years» (project 158), выполнявшейся под эгидой ЮНЕСКО на всей территории Европы. Результаты проекта вошли в ряд международных публикаций [Elina, Filimonova, 1987, 1996]. В рамках проекта были выделены опорные разрезы в регионах с детальной периодизацией по палинологическим данным и радиоуглеродным датировкам, которые и сейчас используются как эталоны для палеореконструкций природных условий и растительности регионов. Дальнейшие палеогеографические исследования, как в рамках бюджетной тематики, так и по многим международным и российским проектам, продолжались с активным участием Л. В. Филимоновой.

Уже в 1968 году начались разносторонние исследования биологии и ресурсов ягодных и лекарственных растений [Ресурсы..., 1975; Экология..., 1979; Вопросы..., 1985; Юдина и др., 1988; Принципы..., 1989; Юдина, Максимова, 1993], при этом разработаны методические

подходы картирования ресурсов на основе дистанционных материалов [Елина, 1972]. По ресурсоведческой тематике затем были защищены кандидатские диссертации Т. А. Максимовой и Т. Ю. Дьячковой. Большое внимание уделялось изучению биологии, ресурсных запасов и возможности культивирования клюквы болотной [Вахрамеева и др., 1986]. На базе Карельского филиала в 70–80-е годы проведено несколько всесоюзных конференций и совещаний по проблемам ботанического ресурсоведения при активном участии лаборатории болотоведения и ресурсоведов Института леса. Позднее был издан тематический словарь терминов по ботаническому ресурсоведению [Основные..., 2001].

Важным направлением деятельности лаборатории стали работы по организации охраны болотных экосистем в связи с развитием массовой лесной мелиорации (В. К. Антипин, П. Н. Токарев). По научным обоснованиям лаборатории Постановлениями Совета министров Карельской АССР в 1972–1976 годах учреждены первые болотные заказники (болото Сегежское, болото Чувной-суо, болото у с. Нюхча, болото Койву-Ламбасу). В последующие годы в республике создана обширная сеть охраняемых болот в ранге болотных заказников и памятников природы [Антипин, Токарев, 1990, 1991]. Наряду с этим еще сотни болот были исключены из планов мелиорации Постановлениями

Рис. 4. Фрагмент цифровой карты растительности болот Карелии [по: Юрковская, Елина, 2005].

Типы болотных массивов: 1 – дистрофные с кустарничково-лишайниковыми грядами, со вторичными озерками и денудированными мочажинами в центре (южноприбеломорский тип), 2 – сфагновые с олиготрофными грядово-мочажинными комплексами в центре и (кустарничково)-травяно-сфагновыми облесенными и безлесными ассоциациями по периферии (карельский верховой тип), 3 – сосново-кустарничково-сфагновые или кустарничково-сфагновые олиготрофные, 4 – пушицево-сфагновые мезоолиготрофные с разреженной сосной по окрайкам, 5 – осоково-сфагновые мезотрофные с редкой березой и сосной, 6 – травяно-сфагновые с мезоолиготрофными центрами и кустарничково-пушицево-сфагновыми окрайками, 7 – мезотрофные с гомогенными травяно-моховыми центрами и облесенными окрайками, 8 – эвтрофно-мезотрофные и мезотрофные с грядово-мочажинными и грядово-озерковыми комплексами (гряды – травяно-сфагновые, мочажины – травяные или травяно-гипновые) в центре и сосново-кустарничково-травяно-сфагновыми окрайками (карельский аапа тип), 9 – крупно- или мелкоосоковые эвтрофные, иногда с гипновым или слабообразованным сфагновым ярусом, 10 – лесные эвтрофные, реже мезотрофные, преимущественно сосновые с примесью березы и ели, иногда березовые или еловые.

Типы систем болотных массивов: 12 – включают болотные массивы 1, 8 и 7 типов, 13 – включают болотные массивы 2, 7 и 8 типов, 14 – включают болотные массивы 3 и 6 типов. Выделы с номерами легенды 11, 15, 16 на фрагменте карты отсутствуют

Fig. 4. A fragment of the digital mire vegetation map of Karelia [after: Yurkovskaya, Elina, 2005].

Types of mire massifs: 1 – dystrophic with dwarfshrub-lichen ridges, secondary pools and mudbottom hollows in central parts (south White Sea coast type), 2 – oligotrophic Sphagnum type with ridge-hollow complexes in central parts and (dwarfshrub)-grass-Sphagnum wooded and woodless associations on margins (Karelian bog type), 3 – oligotrophic pine-dwarfshrub-Sphagnum or dwarfshrub-Sphagnum, 4 – mesooligotrophic cottongrass-Sphagnum with sparse pine on margins, 5 – mesotrophic sedge-Sphagnum with sparse birch and pine, 6 – mesooligotrophic grass-Sphagnum in central parts and dwarfshrub-cottongrass-Sphagnum associations on margins, 7 – mesotrophic with homogenous grass-Sphagnum vegetation in central parts and wooded margins, 8 – mesoeutrophic and mesotrophic with string-flarks and string-pools complexes (strings – grass-Sphagnum, flarks – herb, or herb-Bryales) in central parts and pine-dwarfshrub-grass-Sphagnum associations on margins (Karelian aapa type), 9 – eutrophic tall and short sedges, sometimes with Bryales or some sparse Sphagnum mosses, 10 – eutrophic or mesotrophic wooded, mainly pine stands with birch and spruce, sometimes birch and spruce stands;

Types of mire massifs systems: 12 – including mire massifs of types 1,8 and 7, 13 – including mire massifs of types 2,7 and 8, 14 – including mire massifs of types 3 and 6. Spatial compartments no. 11, 15, 16 are not given on this fragment of the map

Совета министров КАССР как типичные болотные массивы и болота-ягодники, без придания им статуса ООПТ. Это явилось эффективной и более оперативной формой спасения ценных болот от осушения. Работы проводились на протяжении более 10 лет по договорам с Госпланом и Министерством лесного хозяйства Карелии при участии и других лабораторий института. На большинстве федеральных и региональных ООПТ, созданных в Карелии с начала 80-х годов, болота занимают значительные площади. В научных обоснованиях для создания ООПТ сотрудники лаборатории принимали самое активное участие [Хохлова и др., 2000]. Работа по организации охраны болотных экосистем продолжается и в настоящее время [Громцев и др., 2009].

В этот же период продолжались и классические болотоведческие исследования, направленные на изучение экологии, разнообразия и динамики болот республики [Лопатин, 1993].

В кандидатской диссертации О. Л. Кузнецова, посвященной динамике аапа-болот Ка-

релии, выявлены особенности генезиса этого типа болот, который является преобладающим в северотаежной Карелии и широко распространен в скандинавских странах и Северной Америке. Установлено, что формирование характерных для аапа-болот грядово-мочажинных комплексов началось 2–3 тыс. лет назад в связи с похолоданием климата и увеличением обводнения, а данные химического состава торфяных залежей на аапа-болотах показали, что в Карелии большинство болот этого типа являются мезотрофными, а не гетеротрофными, как считалось ранее.

Во время полевых исследований сотрудники лаборатории активно собирали гербарный материал сосудистых растений и мхов, послуживший основой для создания Гербария лаборатории, который постоянно пополняется и в настоящее время. Сейчас он входит в состав Гербария КарНЦ РАН, который имеет международный акроним PTZ, содержит более 65 тыс. гербарных листов сосудистых растений и более 20 тыс. сборов мхов (в основном сбо-



Рис. 5. Болотная система, состоящая из болотных массивов верхового и аапа типов (номер легенды 13 на рис. 4) (фото с вертолета П. Н. Токарева)

Fig. 5. Mire system consisting of the bog and aapa mire types (no. 13 in Fig. 4) (photo from a helicopter by P. N. Tokarev)

ры сотрудников лаборатории болотных экосистем). Собранный обширный материал по флоре Карелии (и не только болот) обусловил расширение флористических исследований сотрудниками лаборатории. Выполнен анализ флоры болот Карелии [Кузнецов, 1989], проведены флористические исследования в Кижском заказнике, на других охраняемых территориях республики [Кравченко, Кузнецов, 2011] и прилегающих регионов.

Анализ бриофлоры болот Карелии выполнен А. И. Максимовым [1988а], затем, совместно с Л. А. Волковой (БИН РАН), им опубликован аннотированный список мхов Карелии [Волкова, Максимов, 1993], в котором проанализированы и обобщены материалы авторов, литературные данные и гербарные сборы. В начале 80-х годов к бриологическим исследованиям подключилась М. А. Бойчук, которая в 2002 году защитила кандидатскую диссертацию [Бойчук и др., 2002; Бойчук, 2003; Бойчук, Лантратова, 2009].

Высокое разнообразие растительности болот Карелии и обширные геоботанические материалы потребовали их анализа и обобщения с имеющимися работами предшественников [Цинзерлинг, 1938; Юрковская, 1959]. Для этого первоначально в бумажном варианте была создана картотека геоботанических описаний (фитоценотека), в которой по 6-балльной шкале унифицировано обилие видов. В дальнейшем началась разработка классификации растительности болот Карелии эколого-флористическим методом [Кузнецов, 1991; Kuznetsov et al., 2000], более полные классификации выполнены позднее и охарактеризованы ниже.

Важным направлением работы болотоведов этого периода были широкомасштабные исследования состава и химических свойств торфов и торфяных залежей, на основе которых разрабатывались практические рекомендации по использованию торфяного фонда (рис. 6, 7). По результатам работ выполнены детальные классификации торфов [Елина и др., 1984] и торфяных залежей Карелии [Кузнецов, 1988], значительно отличающиеся от классификации Московского торфяного института [Классификация..., 1951] и более точно отражающие состав торфов и их свойства. При разработке классификации торфов использованы результаты изучения экологии сфагновых мхов, представленные в кандидатской диссертации А. И. Максимова. Исследования агрохимических свойств торфов показали более низкое плодородие переходных и низинных торфов Карелии по сравнению с более южными регионами [Максимов, 1988б]. Это обусловлено бедностью четвертичных отложений и

грунтовых вод, поступающих на болота большей части территории республики, что необходимо учитывать при сельскохозяйственном и лесохозяйственном освоении болот. В середине 80-х годов для проведения исследований минерального состава торфов в лабораторию пришли Г. Ф. Егорова и Т. А. Ширяева, выполнившие большой объем аналитических работ атомно-абсорбционным и спектральными методами. Благодаря этому установлена высокая вариабельность содержания многих элементов в торфяных залежах разных типов и тесная связь их минерального состава с ландшафтным окружением болот [Методы..., 1991].

По договорам с Министерством сельского хозяйства республики выявлены и обследованы болота, пригодные для освоения в сельском хозяйстве (более 100 тыс. га), для осушения под пашни и заготовки торфа, которые в 1976 году



Рис. 6. Бурение торфяной залежи на болоте Самбальское (Пряжинский район)

Fig. 6. Peat deposit drilling on mire Sambalskoe (Pryazhinsky District)



Рис. 7. Челнок бура с торфом (болото Самбальское) с глубины 6,8–7,3 метра
Fig. 7. Sampler with peat (mire Sambalskoe) from a depth of 6.8–7.3 m

Постановлением Совета министров КАССР были закреплены за совхозами. В 1979 году Министерством геологии РСФСР переиздан кадастр болот Карелии [Торфяные..., 1979] с Картой торфяных месторождений м-ба 1:500 000, который был дополнен сведениями о более чем 200 болотах, наземно исследованных лабораторией болотоведения за предыдущие 20 лет. Лаборатория принимала участие в работе Костомукшской комплексной экспедиции КФ АН СССР (1970–1975) [Биологические..., 1977]. Результаты исследований болот этого района и рекомендации по их использованию учитывались в дальнейшем при создании подсобного хозяйства Костомукшского ГОКа, а также при научном обосновании создания Костомукшского государственного заповедника.

Благодаря высокому авторитету Н. И. Пьявченко в стране и за рубежом в КФ АН СССР для ознакомления с проводимыми исследованиями и установления контактов приезжали ученые – болотоведы, лесоведы, экологи – из разных регионов страны и других государств. Уже в 1970 году в Институте биологии прошла Всесоюзная конференция по болотоведению [Основные..., 1972], в последующие годы в Петрозаводске состоялись еще ряд конференций и симпозиумов всесоюзного и международного уровня, посвященные изучению и использованию болот, в том числе по программам сотрудничества стран – членов СЭВ [Studies..., 1991]. В 1970–80-е годы сотрудники лабора-

тории участвовали в международных конференциях и торфяных конгрессах. В 1984 году лабораторией была организована международная научная полевая экскурсия по болотам Северной Карелии, а в 1988 году совместно с М. С. Боч (БИН РАН) – экскурсия Международной группы охраны болот (IMCG) на Соловецкие острова, в которой приняли участие около 20 ученых из ряда европейских стран.

Уже в середине 1970-х годов были установлены контакты с болотоведами Финляндии (Ю. Васари) и Чехословакии (Э. и К. Рыбнички, В. Янковска), которые позднее переросли в многолетнее научное сотрудничество. Важным этапом в развитии сотрудничества с болотоведами Финляндии явилось участие Г. А. Елиной и О. Л. Кузнецова в международном симпозиуме в университете Йозенсуу в 1984 году. На нем состоялось знакомство с ведущим болотоведом Финляндии профессором университета Хельсинки Рауно Руухиярви, который на протяжении более 20 лет являлся сопредседателем советско-финляндской рабочей группы по научному сотрудничеству в области охраны природы и многое сделал для развития взаимодействия с учеными Карельского научного центра. Ученики Р. Руухиярви Т. Линдхольм и Х. Васандер в первый раз посетили лабораторию болотоведения осенью 1983 года, затем они стали важнейшими партнерами в научном сотрудничестве. По итогам своих первых визитов они

опубликовали в журнале «Suo» Торфяного общества Финляндии обзорные статьи об исследованиях, проводимых в Институте биологии по основным направлениям болотоведения, охраны болот и рационального использования торфяных почв и торфов [Lindholm, Vasander, 1983; Vasander, Lindholm, 1987]. В этих публикациях финские ученые отметили высокий уровень и комплексность исследований болотных экосистем, а также методологические особенности советской школы болотоведения, успешно развивающейся в Карелии.

Важнейшим отличием болотоведения в СССР было и остается использование детального микроскопического анализа ботанического состава торфов, разработанного в России в 20–30-е годы прошлого века и являющегося ГОСТом при разведке торфяных месторождений [Классификация..., 1951]. По результатам ботанического состава торфа устанавливается детальная стратиграфия торфяных залежей, хорошо реконструируется динамика болот в голоцене, а также планируются направления возможного использования конкретных болот. В лаборатории болотоведения с первых лет были очень опытные аналитики ботанического состава. А. А. Белова в течение 35 лет работы в лаборатории выполнила десятки тысяч анализов и обучила этому методу многих своих учеников. Н. В. Стойкина также более 30 лет (до 2022 г.) проводила определение ботанического состава торфов, при этом обучала и консультировала желающих освоить метод из разных организаций России и Финляндии. Выполнение в лаборатории этого классического анализа послужило в дальнейшем одним из оснований для разработки ряда проектов с финскими коллегами. В настоящее время в России осталось менее 10 специалистов, владеющих этим методом, и в лабораторию постоянно обращаются коллеги из разных организаций страны с заказами на выполнение анализов, а также на обучение сотрудников.

В конце 80-х годов состоялись две экскурсии членов Торфяного общества Финляндии (Suoseura) в Карелию, в ходе которых они познакомились с музеем-заповедником «Кижис», естественными болотами, а также исследованиями Карельского филиала АН СССР по освоению мелиорированных болот на стационарах Киндасово и Эссойла [Muurinen et al., 1991]. В 1992 году О. Л. Кузнецов был избран почетным членом-корреспондентом Торфяного общества Финляндии. В 1988 году лабораторию болотоведения переименовали в лабораторию болотных экосистем, и О. Л. Кузнецов возглавлял ее до 2018 года.

По результатам многоплановых исследований за эти два десятилетия сотрудниками лаборатории опубликованы коллективные монографии в издательстве «Наука» [Елина и др., 1984; Юдина и др., 1988; Методы..., 1991; Орлов, 1991], а также несколько сотен статей в различных журналах и сборниках материалов конференций. Регулярно издавались сборники статей [Вопросы..., 1973; Пути..., 1974; Болота..., 1980; Комплексные..., 1982; Эколого-биологические..., 1982; Структура..., 1983; Болотные..., 1988]. Огромный интерес в стране вызвали научно-популярные книги Г. А. Елиной «Многоликие болота» [1987] и «Аптека на болоте» [1993], изданные большими тиражами издательством «Наука».

Третий этап деятельности лаборатории и развития школы болотоведения условно выделен с 1991 года, когда произошли коренные изменения в стране, отразившиеся на организации и финансировании научных исследований. Начиная с 1991 года по бюджету стала финансироваться только заработная плата, а на полевые исследования, оборудование и материалы необходимо было получать средства по различным проектам и грантам. В это время лаборатория включилась в выполнение целого ряда международных проектов по палеогеографической тематике: Lake Level Data Base, BIOM – 6000, CAPE-Project «CIRCUM ARCTIC PALAEOENVIRONMENTS», создание баз данных по пыльце Европы и уровням озер Европы. Руководителями этих проектов выступали ученые Швеции, Франции, Финляндии, а исполнителями от лаборатории – Г. А. Елина и Л. В. Филимонова. По результатам проектов опубликовано несколько десятков работ в международных коллективных (с числом авторов от 3 до 100) изданиях [Elina et al., 1995; Tarasov et al., 1999; Wohlfarth et al., 2002, 2004]. Л. В. Филимонова в 1996 и 1998–2000 годах стажировалась в палинологических лабораториях Швеции и Франции, затем защитила кандидатскую диссертацию по палеогеографии среднетаежной Карелии. Наряду с международными проектами лаборатория активно получала различные российские гранты по палеогеографической тематике, руководителем которых являлась Г. А. Елина (рис. 8). В течение 15 лет было несколько грантов РФФИ, а также три гранта по программе «Интеграция высшей школы и РАН». Выполнение работ по грантам включало многочисленные экспедиции по сбору материалов в Карелии и Мурманской области с участием студентов ПетрГУ. По результатам этих и предыдущих исследований опубликована обобщающая монография Г. А. Елиной с соавторами [2000] по



Рис. 8. Г. А. Елина на болоте Учебное (Пряжинский район)

Fig. 8. G. A. Elina on mire Uchebnoe (Pryazhinsky District)

палеогеографии Восточной Фенноскандии, получившая международное признание и позднее переведенная на английский язык и изданная в Финляндии [Elina et al., 2010]. Реконструкциям динамики растительности и структуры палеоландшафтов на ряде модельных территорий Карелии в голоцене с использованием ГИС-технологий посвящена очередная монография Г. А. Елиной с соавторами [2005], вышедшая в издательстве «Наука». Монография содержит целый ряд новых методологических подходов для реконструкции и картирования палеорастительности, которые нашли свое воплощение в книге Г. А. Елиной и Т. К. Юрковской «Восстановленная растительность Карелии на геоботанической и палеокартах» [2009], включающей карту современной растительности республики и серию карт палеорастительности для ряда временных срезов голоцена (рис. 9). Наряду с монографиями результаты исследований по этим проектам опубликованы в десятках статей в российских и зарубежных изданиях, а также сборниках [Биоразнообразие..., 1998, 2005]. Детальные палеогеографические исследования выполнены по бассейну Онежского озера [Филимонова, Лаврова, 2015, 2017] и ряду других территорий [Филимонова, Климанов, 2005; Филимонова, 2021].

Лабораторией были продолжены комплексные исследования болотоведческой, ресурсо-

ведческой и природоохранной направленности, проводившиеся ранее. При этом изменились как география работ, так и источники их финансирования. В 1990-е – начале 2000-х годов большое значение приобрели исследования по проектам Президиума РАН и Отделения биологических наук РАН [Кузнецов и др., 2005], Миннауки РФ, а также по договорам с различными организациями.

Комплексные исследования природы приграничных районов Карелии, которые стали рассматриваться как центральная часть Зеленого пояса Фенноскандии [Kryshen et al., 2013], с середины 90-х годов финансировались Министерством окружающей среды Финляндии, а также проектами Евросоюза Tacis [Кузнецов, 2001]. В рамках этих проектов коллективами сотрудников из всех институтов КарНЦ РАН обследованы многие приграничные территории и подготовлены научные обоснования по созданию ряда ООПТ (национальные парки «Паанаярви», «Калевальский», «Тулос», «Ладожские шхеры», «Койтайоки-Толвоярви»), из которых в дальнейшем были учреждены НП «Паанаярви», «Калевальский» и «Ладожские шхеры». Лаборатория болотных экосистем принимала активное участие как в наземных исследованиях, так и в подготовке обоснований этих ООПТ. В рамках проектов проведены также исследования бриофлоры старовозрастных еловых

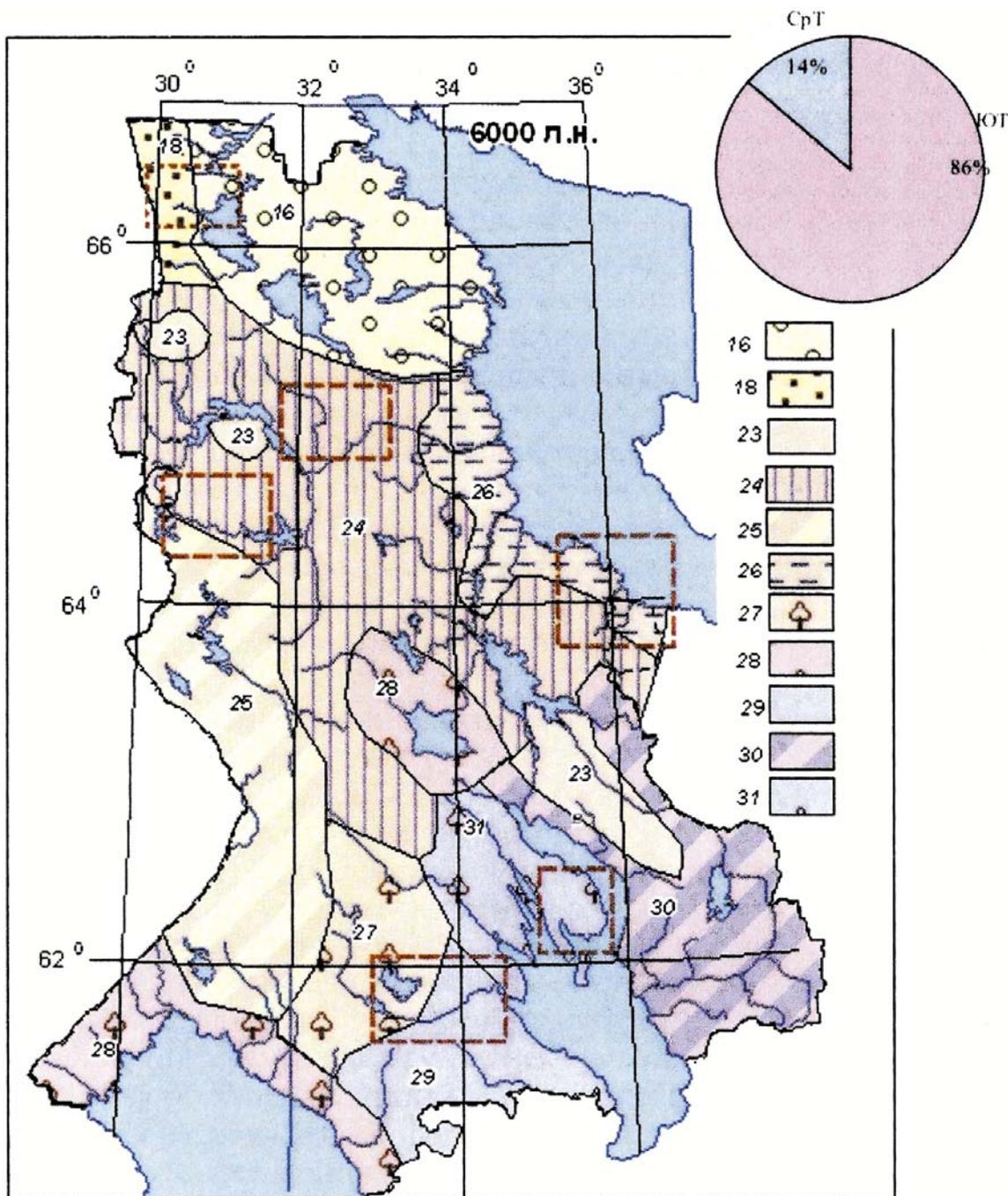


Рис. 9. Карта палеорастиельности Карелии около 6 тыс. лет назад [по: Юрковская, Елина, 2009].

Палеосообщества: среднетаежные леса: 16 – сосновые с березой или сочетания сосновых с березовыми, 18 – сосновые с елью в сочетании с березовым криволесьем,

южнотаежные леса: 23 – сосновые, 24 – сосновые с елью или сочетания сосновых с еловыми, 25 – сосновые с березой или сочетания сосновых с березовыми, 26 – сосновые в сочетании с болотами, 27 – сосновые с участием широколиственных пород, 28 – сосновые с елью с участием широколиственных пород, 29 – еловые, 30 – еловые с сосной или сочетания еловых с сосновыми, 31 – еловые с участием широколиственных пород. Циклограмма показывает соотношение площадей средне- и южнотаежных лесов

Fig. 9. Map of palaeovegetation in Karelia about 6, 000 years ago [after: Yurkovskaya, Elina, 2009].

Mid-taiga forest palaeocommunities (PC): 16 – pine with birch or combinations of pine forests with birch forests, 18 – pine with spruce in combination with birch elfin woodland; **south-taiga forest (PC):** 23 – pine, 24 – pine with spruce or combinations of pine forests and spruce forests, 25 – pine with birch or combinations of pine forests with birch forests, 26 – pine in combination with mires, 27 – pine including deciduous species, 28 – pine with spruce including deciduous species, 29 – spruce, 30 – spruce with pine or combinations of spruce and pine forests, 31 – spruce including deciduous species.

The pie chart shows the ratio of mid-taiga forests to south-taiga forests

лесов биосферного заповедника «Северная Карелия» в Финляндии [Maksimov et al., 2003]. За последние 20 лет изучение болот проведено на ряде существующих и планируемых ООПТ как в Карелии, так и в Архангельской, Вологодской и Мурманской областях по договорам с различными ведомствами.

Параллельно с этими работами выполнялись несколько проектов по болотной тематике с Институтом окружающей среды Финляндии, университетом Йозенсуу, Министерством геологии Финляндии. Исследования проводились как на российской стороне (заповедник «Костомукшский», национальные парки «Калевальский», «Водлозерский», ряд других территорий), так и в Финляндии (финляндская часть парка «Дружба», «Патвинсуо», «Кауханева»). Многолетние исследования в российско-финляндском парке «Дружба» успешно выполнялись благодаря постоянной поддержке и заинтересованности в них научного руководителя финляндской части парка Р. Хейккиля. Результаты исследований опубликованы в коллективных монографиях [Heikkilä et al., 2001; Turunen et al., 2002; Mäkilä et al., 2013], а также крупных и высокорейтинговых статьях [Antipin et al., 1997; Kuznetsov et al., 2000, 2012]. В публикациях отражены процессы динамики болотных экосистем в голоцене, детально реконструированные по результатам анализов ботанического состава торфов, что в Финляндии ранее не проводилось.

Материалы флористических исследований разных районов Карелии потребовали их анализа и обобщения, в том числе в связи с работой по подготовке первого издания Красной книги Карелии [1995]; на их основе был составлен список сосудистых растений для включения в Красную книгу [Кравченко, Кузнецов, 1993]. О. Л. Кузнецов стал автором многих видовых очерков и редактором ее ботанической части. Очень важным результатом явилось обобщение сведений о распространении сосудистых растений по флористическим районам республики, выполненное совместно с А. В. Кравченко и Е. П. Гнатюк [Кравченко и др., 2000], а также данных о наличии охраняемых видов на ООПТ республики [Кравченко, Кузнецов, 2011]. Материалы являются базой для организации охраны редких видов, создания сети ООПТ и послужили основой для издания Красной книги Восточной Фенноскандии [Red..., 1998] и двух последующих изданий Красной книги Республики Карелия [2007, 2020], в которых О. Л. Кузнецов является редактором. В этот же период проведены исследования биологии и экологии ряда редких

видов болотной флоры Карелии [Дьячкова, 1998, 2006; Кузнецов, Дьячкова, 2005].

Тогда же выполнен анализ бриофлоры по флористическим районам Карелии, а также ряда ООПТ; по сравнению с 1993 годом [Волкова, Максимов, 1993] состав бриофлоры республики пополнился 27 видами [Maksimov et al., 2003]. В последующие годы эти исследования были продолжены [Бойчук, Лантратова, 2009; Максимов, Золотов, 2010; Максимов, Бойчук, 2011; Boychuk, 2021], и в настоящее время флора мхов республики уже насчитывает 517 видов, то есть около четверти бриофлоры России, хотя территория региона составляет менее 1 % территории страны. В настоящее время Карелия является одним из регионов с наиболее изученной бриофлорой. Сведения о бриофлоре ежегодно включаются в Государственные доклады по состоянию окружающей среды Республики Карелия, данные о новых находках видов, как в Карелии, так и в других регионах России, постоянно публикуются в специализированных журналах (Arctoa, «Новости систематики низших растений», Journal of Bryology). Бриологи лаборатории известны и признаны в России и в мире. Свидетельством этому являются приглашения их для таксономической обработки видов рода *Sphagnum* [Maksimov, 2007, 2016; Maksimov, Ignatova, 2008] и ряда других групп мхов [Maksimov et al., 2018; Ignatov et al., 2020], в том числе для подготовки и издания «Флоры мхов России» [2020]. Исследования бриофлоры выполняются также на территории Мурманской области [Бойчук, Поликарпова, 2014, 2019; Boychuk, Borovichev, 2018] и по российско-финляндским проектам [Ahti, Boychuk, 2006; Бойчук и др., 2010; Boychuk, Várkonyi, 2022]. В лабораторию постоянно обращаются научные сотрудники из разных научных организаций страны за консультациями и определениями гербарных сборов мхов. Раздел «Мхи» в первом и втором изданиях Красной книги Карелии [1995, 2007] написан А. И. Максимовым, а в третьем издании [Красная..., 2020] – совместно с М. А. Бойчук.

На базе обширных фитоценологических материалов сначала была разработана эколого-флористическая классификация растительности болот Карелии [Кузнецов, 1991; Kuznetsov et al., 2000]. Однако в скандинавских странах такая классификация практически не используется, и поэтому для лучшей сопоставимости растительности болот Карелии и Северных стран позже разработали тополого-экологическую классификацию [Кузнецов, 2005], хорошо согласующуюся с таковой в Северной Европе [Påhlsson, 1994]. Классификация

легла в основу «Базы данных местообитаний (биотопов) Карелии» [Крышень и др., 2009]. Сопоставление разных методов классификации растительности позволяет учитывать их достоинства и недостатки, а также использовать результаты при оценке разнообразия растительности в разных регионах [Кузнецов, 2007]. Разработанная классификация легла в основу докторской диссертации О. Л. Кузнецова [2006], но работы по классификации растительности болот севера Европы в настоящее время продолжают [Kuznetsov, 2022], а полученные материалы по Карелии учтены при разработке классификации растительности верховых болот Европы и классификации биотопов Европы.

В типологии болот европейской части России [Юрковская, 1992], предназначенной для мелкомасштабного картирования, выделены широкие по объему типы болотных массивов, не в полной мере отражающие специфику и спектр типов в отдельных регионах. Наши исследования болот Европейского Севера позволили разработать более детальную типологию с учетом региональных особенностей и географии распространения [Kuznetsov, 2018]. Данные частично учтены в главе о болотах европейской части России в обобщающей монографии о болотах Европы, опубликованной в 2013 году.

В лаборатории новым направлением является изучение генезиса и динамики уникальных сухих торфяников на островах Белого и Баренцева морей [Kutenkov et al., 2018; Кутенков и др., 2022], а также комплексные исследования бугристых болот Мурманской области [Кутенков, Кожин, 2018; Krutskikh et al., 2023] и Республики Коми [Pastukhov et al., 2017].

Начиная с 1991 года резко сократилась интенсивность исследований на лесоболотном стационаре Киндасово в связи с отсутствием их финансирования. Однако продолжается мониторинг динамики растительности и продуктивности мхов на ряде пробных площадей на мелиорированных участках болот [Грабовик, 2005; Grabovik et al., 2021; Грабовик, Канцерова, 2023]. По результатам 50-летних исследований получены оригинальные данные о постмелиоративных сукцессиях и процессах облесения ранее открытых болот. Выполнены уникальные многолетние исследования годичного прироста и продуктивности более 10 видов сфагновых мхов (ряды наблюдений от 10 до 30 лет у разных видов) и установлены связи продуктивности с климатическими условиями вегетационных периодов [Грабовик, 2002; Grabovik, Nasarova, 2013]. Исследованы также продукционные процессы сфагнов в регулируемых условиях в кли-

матических камерах [Таланов и др., 2000]. Получены интересные данные о зависимости ростовых процессов сфагновых мхов от глобальных климатических и астрофизических факторов [Mironov et al., 2020; Mironov, 2022], разработан новый метод определения прироста мхов [Mironov et al., 2016]. Продолжается мониторинг урожайности клюквы на серии пробных площадей стационара Киндасово [Антипин, Токарев, 2016].

В связи с внедрением в научные исследования ГИС-технологий наступил новый этап анализа и обобщения многолетних данных, что отразилось в создании электронной карты торфяного фонда Карелии и ряда других тематических карт [Токарев, 2005; Елина и др., 2005; Антипин, Токарев, 2009; Антипин и др., 2017; Ахметова, Токарев, 2020], а также составлении и государственной регистрации целого ряда баз данных.

Лесные болота (по терминологии Н. И. Пьявченко [1963] – болотные леса) и заболоченные леса наряду с открытыми болотами занимают огромные площади в таежной зоне, в Карелии их, по материалам лесоустройства на начало 1970-х годов, было 1,94 млн га [Пьявченко, Коломыцев, 1980], а именно они являются первоочередными объектами лесоосушительной мелиорации, на которых может быть получен экономический эффект. Спецификой функционирования этих экосистем является сочетание болото- и лесообразовательного процессов, поэтому они характеризуются высоким типологическим разнообразием. Комплексное изучение болотных лесов Карелии и прилегающих областей началось с приходом в лабораторию в 2000 году С. А. Кутенкова, который в 2004 г. защитил по ним кандидатскую диссертацию и в настоящее время продолжает активно работать в этом направлении [Kutenkov, 2012; Кутенков, Кузнецов, 2013; Кучеров, Кутенков, 2019, 2021]. В 2018 году С. А. Кутенков возглавил лабораторию болотных экосистем.

Расчлененный рельеф Карелии обусловил формирование на ее территории большого числа (десятки тысяч) малых болот площадью от 1–2 до 100 га, которые до сих пор малоисследованы ввиду нецелесообразности их освоения. Малые болота играют важную роль в сохранении биоразнообразия и палеогеографической информации региона, могут служить объектами экологического туризма. В последние годы выполнены многоплановые исследования таких болот в южной части Карелии [Игнашов, Кузнецов, 2022].

Расширением тематики лаборатории стали исследования лугов республики, выполняемые

С. Р. Знаменским [2003, 2013]. Растительный покров трансформированных территорий, нарушенных разными видами хозяйственной деятельности, стал объектом научных исследований Л. В. Канцеровой. За 15 лет изучены флора и растительность многочисленных обводненных карьеров, подтопленных придорожных территорий и трассы газопровода, для которых характерна высокая динамичность сукцессий. Установлено, что формирование производных сообществ происходит в основном за счет аборигенных видов [Канцеровая, 2015, 2018].

В настоящее время сотрудники лаборатории проводят совместные исследования болот с коллегами в разных регионах России [Znamenskiy, Ivchenko, 2018; Kutentkov, Philippov, 2019; Ivchenko, Znamenskiy, 2022; Kutentkov et al., 2022; Vozbrannaya et al., 2023].

Результаты исследований третьего этапа деятельности лаборатории отражены, наряду с монографиями, также в сотнях статей в изданиях разного ранга. Сотрудники лаборатории активно участвуют во многих научных мероприятиях как в России, так и за рубежом. Следует подчеркнуть, что в последние годы

выросло число публикаций в международных высокорейтинговых журналах. На протяжении последних 30 лет лабораторией организованы три международных симпозиума с большим участием иностранных исследователей [Динамика..., 2000; Болотные..., 2006; Болота..., 2015] (рис. 10). В сентябре 2023 года состоится очередной международный симпозиум «Болота Северной Евразии». В течение ряда лет проводятся полевые 10-дневные экскурсии для студентов и преподавателей университетов Финляндии и Германии, а также 3–4-дневные научные экскурсии для ботаников Финляндии, Швеции и Дании в Карелии и на Соловецких островах. Исследования болотоведов неоднократно освещались в российских и региональных средствах массовой информации [Хужина, 2022]. Государственным признанием высокого научного уровня исследований коллектива лаборатории является присвоение почетного звания «Заслуженный деятель науки Российской Федерации» трем ее сотрудникам, возглавлявшим лабораторию в разное время: Н. И. Пьявченко, Г. А. Елиной, О. Л. Кузнецову.



Рис. 10. Участники международного симпозиума «Болота экосистемы севера Европы» (сентябрь 2005 г.) на болоте Учебное (Пряжинский район)

Fig. 10. Participants of the International Symposium *Mires of the Ecosystem of Northern Europe* (September, 2005), mire Uchebnoe, Pryazhinsky District

Заключение

Основные результаты научных исследований лаборатории болотных экосистем за 70-летний период ее деятельности, достаточно сжато приведенные в этом обзоре, можно представить следующим образом:

– Выполнены обширные исследования болотно-торфяного фонда Республики Карелия, которые обобщены в двух изданиях кадастров «Торфяные месторождения Карельской АССР» [1957, 1979] с картами торфяного фонда. Они подготовлены совместно с Министерством геологии РСФСР и постоянно используются при планировании добычи торфа, освоения болот для лесного и сельского хозяйства, создания ООПТ и других целей. Созданы электронная карта торфяного фонда республики и база данных, которые постоянно пополняются.

– Выполнен анализ флоры сосудистых растений и мхов болот Карелии, результаты использованы при подготовке трех изданий Красной книги Республики Карелия [1995, 2007, 2020], а также в обоснованиях по созданию многих ООПТ Карелии разного ранга, от федеральных до региональных. Бриологические исследования выполняются во всех типах экосистем на всем Европейском Севере России. Сотрудники лаборатории участвуют в таксономических работах для «Флоры мхов России».

– Обобщены данные по разнообразию растительного покрова болот Карелии и прилегающих регионов в разработанных оригинальных классификациях растительности, эколого-флористическим и тополого-экологическим методами. Фитоценотические материалы по Карелии включены в обобщающие классификации растительности верховых болот Европы и биотопов Европы. Составлена тополого-экологическая классификация болотных и заболоченных лесов Европейского Севера России.

– По результатам детальных исследований растительности с использованием аэроаэроземного метода и дешифровки материалов аэро съемки созданы уникальные крупномасштабные ландшафтно-типологические карты болот на всю территорию Карелии (более 800), которые послужили основой для составления среднемасштабной «Карты растительности болот Карельской АССР» [1968], являющейся первой в СССР картой с детальной региональной типологией болотных массивов и их систем. В дальнейшем эта карта использовалась при районировании болот республики, оценке и картировании ресурсов болот, организации охраны болот и в других научных и прикладных целях. Высокое типологическое разнообразие

болотных массивов европейской части России отражено в их более детальной классификации, разработанной в последние годы с учетом новых данных и региональных особенностей их структуры.

– Разработаны детальные классификации торфов и торфяных залежей, базирующиеся преимущественно на ботанических и экологических критериях. Исследования агрохимических свойств и минерального состава торфов показали значительную обедненность большинства из них по сравнению с центральными регионами России, что обусловлено низкой минерализацией грунтовых вод, поступающих на болота.

– По предложениям лаборатории создана сеть болотных ООПТ республики, включающая болотные памятники природы и заказники. Научные обоснования ряда ООПТ разного статуса в Карелии и Мурманской области подготовлены с участием сотрудников лаборатории.

– Разработана детальная ботанико-географическая типология болотных массивов Европейского Севера России с учетом региональных особенностей их структуры.

– Исследована структурно-функциональная организация основных типов болотных экосистем Карелии. Многолетний мониторинг влияния лесной мелиорации свидетельствует о широком спектре сукцессионных рядов в формировании лесных сообществ на болотах разных типов.

– Выполнены комплексные работы по изучению биологии и оценке ресурсов лекарственных и ягодных растений болот, а также ряда редких и охраняемых видов растений болот.

– На основе ГИС-технологий обобщены многолетние материалы по разным направлениям исследований, созданы тематические электронные карты, базы данных.

– Выполнена комплексная реконструкция динамики природных условий и растительности Восточной Фенноскандии в позднеледниковье и голоцене. Составлена карта современной восстановленной растительности Карелии и серия карт палеорастительности региона по основным периодам голоцена.

– Исследована растительность гидроморфных трансформированных биотопов, выявлены быстрые восстановительные сукцессии на них, происходящие преимущественно за счет аборигенных видов.

Дальнейшие исследования лаборатории болотных экосистем будут направлены на продолжение и развитие существующих направлений с применением новых подходов и методов, в частности активного использования более детальных материалов дистанцион-

ных съемок, геофизических методов. В связи с недостаточностью и востребованностью данных о роли болот в углеродном балансе будут продолжены исследования продукционных процессов на основных типах болот таежной зоны Европейского Севера. В России начата разработка обобщающих классификаций растительности основных типов экосистем, и материалы, имеющиеся в лаборатории, по болотам разных регионов Европейского Севера будут задействованы в этой многолетней

работе. Для сохранения разнообразия биоты региона будут продолжены работы по созданию новых ООПТ, в обоснованиях которых примут участие сотрудники лаборатории (рис. 11).

Все планируемые исследования будут выполняться в сотрудничестве с коллегами из других институтов Карельского научного центра РАН и научных организаций разных регионов России и зарубежных стран.



Рис. 11. Коллектив лаборатории болотных экосистем
Fig. 11. Staff of the Laboratory of Mire Ecosystems

Литература

Антипин В. К., Бойчук М. А., Шредерс М. А. Цифровые карты растительности болот южной части национального парка «Водлозерский» // Труды Кольского научного центра РАН. 2017. № 6. С. 67–80.

Антипин В. К., Токарев П. Н. Болота – памятники природы // Ботанический журнал. 1990. Т. 75, № 5. С. 738–742.

Антипин В. К., Токарев П. Н. Многолетняя динамика урожайности ягод клюквы болотной (*Oxycoccus palustris*, *Ericaceae*) в Южной Карелии // Растительный мир Азиатской России. 2016. № 4(24). С. 83–87. doi: 10.21782/RMAR1995-2449-2016-4(83-87)

Антипин В. К., Токарев П. Н. Охраняемые болота Карелии. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 1991. 46 с.

Антипин В. К., Токарев П. Н. Создание электронных оценочных карт ресурсов клюквы болотной (*Oxycoccus palustris*) с использованием ГИС-технологий // Успехи современной биологии. 2009. Т. 129, № 6. С. 588–597.

Ахметова Г. В., Токарев П. Н. Использование ГИС-технологий для идентификации болотных почв при обновлении электронной почвенной карты Карелии // ИнтерКарто. ИнтерГИС: Мат-лы междунар. конф. М., 2020. Т. 26. Ч. 2. С. 66–78. doi: 10.35595/2414-9179-2020-2-26-66-78

Биологические ресурсы района Костомукши, пути освоения и охраны / Ред. И. М. Нестеренко. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1977. 191 с.

Биоразнообразие, динамика и охрана болотных экосистем Восточной Фенноскандии / Ред. О. Л. Кузнецов, В. Ф. Юдина. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 1998. 167 с.

Биоразнообразие, динамика и ресурсы болотных экосистем Восточной Фенноскандии / Ред. О. Л. Кузнецов // Труды Карельского научного центра РАН. 2005. Вып. 8. 178 с.

Богдановская-Гиенэф И. Д. О принципах классификации болотных массивов и о типах болот Карелии // Природные ресурсы, история и культура Карело-Финской ССР. Петрозаводск, 1949. Вып. 2. С. 57–67.

Бойчук М. А. Сравнительный анализ флор листостебельных мхов особо охраняемых природных территорий Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2003. № 4. С. 30–36.

Бойчук М. А., Антипин В. К., Бакалин В. А., Лапшин П. Н. Материалы к изучению бриофлоры Водлозерского национального парка // Новости систематики низших растений. 2002. Т. 36. С. 213–224.

Бойчук М. А., Горьковец В. Я., Раевская М. Б. Видовое разнообразие мхов на горных породах восточной части Центральной Финляндии // Труды Карельского научного центра РАН. 2010. № 1. С. 70–77.

Бойчук М. А., Лантратова А. С. Мохообразные Карелии. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2009. 186 с.

Бойчук М. А., Поликарпова Н. В. К флоре мхов планируемого заказника «Кайта» (Мурманская область) // Новости систематики низших растений. 2014. Т. 48. С. 351–364.

Бойчук М. А., Поликарпова Н. В. Мхи западной части планируемого заказника «Ворьема» (Мурманская область) // Труды Кольского научного центра РАН. 2019. № 4. С. 127–136. doi: 10.25702/KSC.2307-5252.2019.4.127-136

Болота Европейского Севера СССР. Структура, генезис, динамика / Науч. ред. В. Д. Лопатин. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1980. 237 с.

Болота и заболоченные земли Карелии / Науч. ред. М. Л. Раменская. Петрозаводск: Карел. кн. изд-во, 1964. 171 с.

Болота Карелии и пути их освоения / Отв. ред. Н. И. Пьявченко. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1971. 188 с.

Болота Северной Европы: разнообразие, динамика и рациональное использование: тез. докладов междунар. симпоз. (Петрозаводск, 2–5 сентября 2015 г.). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2015. 115 с.

Болотные экосистемы Европейского Севера / Отв. ред. В. Д. Лопатин. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1988. 206 с.

Болотные экосистемы Севера Европы: разнообразие, динамика, углеродный баланс, ресурсы и охрана: Мат-лы междунар. симпоз. (Петрозаводск, 30 августа – 2 сентября 2005 г.). Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2006. 39 с.

Вахрамеева З. М., Юдина В. Ф., Максимова Т. А., Токарев П. Н. Клюква в Карелии / Отв. ред. В. Д. Лопатин. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1986. 208 с.

Волкова Л. А., Максимов А. И. Список листостебельных мхов Карелии // Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 1993. С. 57–91.

Вопросы комплексного изучения болот / Науч. ред. Н. И. Пьявченко. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1973. 180 с.

Вопросы экологии растений болот, болотных местообитаний и торфяных залежей / Науч. ред. В. Д. Лопатин, В. Ф. Юдина. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1985. 190 с.

Галкина Е. А. Аэровизуальные признаки болот Карелии // Применение самолета при геоботанических исследованиях. М.; Л., 1937. С. 65–73.

Галкина Е. А. Болотные ландшафты Карелии и принципы их классификации // Торфяные болота Карелии. Петрозаводск: Госиздат Карел. АССР, 1959. С. 3–48.

Галкина Е. А. Применение аэрометодов при изучении структуры элементов географического ландшафта (на примере болотных ландшафтов) // Применение аэрометодов в ландшафтных исследованиях. М.; Л., 1961. С. 84–104.

Галкина Е. А. Пути использования аэрофотосъемки в болотоведении // Ботанический журнал. 1953. Т. 38, № 6. С. 893–901.

Грабовик С. И. Динамика годичного прироста у некоторых видов *Sphagnum* L. в различных комплексах болот Южной Карелии // Растительные ресурсы. 2002. Вып. 4. С. 62–68.

Грабовик С. И. Постмелиоративная динамика растительности мезотрофных травяно-сфагновых болот Южной Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2005. Вып. 8. С. 155–162.

Грабовик С. И., Канцерова Л. В. Многолетний мониторинг растительного покрова на осушенных болотах Южной Карелии (на примере мезотрофного травяно-сфагнового болота) // Экология. 2023. № 1. С. 13–21. doi: 10.31857/S0367059723010067

Громцев А. Н. и др. Научное обоснование развития сети особо охраняемых природных территорий в Республике Карелия. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2009. 112 с.

Динамика болотных экосистем Северной Евразии в голоцене: Мат-лы симпозиума / Отв. ред. О. Л. Кузнецов. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2000. 77 с.

Дьячкова Т. Ю. Мониторинг состояния редких видов флоры болот // Болотные экосистемы севера Европы: разнообразие, динамика, углеродный баланс, ресурсы и охрана. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. С. 91–98.

Дьячкова Т. Ю. Структура ценопопуляций семейства *Orchidaceae* в Карелии // Биоразнообразие, динамика и охрана болотных экосистем Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 1998. С. 87–97.

Елина Г. А. Аптека на болоте. Л.: Наука, 1993. 495 с.

Елина Г. А. К методике картирования и учета ягодных ресурсов Карелии // Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. Л.: Наука, 1972. С. 70–89.

Елина Г. А. Многоликие болота. Л.: Наука, 1987. 191 с.

Елина Г. А. Принципы и методы реконструкции и картирования растительности голоцена. Л.: Наука, 1981. 159 с.

Елина Г. А., Климанов В. А. Палеоклимат Северо-Запада России в голоцене // Доклады АН СССР. 1980. Т. 252, № 2. С. 419–423.

Елина Г. А., Кузнецов О. Л. Биологическая продуктивность болот Южной Карелии // Стационарное изучение болот и заболоченных лесов в связи с мелиорацией. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1977. С. 105–123.

Елина Г. А., Кузнецов О. Л., Максимов А. И. Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л.: Наука, 1984. 128 с.

Елина Г. А., Лукашов А. Д., Токарев П. Н. Картографирование растительности и ландшафтов на временных срезах голоцена таежной зоны Восточной Фенноскандии. СПб.: Наука, 2005. 112 с.

Елина Г. А., Лукашов А. Д., Юрковская Т. К. Позднеледниковье и голоцен Восточной Фенноскандии (палеорастительность и палеогеография). Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2000. 242 с.

Елина Г. А., Юрковская Т. К. Восстановленная растительность Карелии на геоботанической и палеокартах. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2009. 136 с.

Знаменский С. Р. Луга // Разнообразии биоты Карелии: условия формирования, сообщества и виды. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2003. С. 76–81.

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

Игнашов П. А., Кузнецов О. Л. Флора малых болот среднетаежной Карелии и их роль в сохранении биоразнообразия // Ботанический журнал. 2022. Т. 107, № 7. С. 652–671. doi: 10.31857/S0006813622070055

Канцеров Л. В. Анализ ценофлор синтаксонов обводненных глиняных карьеров и их экологическая характеристика (Карелия) // Ботанический журнал. 2018. Т. 103, № 9. С. 3–16. doi: 10.7868/S0006813618090107

Канцеров Л. В. Разнообразие растительности на обводненных карьерах южной Карелии // Ботанический журнал. 2015. Т. 100, № 5. С. 467–478. doi: 10.1134/S0006813615050051

Карта растительности болот Карельской АССР. Рукопись. Фонды Ин-та биологии КарНЦ РАН. Петрозаводск, 1968. 2 л.

Классификация видов торфа и торфяных залежей. М.: Глав. упр. торф. фонда при СМ РСФСР, 1951. 68 с.

Козловская Л. С., Медведева В. М., Пьявченко Н. И. Динамика органического вещества в процессе торфообразования. Л.: Наука, 1978. 211 с.

Комплексные исследования растительности болот Карелии / Науч. ред. В. Д. Лопатин, В. Ф. Юдина. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1982. 190 с.

Кравченко А. В., Гнатюк Е. П., Кузнецов О. Л. Распространение и встречаемость сосудистых расте-

ний по флористическим районам Карелии. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2000. 75 с.

Кравченко А. В., Кузнецов О. Л. Редкие и нуждающиеся в охране сосудистые растения Карелии // Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 1993. С. 92–107.

Кравченко А. В., Кузнецов О. Л. Роль существующих и планируемых охраняемых природных территорий Зеленого пояса Фенноскандии в сохранении сосудистых растений из Красных книг России и Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2011. № 2. С. 76–84.

Красная книга Карелии / М-во экологии и природ. ресурсов Респ. Карелия и др.; сост. А. В. Артемьев и др. Петрозаводск: Карелия, 1995. 286 с.

Красная книга Республики Карелия / Гл. ред. О. Л. Кузнецов. Белгород: Константа, 2020. 448 с.

Красная книга Республики Карелия / М-во сельского, рыбного хозяйства и экологии Республики Карелия; сост. А. В. Артемьев и др. Петрозаводск: Карелия, 2007. 368 с.

Кузнецов О. Л. Анализ флоры болот Карелии // Ботанический журнал. 1989. Т. 74, № 2. С. 153–167.

Кузнецов О. Л. Классификация торфяных залежей Карелии // Болотные экосистемы Европейского Севера. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1988. С. 143–163.

Кузнецов О. Л. Национальный парк «Тулос»: предложения к организации // Проект Taxis ENVIRUS 9704. Петрозаводск, 2001. 63 с.

Кузнецов О. Л. Основные методы классификации растительности болот // Актуальные проблемы геоботаники: III Всероссийская школа-конференция. Лекции. Петрозаводск, 2007. С. 241–269.

Кузнецов О. Л. Структура и динамика растительного покрова болотных экосистем Карелии: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Петрозаводск, 2006. 53 с.

Кузнецов О. Л. Тополого-экологическая классификация растительности болот Карелии (омбротрофные и олиготрофные сообщества) // Труды Карельского научного центра РАН. 2005. Вып. 8. С. 15–46.

Кузнецов О. Л. Эколого-флористическая классификация сфагновых сообществ болот // Методы исследований болотных экосистем таежной зоны. Л.: Наука, 1991. С. 4–24.

Кузнецов О. Л., Антипин В. К., Грабовик С. И., Дьячкова Т. Ю., Токарев П. Н. Растительные ресурсы болот Карелии // Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами / Российская академ. наук, Отд-ние биол. наук; редкол. Л. П. Рысин и др. М.: КМК, 2005. С. 195–202.

Кузнецов О. Л., Дьячкова Т. Ю. Редкие и охраняемые растения болот Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2005. Вып. 8. С. 133–137.

Кутенков С. А., Кожин М. Н., Головина Е. О. Сухие покровные торфяники островов Кандалакшского залива Белого моря // Изв. РАН. Серия геогр. 2022. Т. 86, № 6. С. 946–957. doi: 10.31857/S2587556622060073

Кутенков С. А., Кожин М. Н. О бургистых болотах Понойской Лапландии // IX Галкинские чтения: Матлы конф. (Санкт-Петербург, 5–7 февраля 2018 г.). СПб., 2018. С. 121–124.

Кутенков С. А., Кузнецов О. Л. Разнообразие и динамика заболоченных и болотных лесов Европейского Севера России // Разнообразие и динамика лесных экосистем России. Кн. 2. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2013. С. 152–204.

Кучеров И. Б., Кутенков С. А. Мезоэвтрофные ельники таволгово-дернистоосоковые и аконитово-таволговые сфагновые Европейской России и Урала // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2021. Т. 30, № 2. С. 5–24. doi: 10.24412/2073-1035-2021-10387

Кучеров И. Б., Кутенков С. А. Олиготрофные сфагновые и сфагново-зеленомошные ельники Европейской России и Урала // Ботанический журнал. 2019. Т. 104, № 1. С. 12–40. doi: 10.1134/S000681361901006X

Крышень А. М., Полевой А. В., Гнатюк Е. П., Кравченко А. В., Кузнецов О. Л. База данных местообитаний (биотопов) Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2009. № 4. С. 3–10.

Лопатин В. Д. Типы режимов увлажнения почвы и их общее экологическое значение // Экология. 1993. № 2. С. 82–85.

Мазинг В. В. Актуальные проблемы классификации и терминологии в болотоведении // Типы болот СССР и принципы их классификации. Л.: Наука, 1974. С. 6–12.

Максимов А. И. Агрохимическая характеристика видов торфа Карелии // Болотные экосистемы Европейского Севера. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1988б. С. 163–179.

Максимов А. И. Флора листостебельных мхов болот Карелии и ее анализ // Флористические исследования в Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1988а. С. 35–62.

Максимов А. И., Бойчук М. А. Разнообразие мхов охраняемых и планируемых к охране территорий карельской части Зеленого пояса Фенноскандии // Труды Карельского научного центра РАН. 2011. № 2. С. 100–106.

Максимов А. И., Золотов А. И. К флоре мхов национального парка «Паанаярви» (Республика Карелия) // Новости систематики низших растений. 2010. Т. 44. С. 341–348.

Методы исследований болотных экосистем таежной зоны / Отв. ред. О. Л. Кузнецов. Л.: Наука, 1991. 129 с.

Орлов Е. Д. Грунтовое водное питание на объектах лесосоошения в Карелии. Л.: Наука, 1991. 164 с.

Основные понятия и термины ботанического ресурсоведения / Отв. ред. Г. А. Елина. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2001. 104 с.

Основные принципы изучения болотных биогеоценозов / Отв. ред. Н. И. Пьявченко. Л.: Наука, 1972. 120 с.

Очерки по растительному покрову Карельской АССР / Отв. ред. В. Д. Лопатин. Петрозаводск: Карелия, 1971. 207 с.

Принципы и методы рационального использования дикорастущих полезных растений / Науч. ред. В. Д. Лопатин, В. Ф. Юдина. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1989. 167 с.

Пути изучения и освоения болот северо-запада европейской части СССР / Отв. ред. Н. И. Пьявченко. Л.: Наука, 1974. 195 с.

Пьявченко Н. И. Лесное болотоведение. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 192 с.

Пьявченко Н. И. О научных основах классификации болотных биогеоценозов // Типы болот СССР и принципы их классификации. Л.: Наука, 1974. С. 35–43.

Пьявченко Н. И., Коломыцев В. А. Влияние осушительной мелиорации на лесные ландшафты Карелии // Болотно-лесные системы Карелии и их динамика. Л.: Наука, 1980. С. 52–77.

Ресурсы ягодных и лекарственных растений и методы их изучения / Науч. ред. В. Д. Лопатин, Н. М. Щербаков. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1975. 160 с.

Стационарное изучение болот и заболоченных лесов в связи с мелиорацией / Отв. ред. Н. И. Пьявченко. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1977. 152 с.

Структура растительности и ресурсы болот Карелии / Науч. ред. В. Д. Лопатин, В. Ф. Юдина. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1983. 178 с.

Таланов А. В., Дроздов С. Н., Курец В. К., Грабовик С. И., Попов Э. Г. Изучение CO₂ газообмена как показателя эколого-физиологической характеристики сфагновых мхов // Динамика болотных экосистем Северной Евразии в голоцене. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2000. С. 70–72.

Токарев П. Н. Разработка методики дешифрирования на космоснимках основных типов болотных участков Карелии с использованием материалов наземных и дистанционных исследований на основе ГИС-технологий // Труды Карельского научного центра РАН. 2005. Вып. 8. С. 65–78.

Торфяные болота Карелии / Ред. А. А. Ниценко, Л. Я. Лепин. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1959. 160 с.

Торфяные месторождения Карельской АССР: По состоянию изучения на 1 янв. 1977 г. / М-во геологии РСФСР, Трест «Геолторфразведка». М., 1979. 636 с.

Торфяной фонд РСФСР. Карельская АССР. М.; Петрозаводск: Глав. упр. торфяного фонда при СМ РСФСР, Ин-т биологии Карел. фил. АН СССР, 1957. 200 с.

Филимонова Л. В. Динамика растительности в заповеднике «Костомукшский» (Россия) и на окружающей территории на фоне изменения природной среды в голоцене // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2021. № 6(Suppl. 1). С. 98–115. doi: 10.24189/ncr.2021.019

Филимонова Л. В., Климанов В. А. Изменение количественных показателей палеоклимата в средне-таежной подзоне Карелии за последние 11 000 лет // Труды Карельского научного центра РАН. 2005. Вып. 8. С. 112–120.

Филимонова Л. В., Лаврова Н. Б. Изучение палеогеографии Онежского озера и его бассейна с использованием комплекса методов // Труды Карельского научного центра РАН. 2017. № 10. С. 86–100. doi: 10.17076/lim703

Филимонова Л. В., Лаврова Н. Б. Палеогеография Заонежского полуострова в позднеледниковье и голоцене // Труды Карельского научного центра РАН. 2015. № 4. С. 30–47. doi: 10.17076/bg22

Флора мхов России. Hypopterygiales – Hypnales (Plagiotheciaceae – Brachytheciaceae). Т. 5. / Отв. ред. М. С. Игнатов. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2020. 599 с.

Хохлова Т. Ю., Антипин В. К., Токарев П. Н. Особо охраняемые природные территории Карелии. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2000. 311 с.

Хужина Я. Главные легкие нашей планеты – это болота // В мире науки. 2022. № 3. С. 63–71.

Цинзерлинг Ю. Д. География растительного покрова Северо-Запада европейской части СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1932. 376 с.

Цинзерлинг Ю. Д. Растительность болот // Растительность СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. Т. 1. С. 355–428.

Эколого-биологические особенности и продуктивность растений болот / Отв. ред. В. Д. Лопатин. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1982. 209 с.

Экология, продуктивность и биохимический состав лекарственных и ягодных растений лесов и болот Карелии / Науч. ред. В. Д. Лопатин, Н. М. Щербатов. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1979. 167 с.

Юдина В. Ф., Максимова Т. А. Сезонное развитие растений болот. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 1993. 168 с.

Юдина В. Ф., Холопцева Н. П., Либман Л. А. Полезные растения Карелии. Л.: Наука, 1988. 280 с.

Юрковская Т. К. Болота // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. С. 300–345.

Юрковская Т. К. География и картография растительности болот Европейской России и сопредельных территорий. СПб.: БИН РАН, 1992. 256 с.

Юрковская Т. К. Краткий очерк растительности болот средней Карелии // Торфяные болота Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1959. С. 108–124.

Юрковская Т. К. О болотных системах волнистых равнин северной Карелии // Ботанический журнал. 1969. Т. 54, № 5. С. 706–711.

Юрковская Т. К. О некоторых принципах построения легенды карты растительности болот // Геоботаническое картографирование. М.; Л.: Наука, 1968. С. 44–51.

Юрковская Т. К., Елина Г. А. Картографический анализ болот северо-востока Карелии // Биоразнообразие, динамика и ресурсы болотных экосистем Восточной Фенноскандии. Труды Карельского научного центра РАН. 2005. Вып. 8. С. 6–14.

Ahti T., Boychuk M. The botanical journeys of A. K. Cajander and J. I. Lindroth to Karelia and Onega River in 1898 and 1899, with a list of their bryophyte and lichen collections. *Norrinia*. 2006. Vol. 14. 65 p.

Antipin V., Heikkilä R., Lindholm T., Tokarev P. Vegetation of Lishmikh mire in Vodlozersky National Park, eastern Karelian republic, Russia // *Suo*. 1997. Vol. 48(4). P. 93–114.

Boychuk M. A. Mosses (Bryophyta) of the Kostomuksha State Nature Reserve, Russia // *Nature Conservation Research*. Заповедная наука. 2021. Vol. 6(1). P. 89–97.

Boychuk M., Borovichev E. Checklist of mosses of the Pasvik State Nature Reserve (Murmansk Region, Russia) // *Folia Cryptogamica Fennica*. 2018. Vol. 55. P. 33–43.

Boychuk M. A., Várkonyi G. A provisional checklist of mosses (Bryophyta) of Friendship Park (Finland) // *Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica*. 2022. Vol. 98. P. 51–61.

Elina G. A. The history of vegetation in the Holocene on the Karelian territory // *Aquilo*. Ser. Botanica. 1985. Vol. 22. P. 1–36.

Elina G. A. Vegetation in Karelia during the Late Glacial-Holocene // *Paleontological Journal*. 1999. Vol. 33, no. 5. P. 585–591.

Elina (Yelina) G. A. The main regularities of the Holocene vegetation and climate in the east of the Baltic Shield // *Palaeohydrology of the Temperate Zone*. Vol. III. Mires and Lakes. Tallinn: Valgus, 1987. P. 70–86.

Elina G., Filimonova L., Klimanov V. Late Glacial and Holocene paleogeography of East Fennoscandia // *Climate and Environment changes of East Europe during Holocene and Late-Middle Pleistocene*. Moscow, 1995. P. 20–27.

Elina G., Filimonova L. Late glacial vegetation on the territory of Karelia // *Palaeohydrology of the temperate zone*. Vol. III. Mires and Lakes. Tallinn: Valgus, 1987. P. 53–69.

Elina G. A., Filimonova L. V. Russian Karelia // *Palaeoecological Events during the last 15000 Years*. Regional Syntheses of Palaeoecological Studies of Lake and Mires in Europe / Eds. B. E. Berglund, H. J. B. Birks, M. Ralska-Jasiewiczowa, H. E. Writh. 1996. P. 353–366.

Elina G. A., Lukashov A. D., Yurkovskaya T. K. Late Glacial and Holocene palaeovegetation and palaeogeography of Eastern Fennoscandia // *The Finnish Environment*. 2010. No. 4. 304 p.

Ignatov M. S., Maksimov A. I., Fedorova A. V., Ignatova E. A. On the taxonomy of *Fontinalis gracilis* (Fontinalaceae, Bryophyta) and superficially similar species // *Nova Hedwigia*. 2020. Vol. 150/ P. 243–264. doi: 10.1127/nova-suppl/2020/243

Ivchenko T. G., Znamenskiy S. R. Main ecological-geographical factors of mire vegetation syntaxa differentiation in Southern Urals // *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. 2022. Vol. 1093(1). Art. 012015. doi: 10.1088/1755-1315/1093/1/012015

Grabovik S. I., Kantserova L. V., Ananyev V. A. Changes in plant cover of a mire in Southern Karelia, Russia over 50 years following drainage // *Mires and Peat*. 2021. Vol. 27. 11 p.

Grabovik S., Nazarova L. Linear increment of Sphagnum mosses on Karelia mires (Russia) // *Arctoa*. 2013. Vol. 22. P. 23–30.

Heikkilä R., Kuznetsov O., Lindholm T., Aapala K., Antipin V., Djatshkova T., Shevelin P. Complexes, vegetation, flora and dynamics of Kauhanava mire system, western Finland // *The Finnish Environment* 489. Helsinki, 2001. 97 p.

Krutsikh N., Ryazantsev P., Ignashov P., Kabanen A. The spatial analysis of vegetation cover and permafrost degradation for a subarctic tundra mire based on UAS photogrammetry and GPR data in the Kola Peninsula // *Remote Sens*. 2023. Vol. 15(7). Art. 1896. doi: 10.3390/rs15071896

Kryshen A., Titov A., Heikkilä R., Gromtsev A., Kuznetsov O., Lindholm T., Polin A. On the boundaries of the Green Belt of Fennoscandia // Труды Карельского научного центра РАН. 2013. № 2. С. 92–96.

Kutenkov S. Vegetation of forested mires in the middle boreal subzone of Karelia // *The Finnish Environment* 38. Helsinki, 2012. P. 121–132.

- Kutenkov S., Chakov V., Kuptsova V.* Topology, vegetation and stratigraphy of Far Eastern Aapa mires (Khabarovsk Region, Russia) // *Land*. 2022. Vol. 11(1). Art. 96. doi: 10.3390/land11010096
- Kutenkov S. A., Kozhin M. N., Golovina E. O., Kopeina E. I., Stoikina N. V.* Polygonal patterned peatlands of the White Sea islands // *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. 2018. Vol. 138(1). P. 012010. doi: 10.1088/1755-1315/138/1/012010
- Kutenkov S. A., Philippov D. A.* Aapa mire on the southern limit: A case study of the Vologda Region (north-western Russia) // *Mires and Peat*. 2019. Vol. 24. P. 1–20. doi: 10.19189/MaP.2018.OMB.355
- Kuznetsov O. L.* Diversity of herb-Sphagnum rich communities in north European Russia // *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. 2022. Vol. 1093. P. 012011. doi: 10.1088/1755-1315/1093/1/012011
- Kuznetsov O. L.* The diversity of mire massif types in the boreal zone of European Russia // *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. 2018. Vol. 138(1). P. 012011. doi: 10.1088/1755-1315/138/1/012011
- Kuznetsov O., Boychuk M., Dyachkova T.* Mire ecosystems and bryoflora of the proposed Kalevala National Park // *Biodiversity of old-growth forests and its conservation in northwestern Russia*. Regional Environmental Publications 158. Oulu, 2000. P. 65–102.
- Kuznetsov O., Heikkilä R., Lindholm T., Mäkilä M., Filimonova L.* Holocene vegetation dynamics and carbon accumulation of two mires in Friendship Park, eastern Finland // *The Finnish Environment*. 2012. Vol. 38. P. 91–112.
- Lindholm T., Vasander H.* Mire utilization and ecological studies in Karelian ASSR, USSR: a review // *Suo*. 1983. No. 4-5. P. 99–110.
- Maksimov A. I.* Review of *Sphagnum* species (Sphagnaceae, Bryophyta) from Asian Russia. I. Subgenus *Subsecunda* // *Proceedings of the International Meeting on the Biology of Sphagnum* (Saint Petersburg; Khanty-Mansiysk July 28 – August 11, 2016). Tomsk, 2016. P. 41–44.
- Maksimov A. I.* *Sphagnum imbricatum* complex (Sphagnaceae, Bryophyta) in Russia // *Arctoa*. 2007. Vol. 16(1). P. 25–34. doi: 10.15298/arctoa.16.04
- Maksimov A. I., Fedorova A. V., Ignatov M. S.* *Fontinalis dichelymoides* (Fontinalaceae, Bryophyta), a new species for the moss flora of Russia // *Arctoa*. 2018. Vol. 27. P. 203–207. doi: 10.15298/arctoa27.18
- Maksimov A. I., Ignatova E. A.* *Sphagnum alaskense* (Sphagnaceae, Bryophyta), a new species for Russia // *Arctoa*. 2008. Vol. 17. P. 109–112. doi: 10.15298/arctoa.17.09
- Maksimov A. I., Maksimova T. A., Boychuk M. A.* Mosses in protected areas // *Biotic diversity of Karelia: conditions of formation, community and species*. Petrozavodsk, 2003. P. 89–102.
- Maksimov A. I., Potemkin A. D., Hokkanen T. J., Maksimova T. A.* Bryophytes of fragmented old-growth spruce forest stands of the North Karelian Biosphere Reserve and adjacent areas of Finland // *Arctoa*. 2003. Vol. 12. P. 9–23. doi: 10.15298/arctoa.12.02
- Mironov V. L.* Cloud cover disrupts the influence of the lunar cycle on the growth of peat moss *Sphagnum riparium* // *Environmental and Experimental Botany*. 2022. Vol. 194. Art. 104727. doi: 10.1016/j.envexpbot.2021.104727
- Mironov V. L., Grabovik S. I., Ignashov P. A., Kantserova L. V.* Geotropic curvatures of Sphagnum: environmental features of their genesis and trial application for estimation shoot length increment // *Arctoa*. 2016. Vol. 25(2). P. 353–363. doi: 10.15298/arctoa.25.27
- Mironov V. L., Kondratev A. Y., Mironova A. V.* Sphagnum growth as an indicator of wavelength-specific UV-B penetration through the ozone layer // *Ecological Indicators*. 2020. Vol. 116. Art. 106430. doi: 10.1016/j.ecolind.2020.106430
- Muurinen T., Timonen E., Urvas L., Vasander H.* Suoseuran opintoretkeily Neuvosto-Karjalaan // *Suo*. 1991. No. 3-4. P. 71–83.
- Moén A.* Introduction: regionality and conservation of mires // *Gunneria*. 1995. No. 70. P. 11–22.
- Mäkilä M., Säävuori H., Kuznetsov O., Grundström A.* Suomen sojden ikä ja kehitys // *Geologian Tutkimuskeskus. Turvetutkimusraportti*, 443. 2013. 67 s.
- Pählsson L. (ed.)*. Vegetationstyper i Norden // *TemaNord*: 665. Kopehamn, 1994. 627 s.
- Pastukhov A. V., Marchenko-Vagapova T. I., Kaverin D. A., Kullzhskii S. P., Kuznetsov O. L., Panov V. S.* Dynamics of peat plateau near the southern boundary of the East European permafrost zone // *Eurasian Soil Science*. 2017. Vol. 50(5). P. 526–538. doi: 10.1134/S1064229317030097
- Red Data Book of East Fennoscandia / Ministry of the Environment, Finnish Environment Institute, Botanical Museum, Finnish Museum of Natural History*. Helsinki, 1998. 351 p.
- Studies of mire ecosystems of Fennoscandia: Materials of the Soviet-Finnish Symposium, 28-31 May, 1990*. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1991. 120 p.
- Tarasov P. E., Guiot J., Cheddadi R., Andreev A. A., Bezusko L. G., Blyakharchuk T. A., Dorofeyuk N. I., Filimonova L. V., Volkova V. S., Zernitskaya V. P.* Climate in northern Eurasia 6000 years ago reconstructed from pollen data // *Earth and Planetary Science Letters*. 1999. Vol. 171. P. 635–645. doi: 10.1016/S0012-821X(99)00171-5
- Turunen J., Rätty A., Kuznetsov O., Maksimov A., Shevelin P., Grabovik S., Tolonen K., Pitkänen A., Turunen C., Meriläinen J., Junger H.* Development history of Patvinsuo mire, Eastern Finland // *Nature Protection Publications of the Finnish Forest and Park Service. Series A*. 2002. No. 138. 73 p.
- Vasander H., Lindholm T.* Use of mires for agricultural, berry and medical plant production in Soviet Karelia // *Suo*. 1987. Vol. 38. P. 37–44.
- Vozbrannaya A., Antipin V., Sirin A.* After wildfires and rewetting: Results of 15+ years' monitoring of vegetation and environmental factors in cutover peatland // *Diversity*. 2023. No. 15. Art. 3. doi: 10.3390/d15010003
- Yurkovskaya T.* Mire system typology for use in vegetation mapping // *Gunneria*. 1995. Vol. 70. P. 67–72.
- Wohlfarth B., Brunnberg L., Filimonova L., Bennike O., Björkman L., Lavrova N., Demidov I., Possnert G.* Late-glacial and Early-Holocene environmental and climatic change at Lake Tambichozero, Southeastern

Russian Karelia // Quaternary Research. 2002. Vol. 58. P. 261–272. doi: 10.1006/qres.2002.2386

Wohlfarth B., Schwark L., Bennike O., Filimonova L., Tarasov P., Björkman L., Demidov I., Possnert G. Unstable early-Holocene climatic and environmental conditions in northwestern Russia derived from a multidisciplinary study of a lake-sediment sequence from Pichozero, southeastern Russian Karelia // The Holocene. 2004. Vol. 14(5). P. 732–746. doi: 10.1191/0959683604hl751rp

Znamenskiy S., Ivchenko T. From mountains to plains: ecological structure of the South Ural (Russia) fen vegetation // Wetlands. 2018. Vol. 38(6). P. 1269–1283. doi: 10.1007/s13157-018-1048-z

References

Ahti T., Boychuk M. The botanical journeys of A. K. Cajander and J. I. Lindroth to Karelia and Onega River in 1898 and 1899, with a list of their bryophyte and lichen collections. *Norrinia*. 2006;14. 65 p.

Akhmetova G. V., Tokarev P. N. GIS technology application for identification of peat bog soils for updating the digital soil map of Karelia. *InterCarto. InterGIS. GI support of sustainable development of territories: Proceedings of the International conference*. Moscow; 2020. Vol. 26(2). P. 66–78. doi: 10.35595/2414-9179-2020-2-26-66-78 (In Russ.)

Antipin V. K., Boychuk M. A., Shreders M. A. The digital maps of mires vegetation in the southern part of the 'Vodlozersky' National Park. *Transactions of the Kola Science Centre RAS*. 2017;6:67–80. (In Russ.)

Antipin V., Heikkilä R., Lindholm T., Tokarev P. Vegetation of Lishmikh mire in Vodlozersky National Park, eastern Karelian republic, Russia. *Suo*. 1997;48(4):93–114.

Antipin V. K., Tokarev P. N. Bogs – monuments of nature of Karelia. *Bot. Zhurn*. 1990;75(5):738–742. (In Russ.)

Antipin V. K., Tokarev P. N. Digital mapping of cranberry (*Oxycoccus palustris*) using GIS-technologies. *Uspekhi sovremennoi biologii = Biology Bulletin Reviews*. 2009;129(6):588–597. (In Russ.)

Antipin V. K., Tokarev P. N. Long-term dynamics of cranberry productivity (*Oxycoccus palustris*, *Ericaceae*). *Plant World of Asian Russia*. 2016;4(24):83–87. doi: 10.21782/RMAR1995-2449-2016-4(83-87) (In Russ.)

Antipin V. K., Tokarev P. N. Protected mires of Karelia. Petrozavodsk: KarRC RAS; 1991. 46 p. (In Russ.)

Bogdanovskaya-Gienef I. D. On the principles of mire massifs classification and on mire types in Karelia. *Prirodnye resursy, istoriya i kul'tura Karelo-Finskoi SSR = Natural resources, history and culture of the Karelo-Finnish SSR*. Iss. 2. Petrozavodsk; 1949. P. 57–67. (In Russ.)

Boychuk M. A. Comparative analysis of moss floras in protected areas of Karelia. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2003;4:30–36. (In Russ.)

Boychuk M. A. Mosses (Bryophyta) of the Kostomuksha State Nature Reserve, Russia. *Nature Conservation Research*. 2021;6(1):89–97.

Boychuk M. A., Antipin V. K., Bakalin V. A., Lapshin P. N. Contribution of the bryoflora of the Vodloze-

ro National Park. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii = Novitates Systematicae Plantarum non Vascularium*. 2002;36:213–224. (In Russ.)

Boychuk M., Borovichev E. Checklist of mosses of the Pasvik State Nature Reserve (Murmansk Region, Russia). *Folia Cryptogamica Fennica*. 2018;55:33–43.

Boychuk M. A., Gorkovets V. Ya., Raevskaya M. B. The species diversity of mosses on rocks in the eastern part of central Finland. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2010;1:70–77. (In Russ.)

Boychuk M. A., Lantratova A. S. Bryophytes of Karelia. Petrozavodsk: PetrSU; 2009. 186 p. (In Russ.)

Boychuk M. A., Polikarpova N. V. Mosses of the Western part of the planned nature reserve Vorjema (Murmansk Region). *Transactions of the Kola Science Centre RAS*. 2019;4:127–136. doi: 10.25702/KSC.2307-5252.2019.4.127-136 (In Russ.)

Boychuk M. A., Polikarpova N. V. The moss flora of the planned nature reserve 'Kaita' (Murmansk Region). *Novosti sistematiki nizshikh rastenii = Novitates Systematicae Plantarum non Vascularium*. 2014;48:351–364. (In Russ.)

Boychuk M. A., Várkonyi G. A provisional checklist of mosses (Bryophyta) of Friendship Park (Finland). *Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica*. 2022;98:51–61.

Classification of peat types and peat deposits. Moscow: Main department of Peat found SM RSFSR; 1951. 68 p. (In Russ.)

Dyachkova T. Yu. The permanent observations on populations of rare mire plant species. *Mire Ecosystems in Northern Europe: Diversity, Dynamics, Carbon Balance, Resources and Conservation*. Petrozavodsk: KarRS RAS; 2006. P. 91–98. (In Russ.)

D'yachkova T. Yu. Structure of coenopopulations of species *Orchidaceae* in Karelia. *Bioraznoobrazie, dinamika i okhrana bolotnykh ekosistem Vostochnoi Fennoskandii = Biodiversity, dynamics and conservation of mire ecosystems of Eastern Fennoscandia*. Petrozavodsk: KarRC RAS; 1998. P. 87–97. (In Russ.)

Elina G. A. Developing the method of mapping and registration of berries resources in Karelia. *Osnovnye printsipy izucheniya bolotnykh biogeotsenozov = Main principles of mire biogeocenoses study*. Leningrad: Nauka; 1972. P. 70–89. (In Russ.)

Elina G. A. Diverse mires. Leningrad: Nauka; 1987. 191 p. (In Russ.)

Elina G. A. (ed.). Main terms for studying botanical resources. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2001. 104 p. (In Russ.)

Elina G. A. Pharmacy on the mire. Leningrad: Nauka; 1993. 495 p. (In Russ.)

Elina G. A. Principles and methods of reconstruction and mapping of the Holocene vegetation. Leningrad: Nauka; 1981. 159 p. (In Russ.)

Elina G. A. The history of vegetation in the Holocene on the Karelian territory. *Aquilo. Ser. Botanica*. 1985;22:1–36.

Elina G. A. Vegetation in Karelia during the Late Glacial-Holocene. *Paleontological Journal*. 1999;33(5):585–591.

Elina (Yelina) G. A. The main regularities of the Holocene vegetation and climate in the east of the Baltic

Shield. *Palaeohydrology of the Temperate Zone*. Vol. III. Mires and Lakes. Tallinn: Valgus; 1987. P. 70–86.

Elina G., Filimonova L., Klimanov V. Late Glacial and Holocene paleogeography of East Fennoscandia. *Climate and Environment changes of East Europe during Holocene and Late-Middle Pleistocene*. Moscow; 1995. P. 20–27.

Elina G., Filimonova L. Late glacial vegetation on the territory of Karelia. *Palaeohydrology of the temperate zone*. Vol. III. Mires and Lakes. Tallinn: Valgus; 1987. P. 53–69.

Elina G. A., Filimonova L. V. Russian Karelia. *Palaeoecological Events during the last 15000 Years. Regional Syntheses of Palaeoecological Studies of Lake and Mires in Europe*. 1996. P. 353–366.

Elina G. A., Klimanov V. A. Palaeoclimate of North-West of Russia in Holocene. *Doklady AN SSSR = Proceedings of AS USSR*. 1980;252(2):419–423. (In Russ.)

Elina G. A., Kuznetsov O. L. Biological productivity of mires of southern Karelia. *Statsionarnoe izuchenie bolot i zabolochennykh lesov v svyazi s melioratsiei = Field station studies of mires and paludified forests with melioration connection*. Petrozavodsk: Karelian Branch AS USSR; 1977. P. 105–123. (In Russ.)

Elina G. A., Kuznetsov O. L., Maksimov A. I. Structural and functional organization and dynamics of mire ecosystems of Karelia. Leningrad: Nauka; 1984. 128 p. (In Russ.)

Elina G. A., Lukashov A. D., Tokarev P. N. Vegetation and landscape mapping on the Holocene temporal cross-sections in Eastern Fennoscandia. St. Petersburg: Nauka; 2005. 112 p. (In Russ.)

Elina G. A., Lukashov A. D., Yurkovskaya T. K. Late Glacial and Holocene palaeovegetation and palaeogeography of Eastern Fennoscandia. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2000. 242 p. (In Russ.)

Elina G. A., Lukashov A. D., Yurkovskaya T. K. Late Glacial and Holocene palaeovegetation and palaeogeography of Eastern Fennoscandia. *The Finnish Environment*. 2010;4:1–304.

Elina G. A., Yurkovskaya T. K. Vegetation of Karelia on geobotanical and palaeovegetation maps. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2009. 136 p. (In Russ.)

Filimonova L. V. Vegetation dynamics in the Kostomuksha State Natura Reserve (Russia) and surrounding areas against changes in the natural environment during the Holocene. *Nature Conservation Research*. 2021;6(1): 98–115. doi: 10.24189/ncr.2021.019 (In Russ.)

Filimonova L. V., Klimanov V. A. Changes of quantitative data of paleoclimate in the middle taiga subzone of Karelia over the last 11000 years. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2005;8:112–120. (In Russ.)

Filimonova L. V., Lavrova N. B. Paleogeography of the Zaonezhye Peninsula in the late Pleistocene and Holocene. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2015;4:30–47. doi: 10.17076/bg22 (In Russ.)

Filimonova L. V., Lavrova N. B. The study of Lake Onego and its drainage basin paleogeography using a set of methods. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2017;10:86–100. doi: 10.17076/lim703 (In Russ.)

Galkina E. A. Aerial photography methods for studying landscape elements structure (on the example of mire landscapes). *Primenenie aerometodov v landshaftnykh issledovaniyakh = Application of aerial photography methods in landscape research*. Moscow-Leningrad; 1961. P. 84–104. (In Russ.)

Galkina E. A. Aerial photography methods for studying landscape elements structure (on the example of mire landscapes). *Primenenie samoleta pri geobotanicheskikh issledovaniyakh = Using a plane for vegetation studies*. Moscow; Leningrad; 1937. P. 65–73. (In Russ.)

Galkina E. A. Mire landscapes of Karelia and principles of their classification. *Torfyanye bolota Karelii = Peatlands of Karelia*. Petrozavodsk: Gosizdat Karel. ASSR; 1959. P. 3–48. (In Russ.)

Galkina E. A. The methods of using aerial photography in mire science. *Bot. Zhurn.* 1953;38(6):893–901. (In Russ.)

Grabovik S. I. Dynamics of linear increment of some species *Sphagnum* L. in different mire habitats of South Karelia. *Rastitel'nye resursy = Plant Resources*. 2002;4:62–68. (In Russ.)

Grabovik S. I. The dynamics of grass-Sphagna mesotrophic mire vegetation after melioration. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2005;8:155–162. (In Russ.)

Grabovik S. I., Kantserova L. V., Ananyev V. A. Changes in plant cover of a mire in Southern Karelia, Russia over 50 years following drainage. *Mires and Peat*. 2021;27:1–11.

Grabovik S. I., Kantserova L. V. Long-term monitoring of vegetation on drained mires of South Karelia (mesotrophic herb-sphagnum mire). *Ecologia = Ecology*. 2023;1:13–21. doi: 10.31857/S0367059723010067 (In Russ.)

Grabovik S., Nazarova L. Linear increment of *Sphagnum* mosses on Karelia mires (Russia). *Arctoa*. 2013;22:23–30.

Gromtsev A. N. et al. The scientific bases of the development of specially protected natural areas network in the Republic of Karelia. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2009. 112 p. (In Russ.)

Heikkilä R., Kuznetsov O., Lindholm T., Aapala K., Antipin V., Djatshkova T., Shevelin P. Complexes, vegetation, flora and dynamics of Kauhaneva mire system, western Finland. *The Finnish Environment* 489. Helsinki; 2001. 97 p.

Ignashov P. A., Kuznetsov O. L. Flora of small mires of middle taiga in Karelia and their role in biodiversity conservation. *Bot. Zhurn.* 2022;107(7):652–671. doi: 10.31857/S0006813622070055 (In Russ.)

Ignatov M. S. (ed.). Moss flora of Russia. Vol. 5. Hypopterygiales – Hypnales (Plagiotheciaceae – Brachytheciaceae. Moscow: KMK, 2020. 600 p. (In Russ.)

Ignatov M. S., Maksimov A. I., Fedorova A. V., Ignatova E. A. On the taxonomy of *Fontinalis gracilis* (Fontinalaceae, Bryophyta) and superficially similar species. *Nova Hedwigia*. 2020;150:243–264. doi: 10.1127/nova-suppl/2020/243

Ivchenko T. G., Znamenskiy S. R. Main ecological-geographical factors of mire vegetation syntaxa differentiation in Southern Urals. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. 2022;1093(1):012015. doi: 10.1088/1755-1315/1093/1/012015

- Kantserova L. V. Analysis of syntaxa in water-logged quarries and their ecological characteristics (Karelia). *Botan. Zhurn.* 2018;103(9):3–16. doi: 10.7868/S0006813618090107 (In Russ.)
- Kantserova L. V. Vegetation diversity in flooded quarries of Southern Karelia. *Bot. Zhurn.* 2015;100 (5): 467–478. doi: 10.1134/S0006813615050051 (In Russ.)
- Khokhlova T. Yu., Antipin V. K., Tokarev P. N. Specially protected natural areas of Karelia. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2000. 311 p. (In Russ.)
- Khuzhina Ya. Mires – main lungs our planet. *V mire nauki = In the World of Science.* 2022;3:63–71. (In Russ.)
- Kozlovskaya L. S., Medvedeva V. M., Pyavchenko N. I. Dynamics of organic matter in peat formation process. Leningrad: Nauka; 1978. 211 p. (In Russ.)
- Kravchenko A. V., Gnatiuk E. P., Kuznetsov O. L. Distribution and occurrence of vascular plants in floristic districts of Karelia. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2000. 75 p. (In Russ.)
- Kravchenko A. V., Kuznetsov O. L. Rare and threatened vascular plants of Karelia. *Rastitel'nyi mir Karelii i problemy ego okhrany = Vegetation world of Karelia and the problems of its protection.* Petrozavodsk; 1993. P. 92–107. (In Russ.)
- Kravchenko A. V., Kuznetsov O. L. Role of existing and planned protected areas in the Green Belt of Fennoscandia in conservation of nationally and regionally red-listed vascular plants. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS.* 2011;2:76–84. (In Russ.)
- Krutskikh N., Ryazantsev P., Ignashov P., Kabanen A. The spatial analysis of vegetation cover and permafrost degradation for a subarctic palsa mire based on UAS photogrammetry and GPR data in the Kola Peninsula. *Remote Sens.* 2023;15(7):1896. doi: 10.3390/rs15071896
- Kryshen' A. M., Polevoi A. V., Gnatiuk E. P., Kravchenko A. V., Kuznetsov O. L. Database of habitats (biotopes) of the Republic of Karelia. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS.* 2009;4:3–10. (In Russ.)
- Kryshen A., Titov A., Heikkilä R., Gromtsev A., Kuznetsov O., Lindholm T., Polin A. On the boundaries of the Green Belt of Fennoscandia. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS.* 2013;2:92–96.
- Kucherov I. B., Kutenkov S. A. Mesoeutrophic meadowsweet-tufted sedge and wolfsbane monkshood-meadowsweet peatmoss spruce forests of European Russia and the Urals. *Samarskaya Luka: problemy regional'noi i global'noi ekologii = Samarskaya Luka: Problems of Regional and Global Ecology.* 2021;30(2): 5–24. doi: 10.24412/2073-1035-2021-10387 (In Russ.)
- Kucherov I. B., Kutenkov S. A. Oligotrophic peatmoss spruce forests of European Russia and the Urals. *Bot. Zhurn.* 2019;104(1):12–40. doi: 10.1134/S000681361901006X (In Russ.)
- Kutenkov S. Vegetation of forested mires in the middle boreal subzone of Karelia. *The Finnish Environment* 38. Helsinki; 2012. P. 121–132.
- Kutenkov S., Chakov V., Kuptsova V. Topology, vegetation and stratigraphy of Far Eastern Aapa mires (Khabarovsk Region, Russia). *Land.* 2022;11(1):96. doi: 10.3390/land11010096
- Kutenkov S. A., Kozhin M. N., Golovina E. O., Kopeina E. I., Stoikina N. V. Polygonal patterned peatlands of the White Sea islands. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science.* 2018;138(1):012010. doi: 10.1088/1755-1315/138/1/012010
- Kutenkov S. A., Kozhin M. N., Golovina E. O. Dry cover peatlands on the islands of Kandalaksha Bay, White Sea. *Izvestiya RAN. Ser. Geogr. = Proceedings RAS. Ser. Geogr.* 2022;86(6):946–957. (In Russ.) doi: 10.31857/S2587556622060073
- Kutenkov S. A., Kozhin M. N. On palsa mires in Lapponia Ponojensis. *IX Galkinskije chteniya: Mat-ly konf. (Sankt-Peterburg, 5–7 fevralya 2018 g.) = Proceedings of the IX meeting in memoriam of E. A. Galkina (St. Petersburg, Feb. 5-7, 2018).* St. Petersburg; 2018. P. 121–124. (In Russ.)
- Kutenkov S. A., Kuznetsov O. L. Diversity and dynamics of paludified and mire forests of the European North of Russia. *Raznoobrazie i dinamika lesnykh ekosistem Rossii = Diversity and dynamics of forest ecosystems of Russia.* Moscow: KMK; 2013. (Part 2). P. 152–204. (In Russ.)
- Kutenkov S. A., Philippov D. A. Aapa mire on the southern limit: A case study of the Vologda Region (north-western Russia). *Mires and Peat.* 2019;24:1–20. doi: 10.19189/MaP.2018.OMB.355
- Kuznetsov O. L. Analysis of mire flora of Karelia. *Bot. Zhurn.* 1989;74(2):153–167. (In Russ.)
- Kuznetsov O. L. Classification of peat deposits in Karelia. *Bolotnye ekosistemy Evropeiskogo Severa = Mire ecosystems of the European North.* Petrozavodsk: Karelian Branch AS USSR; 1988. P. 143–163. (In Russ.)
- Kuznetsov O. L. Diversity of herb-Sphagnum rich-fen communities in north European Russia. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science.* 2022;1093:012011. doi: 10.1088/1755-1315/1093/1/012011
- Kuznetsov O. L. (ed.). Biodiversity, dynamics and resources of mire ecosystems of Eastern Fennoscandia. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS.* 2005;8:1–178. (In Russ.)
- Kuznetsov O. L. (ed.). Dynamics of mire ecosystems of Northern Eurasia in the Holocene: Proceedings Intern. symposium (Petrozavodsk, Oct. 5–9, 1998). Petrozavodsk: KarRC RAS; 2000. 77 p. (In Russ.)
- Kuznetsov O. L. (ed.). Study methods of mire ecosystems of taiga zone. Leningrad: Nauka; 1991. 128 p. (In Russ.)
- Kuznetsov O. L. Ecological-floristical classification of mire Sphagnum communities. *Metody issledovaniya bolotnykh ekosistem taezhnoi zony = Methods of studying mire ecosystems in taiga zone.* Leningrad: Nauka; 1991. P. 2–24. (In Russ.)
- Kuznetsov O. L. Main methods of mire vegetation classification. *Aktual'nye problemy geobotaniki: III Vserossiiskaya shkola-konferentsiya. Lektsii = Topical problems of geobotany. III All-Russian school-conference. Lectures.* Petrozavodsk; 2007. P. 241–269. (In Russ.)

- Kuznetsov O. L. Structure and dynamics of plant cover of mire ecosystems of Karelia: Summary of DSc (Dr of Biol.) thesis. Petrozavodsk; 2006. 53 p. (In Russ.)
- Kuznetsov O. L. The diversity of mire massif types in the boreal zone of European Russia. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. 2018;138(1):012011. doi: 10.1088/1755-1315/138/1/012011
- Kuznetsov O. L. Topological-ecological classification of mire vegetation of Karelia (ombrotrophic and oligotrophic communities). *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2005;8:15–46. (In Russ.)
- Kuznetsov O. L. Tulos National Park: Proposals. Tasis Project ENVRUS 9704. Petrozavodsk; 2001. 58 p.
- Kuznetsov O. L., Antipin V. K., Grabovik S. I., Dyachkova T. Yu., Tokarev P. N. Plant resources of mires in Karelia. *Fundamental'nye osnovy upravleniya biologicheskimi resursami = Fundamental grounds of biological resources management*. Moscow: KMK; 2005. P. 195–202. (In Russ.)
- Kuznetsov O., Boychuk M., Dyachkova T. Mire ecosystems and bryoflora of the proposed Kalevala National Park. *Biodiversity of old-growth forests and its conservation in northwestern Russia. Regional Environmental Publications 158*. Oulu; 2000. P. 65–102.
- Kuznetsov O. L., Dyachkova T. Yu. Rare and protected vascular plants of Karelia mires. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2005;8:133–137. (In Russ.)
- Kuznetsov O., Heikkilä R., Lindholm T., Mäkilä M., Filimonova L. Holocene vegetation dynamics and carbon accumulation of two mires in Friendship Park, eastern Finland. *The Finnish environment*. 2012;38:91–112.
- Kuznetsov O. L., Yudina V. F. (eds.). Biodiversity, dynamics and conservation of mire ecosystems of Eastern Fennoscandia. Petrozavodsk: KarRC RAS; 1998. 167 p. (In Russ.)
- Lindholm T., Vasander H. Mire utilization and ecological studies in Karelian ASSR, USSR: a review. *Suo*. 1983;4-5:99–110.
- Lopatin V. D. (ed.). Ecological-biological particularity and productivity of mire plants. Petrozavodsk: Karelian Branch AS USSR; 1982. 209 p. (In Russ.)
- Lopatin V. D. (ed.). Mire ecosystems of the European North. Petrozavodsk: Karelian Branch AS USSR; 1988. 206 p. (In Russ.)
- Lopatin V. D. (ed.). Mires of European North of the USSR. Structure, genesis, and dynamics. Petrozavodsk: Karelian Branch AS USSR; 1980. 237 p. (In Russ.)
- Lopatin V. D. (ed.). Studies of plant cover in the Karelian ASSR. Petrozavodsk: Karelia; 1971. 207 p. (In Russ.)
- Lopatin V. D. Types of soil moisture regimes and their general ecological implications. *Ekologiya = Russian Journal of Ecology*. 1993;2:82–85.
- Lopatin V. D., Shcherbakov N. M. (eds.). Ecology, productivity and biochemical composition of medicinal and berries plants of forests and mires in Karelia. Petrozavodsk: Karelian Branch AS USSR; 1979. 167 p. (In Russ.)
- Lopatin V. D., Shcherbakov N. M. (eds.). Resources of berry and medicinal plants and methods of their study. Petrozavodsk: Karelian Branch AS USSR; 1975. 160 p.
- Lopatin V. D., Yudina V. F. (eds.). Integrated research of mire vegetation in Karelia. Petrozavodsk: Karelian Branch AS USSR; 1982. 190 p. (In Russ.)
- Lopatin V. D., Yudina V. F. (eds.). Principles and methods of rational use of wild plants. Petrozavodsk: Karelian Branch AS USSR; 1989. 167 p. (In Russ.)
- Lopatin V. D., Yudina V. F. (eds.). Problems of mire plants, mire habitats and peat deposits. Petrozavodsk: Karelian Branch AS USSR. 1985. 190 p. (In Russ.)
- Lopatin V. D., Yudina V. F. (eds.). Structure of vegetation and resources of mires in Karelia. Petrozavodsk: Karelian Branch AS USSR; 1983. 178 p. (In Russ.)
- Maksimov A. I. Agrochemical description of peat types in Karelia. *Bolotnye ekosistemy Evropeiskogo Severa = Mire ecosystems of the European North*. Petrozavodsk: Karelian Branch AS USSR; 1988. P. 163–179. (In Russ.)
- Maksimov A. I. Moss flora of mires in Karelia and its analysis. *Floristicheskie issledovaniya v Karelii = Floristical research in Karelia*. Petrozavodsk: Karelian Branch AS USSR; 1988. P. 35–62. (In Russ.)
- Maksimov A. I. Review of *Sphagnum* species (Sphagnaceae, Bryophyta) from Asian Russia. I. Subgenus Subsecunda. *Proceedings of the International Meeting on the Biology of Sphagnum (St. Petersburg; Khanty-Mansiysk, July 28 – August 11, 2016)*. Tomsk; 2016. P. 41–44.
- Maksimov A. I. *Sphagnum imbricatum* complex (Sphagnaceae, Bryophyta) in Russia. *Arctoa*. 2007;16(1):25–34. doi: 10.15298/arctoa.16.04
- Maksimov A. I., Boychuk M. A. Diversity of mosses in operating and planned protected areas in the Karelian part of the Green Belt of Fennoscandia. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2011;(2):100–106. (In Russ.)
- Maksimov A. I., Fedorova A. V., Ignatov M. S. *Fontinalis dichelymoides* (Fontinalaceae, Bryophyta), a new species for the moss flora of Russia. *Arctoa*. 2018;27:203–207. doi: 10.15298/arctoa.27.18
- Maksimov A. I., Ignatova E. A. *Sphagnum alaskense* (Sphagnaceae, Bryophyta), a new species for Russia. *Arctoa*. 2008;17:109–112. doi: 10.15298/arctoa.17.09
- Maksimov A. I., Maksimova T. A., Boychuk M. A. Mosses in protected areas. *Biotic diversity of Karelia: Conditions of formation, community and species*. Petrozavodsk; 2003. P. 89–102.
- Maksimov A. I., Potemkin A. D., Hokkanen T. J., Maksimova T. A. Bryophytes of fragmented old-growth spruce forest stands of the North Karelian Biosphere Reserve and adjacent areas of Finland. *Arctoa*. 2003;12: 9–23. doi: 10.15298/arctoa.12.02
- Maksimov A. I., Zolotov V. I. To moss flora of the Paanajarvi National Park (Republic of Karelia). *Novosti sistematiki nizshikh rastenii = Novitates Systematicae Plantarum non Vascularium*. 2010;44:341–348. (In Russ.)
- Mäkilä M., Säävuori H., Kuznetsov O., Grundström A. Suomen sojen ikä ja kehitys. *Geologian Tutkimuskeskus. Turvetutkimusraportti 443*. 2013. 67 p.
- Masing V. V. Topical issues of classification and terminology in mire science. *Tipy bolot SSSR i printsipy ikh klassifikatsii = Mire types of the USSR and principles their classification*. Leningrad: Nauka; 1974. P. 6–12. (In Russ.)

Mire ecosystems in Northern Europe: Diversity, dynamics, carbon balance, resources, and conservation. *Proceedings of Intern. symposium (Petrozavodsk, August 30 – September 3, 2005)*. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2006. 396 p. (In Russ.)

Mires of Northern Eurasia: Biodiversity, dynamics, and management. *Abstract of Intern. symposium (Petrozavodsk, Sept. 2–5, 2015)*. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2015. 115 p. (In Russ.)

Mironov V. L. Cloud cover disrupts the influence of the lunar cycle on the growth of peat moss *Sphagnum riparium*. *Environmental and Experimental Botany*. 2022;194:104727. doi: 10.1016/j.envexpbot.2021.104727

Mironov V. L., Grabovik S. I., Ignashov P. A., Kantserova L. V. Geotropic curvatures of *Sphagnum*: environmental features of their genesis and trial application for estimation shoot length increment. *Arctoa*. 2016;25(2):353–363. doi: 10.15298/arctoa.25.27

Mironov V. L., Kondratev A. Y., Mironova A. V. *Sphagnum* growth as an indicator of wavelength-specific UV-B penetration through the ozone layer. *Ecological Indicators*. 2020;116:106430. doi: 10.1016/j.ecolind.2020.106430

Moen A. Introduction: Regionality and conservation of mires. *Gunneria*. 1995;70:11–22.

Muurinen T., Timonen E., Urvás L., Vasander H. Suoseuran opintoretkeily Neuvosto-Karjalaan. *Suo*. 1991;3-4:71–83.

Nesterenko I. M. (ed.). Biological resources of the Kostomuksha region, the ways of their use and conservation. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR; 1977. 191 p. (In Russ.)

Nitsenko A. A., Lepin L. Ya. (eds.). Peatlands of Karelia. Petrozavodsk: Karelian Branch AS USSR; 1959. 160 p. (In Russ.)

Orlov E. D. Ground water nutrition on forest melioration objects in Karelia. Leningrad: Nauka; 1991. 164 p. (In Russ.)

Påhlsson L. (ed.). Vegetationstyper i Norden. *TemaNord*: 665. Kopenhagen; 1994. 627 p.

Pastukhov A. V., Marchenko-Vagapova T. I., Kaverin D. A., Kullzhskii S. P., Kuznetsov O. L., Panov V. S. Dynamics of peat plateau near the southern boundary of the East European permafrost zone. *Eurasian Soil Science*. 2017;50(5):526–538. doi: 10.1134/S1064229317030097

Peat bogs in the Karelian ASSR: As of 1 Jan. 1977. Ministry of Geology of the RSFSR, Trust *Geoltorfrazvedka*. Moscow; 1979. 636 p. (In Russ.)

Peat found of the RSFSR. Karelian ASSR. Moscow: Main department of Peat found SM RSFSR, Karelian Branch AS USSR; 1957. 200 p. (In Russ.)

P'yavchenko N. I. (ed.). Field station studies of mires and paludified forests in connection with melioration. Petrozavodsk: Karelian Branch AS USSR; 1977. 152 p. (In Russ.)

P'yavchenko N. I. (ed.). Main principles of mire biogeocoenoses study. Leningrad: Nauka; 1972. 120 p. (In Russ.)

P'yavchenko N. I. (ed.). Mires of Karelia and ways of their usage. Petrozavodsk: Karelian Branch AS USSR; 1971; 188 p. (In Russ.)

P'yavchenko N. I. (ed.). Problems of integrated mire study. Petrozavodsk: Karelian Branch AS USSR; 1973. 180 p. (In Russ.)

P'yavchenko N. I. (ed.). Ways of study and using of mires in the north-west of the European part of the USSR. Leningrad: Nauka; 1974. 195 p. (In Russ.)

P'yavchenko N. I. Forest mire science. Moscow: AS SSSR; 1963. 192 p. (In Russ.)

P'yavchenko N. I. On the scientific bases of mire biogeocoenoses classification. *Tipy bolot SSSR i printsipy ikh klassifikatsii = Mire types of the USSR and principles of their classification*. Leningrad: Nauka; 1974. P. 35–43. (In Russ.)

P'yavchenko N. I., Kolomytsev V. A. Impact of forest melioration on forest landscapes in Karelia. *Bolotnolesnye sistemy Karelii i ikh dinamika = Mire-forests systems of Karelia and their dynamics*. Leningrad: Nauka; 1980. P. 52–77. (In Russ.)

Ramenskaya M. L. (ed.). Mires and paludified lands of Karelia. Petrozavodsk: Karel. kn. izd-vo; 1964 171 p. (In Russ.)

Red Data Book of East Fennoscandia. Ministry of the Environment, Finnish Environment Institute, Botanical Museum, Finnish Museum of Natural History. Helsinki; 1998. 351 p.

Red Data Book of Karelia. Ministry of Ecology and Natural Resources of the Republic of Karelia; eds. A. V. Artem'ev et al. Petrozavodsk: Karelia; 1995. 286 p. (In Russ.)

Red Data Book of Republic Karelia. Ministry of Agriculture, Fisheries and Ecology of the Republic of Karelia; eds. A. V. Artem'ev et al. Petrozavodsk: Karelia; 2007. 368 p. (In Russ.)

Red Data Book of the Republic of Karelia. Ed. O. L. Kuznetsov. Belgorod: Konstanta; 2020. 448 p. (In Russ.)

Studies of mire ecosystems of Fennoscandia: Materials of the Soviet-Finnish Symposium, 28-31 May, 1990. Petrozavodsk: KarRC RAS; 1991. 120 p.

Talanov A. V., Drozdov S. N., Kurets V. K., Grabovik S. I., Popov E. G. Study of CO₂-exchange as an indicator of ecological and physiological description of *Sphagnum* mosses. *Dinamika bolotnykh ekosistem Severnoi Evrazii v golotsene = Dynamics of mire ecosystems of Northern Eurasia in the Holocene*. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2000. P. 70–72. (In Russ.)

Tarasov P. E., Guiot J., Cheddadi R., Andreev A. A., Bezusko L. G., Blyakharchuk T. A., Dorofeyuk N. I., Filimonova L. V., Volkova V. S., Zernitskaya V. P. Climate in northern Eurasia 6000 years ago reconstructed from pollen data. *Earth and Planetary Science Letters*. 1999;171:635–645. doi: 10.1016/S0012-821X(99)00171-5

Tokarev P. N. The development of method for designation of main mire types from space images with using data of land surface and distant sampling based on GIS-technologies. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2005;8:65–78. (In Russ.)

Tsinzerling Yu. D. Plant cover geography of the north-west of the European part of the USSR. Leningrad: AN SSSR; 1932. 376 p. (In Russ.)

Tsinzerling Yu. D. Mire vegetation. *Rastitel'nost' SSSR = Vegetation in the USSR*. Vol. 1. Moscow-Leningrad: AN SSSR; 1938. P. 355–428. (In Russ.)

- Turunen J., Rätty A., Kuznetsov O., Maksimov A., Shevelin P., Grabovik S., Tolonen K., Pitkänen A., Turunen C., Meriläinen J., Junger H. Development history of Patvinsuo mire, Eastern Finland. *Nature Protection Publications of the Finnish Forest and Park Service. Series A.* 2002;138:1–73.
- Vakhrameeva Z. M., Yudina V. F., Maksimova T. A., Tokarev P. N. Cranberry in Karelia. Petrozavodsk: Karelian Branch AS USSR; 1986. 208 p. (In Russ.)
- Vasander H., Lindholm T. Use of mires for agricultural, berry and medical plant production in Soviet Karelia. *Suo.* 1987;38:37–44.
- Vegetation map of mires in the Karelian ASSR. Manuscript. Collections of the Institute of Biology, KarRC RAS. Petrozavodsk; 1968. 2 л. (In Russ.)
- Volkova L. A., Maksimov A. I. The list of mosses of Karelia. *Rastitel'nyi mir Karelii i problemy ego okhrany = Vegetation world of Karelia and the problems of its protection.* Petrozavodsk: KarRC RAS; 1993. P. 57–91. (In Russ.)
- Vozbrannaya A., Antipin V., Sirin A. After wildfires and rewetting: Results of 15+ years' monitoring of vegetation and environmental factors in cutover peatland. *Diversity.* 2023;15:3. doi: 10.3390/d15010003
- Wohlfarth B., Brunnberg L., Filimonova L., Bennike O., Björkman L., Lavrova N., Demidov I., Possnert G. Late-glacial and Early-Holocene environmental and climatic change at Lake Tambichozero, Southeastern Russian Karelia. *Quaternary Research.* 2002;58:261–272. doi: 10.1006/qres.2002.2386
- Wohlfarth B., Schwark L., Bennike O., Filimonova L., Tarasov P., Björkman L., Demidov I., Possnert G. Unstable early-Holocene climatic and environmental conditions in northwestern Russia derived from a multidisciplinary study of a lake-sediment sequence from Pichozero, southeastern Russian Karelia. *The Holocene.* 2004;14(5):732–746. doi: 10.1191/0959683604hl751rp
- Yudina V. F., Kholoptseva N. P., Libman L. A. Useful plants of Karelia. Leningrad: Nauka; 1988. 280 p. (In Russ.)
- Yudina V. F., Maksimova T. A. Seasonal development of mire plants. Petrozavodsk: KarRC RAS; 1993. 168 p. (In Russ.)
- Yurkovskaya T. K. A short review of mire vegetation of middle Karelia. *Torfyanye bolota Karelii = Peatlands of Karelia.* Petrozavodsk: Karelian Branch AS USSR; 1959. P. 108–124. (In Russ.)
- Yurkovskaya T. K. Geography and cartography of mire vegetation in European Russia and adjacent territories. St. Petersburg: BIN RAN; 1992. 256 p. (In Russ.)
- Yurkovskaya T. K. Mires. *Rastitel'nost' evropeiskoi chasti SSSR = Vegetation in the European part of the USSR.* Leningrad: Nauka; 1980. P. 300–345. (In Russ.)
- Yurkovskaya T. Mire system typology for use in vegetation mapping. *Gunneria.* 1995. Vol. 70. P. 67–72.
- Yurkovskaya T. K. On some principles of constructing the legend of the vegetation map of mires. *Geobotanicheskoe kartografirovanie = Geobotanical map production.* Moscow-Leningrad: Nauka; 1968. P. 44–51. (In Russ.)
- Yurkovskaya T. K. On undulating-plain mire systems in northern Karelia. *Bot. Zhurn.* 1969;54(5):706–711. (In Russ.)
- Yurkovskaya T. K., Elina G. A. Mapping analysis of mires of North-East of Karelia. *Bioraznoobrazie, dinamika i resursy bolotnykh ekosistem Vostochnoi Fennoskandii. Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Biodiversity, dynamic and resources of mires ecosystems of Eastern Fennoscandia. Transactions of Karelian Research Centre RAS.* 2005;8:6–14. (In Russ.)
- Znamenskiy S. R. Grasslands. *Biotic diversity of Karelia: conditions of formation, communities and species.* Petrozavodsk: KarRC RAS; 2003. P. 64–68.
- Znamenskiy S. R. Meadows in Zaonezhye. *Reports of Finnish Environment.* 2014;40:147–152.
- Znamenskiy S., Ivchenko T. From mountains to plains: Ecological structure of the South Ural (Russia) fen vegetation. *Wetlands.* 2018;38(6):1269–1283. doi: 10.1007/s13157-018-1048-z

Поступила в редакцию / received: 25.04.2023; принята к публикации / accepted: 11.05.2023.
Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов / The author declares no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Кузнецов Олег Леонидович

д-р биол. наук, главный научный сотрудник лаборатории болотных экосистем

e-mail: kuznetsov@krc.karelia.ru

CONTRIBUTOR:

Kuznetsov, Oleg

Dr. Sci. (Biol.), Chief Researcher, Laboratory of Mire Ecosystems

УДК 061.62 : 59 + 639.11/.16

НАПРАВЛЕНИЯ РАЗВИТИЯ И ИТОГИ НАУЧНОЙ ШКОЛЫ ПРОМЫСЛОВОЙ ЗООЛОГИИ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РАН

К. Ф. Тирронен*, П. И. Данилов

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

В статье представлены сведения об истории становления и эволюции карельской школы промысловой зоологии, о ее основоположнике и членах научного коллектива, о наиболее важных элементах формирования, результатах и направлениях развития. Регион, на который преимущественно распространяется деятельность коллектива, это Северо-Запад России. Однако, безусловно, основной полигон проведения работ, сбора данных, отработки методов, реализации программ мониторинговых исследований – Республика Карелия. Исследование фауны промысловых зверей Карелии ведется давно, при этом наиболее активный этап начинается с середины XX в. и продолжается в настоящее время. Территория региона – тайга, здесь встречаются виды, принадлежащие к европейскому и сибирскому комплексам, животные южного и арктического происхождения, а также виды-убиквисты. Некоторые охотничьи звери были акклиматизированы в Карелии с целью обогащения охотничьей фауны. Таким образом, практически все разнообразие птиц и млекопитающих как республики, так и окружающих ее регионов Европейского Севера России и Фенноскандии стало предметом пристального изучения и мониторинга коллектива лаборатории и легло в основу формирования школы промысловой зоологии Института биологии Карельского научного центра РАН.

Ключевые слова: исследования; териофауна; млекопитающие; охотничьи животные; динамика; популяции; Восточная Фенноскандия; Северо-Запад России

Для цитирования: Тирронен К. Ф., Данилов П. И. Направления развития и итоги научной школы промысловой зоологии Института биологии Карельского научного центра РАН // Труды Карельского научного центра РАН. 2023. № 3. С. 76–91. doi: 10.17076/eco1779

K. F. Tirronen*, P. I. Danilov. DEVELOPMENT LINES AND RESULTS OF THE SCIENCE SCHOOL IN GAME ANIMAL ZOOLOGY AT THE INSTITUTE OF BIOLOGY OF THE KARELIAN RESEARCH CENTRE OF THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES

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

The article relates the history of the foundation and growth of the Karelian school in game animal zoology, tells about the founder and members of the scientific team, presents the

most important elements of its formation, results, and development lines. Geographically, the team's activities mostly cover Northwest Russia. However, the main ground for carrying out work, collecting data, testing methods, and implementing monitoring programs is certainly the Republic of Karelia. The fauna of game animals has been studied in Karelia for a long time, but the most active stage begins in the mid-20th century and continues till now. The study area is a boreal region inhabited by species belonging to the European and Siberian complexes, animals of southern and arctic origin, as well as ubiquitous species. Some game animals have been acclimatized in Karelia to enrich the game fauna. Thus, almost the entire diversity of birds and mammals, both inside the republic and in the surrounding regions of North European Russia and Fennoscandia, has been scrutinized and monitored by the laboratory staff and forms the basis for the science school in game animal zoology at the Institute of Biology of the Karelian Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences.

Keywords: research; theriofauna; mammals; game animals; population dynamics; populations; Eastern Fennoscandia; Northwest Russia

For citation: Tirronen K. F., Danilov P. I. Development lines and results of the science school in game animal zoology at the Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2023. No. 3. P. 76–91. doi: 10.17076/eco1779

Введение

Природа Карело-Мурманского края, ее тысячелетняя история от ледяного покрова до современного антропогена самим своим существованием предопределили возникновение здесь лаборатории зоологии, а в ее составе – такого направления исследований, как промысловая териология.

Раскрывая историю становления научной школы, следует начать с источников уникальных данных, не имеющих авторства, но сыгравших большую роль и ставших надежным основанием при формировании научных поисков многих поколений зоологов.

Исходными «записями» о фауне охотничьих животных региона, безусловно, можно считать петроглифы, или наскальные рисунки на берегах Онежского озера, Белого моря и в некоторых местах тундр Кольского полуострова. Предполагается, что возраст наиболее ранних изображений зверей на скалах, обнаруженных в Карелии, около шести тысяч лет.

Уникальный источник информации о животном населении карельской земли – это археологические находки. Среди них удивительные и редкие по красоте скульптурные мини-произведения из камня и кости, изображающие зверей, а также не менее информативные, хотя и далеко не художественные фрагменты костей животных, в том числе и среди кухонных остатков на стоянках неолитического человека.

Благодаря работе наших выдающихся предшественников А. А. Иностранцева, В. И. Равдоникаса, А. М. Линевского, Н. Н. Гуриной, Н. К. Верещагина, Ю. А. Савватеева, исследовавших

стоянки людей времен палео- и неолита, мы получили первые зоогеографические данные о нашем крае. Уже тогда обычными и широко распространенными видами были лось, северный олень, бурый медведь, бобр, заяц-беляк, волк, лисица, куница. Можно предположить, что южных пределов Карелии достигали и кабаны, поскольку их костные остатки были обнаружены А. А. Иностранцевым при раскопке стоянок неолитического человека в Южном Приладожье.

Названные источники позволяют заключить, что фауна охотничьих животных Карелии еще 6–5 тысяч лет до нас носила таежный характер, здесь преобладали виды, составляющие основу среднетаежной фауны, а большинство из них и поныне населяют территорию Карелии.

Исследования охотничьих животных в Карелии

Начало натурального познания животного населения Карело-Мурманского края было положено Н. Я. Озерецковским, опубликовавшим свои наблюдения в отчете «Путешествие по озерам Ладожскому и Онежскому» [1792]. Это и были первые печатные материалы о фауне края. В отчете содержатся данные не только о составе фауны, но и об особенностях распределения животных, их поведении, способах добычи и размерах использования.

Путешествие Н. Я. Озерецковского частично повторил профессор К. Ф. Кесслер летом 1866 года. Его капитальная работа «Материалы для познания Онежского озера и Обонежского края, преимущественно в зоологическом отношении» [1868] содержит также и заметки о

видовом составе, численности, распределении и хозяйственном значении охотничьих зверей и птиц Олонецкой губернии. Вскоре после К. Ф. Кесслера, летом 1871 года, зоологические исследования в Олонецкой губернии организовал ученый-энциклопедист И. С. Поляков [1873]. Он работал на восточном побережье Онежского озера и в районе Водлозера. Ему принадлежат и первые зоогеографические заметки, основанные на анализе происхождения фауны млекопитающих.

Весьма подробные сведения о добыче диких животных и торговле их шкурами приводятся в отчетах губернских статистических комитетов, регулярно публиковавшихся в Олонецких ведомостях. Эти данные обработал С. И. Благовещенский и опубликовал в 1912 году в большом очерке об охоте и охотничьем промысле в Олонецком крае [Благовещенский, 1912].

В дальнейшем в публикациях разных авторов, вышедших в свет после Первой мировой войны, затрагиваются преимущественно вопросы промысловой охоты, заготовки пушнины, добычи крупных зверей, обсуждаются данные охотничьей статистики, поднимаются проблемы катастрофического сокращения численности лося и северного оленя.

В те же годы в стране начинается активная кампания по обогащению фауны охотничьих животных путем акклиматизации новых видов пушных зверей. Территория Карелии стала одной из первых, где в самом начале 1930-х годов выпустили сначала ондатру, а вскоре и американскую норку. Особенности экологии новых видов, ход их акклиматизации, некоторые вопросы биоценологических взаимоотношений животных стали предметом внимания ученых и нашли отражение в публикациях Г. А. Новикова, М. Я. Марвина, Н. М. Михеля. В конце 1930-х годов появляется обзорная статья Ю. А. Исакова [1939], посвященная в основном охотничьим зверям. В ней обсуждаются изменение распространения ряда видов, находящихся на пределе ареала, причины этих изменений, приводится список млекопитающих Северной и Средней Карелии и некоторые заметки по их биологии.

Зоологические исследования в Карелии и на смежных территориях значительно расширились после создания Карело-Финского государственного университета (1 сентября 1940 г.). Изучение животного мира в нем организовал и возглавил Михаил Яковлевич Марвин. В те годы начались широкие эколого-фаунистические исследования главным образом на Белом море и в южных районах Карелии; специальное внимание уделялось изучению экологии нового вида – ондатры.

Становление и развитие научной школы

В 1946 году в Петрозаводске создается Карело-Финская научно-исследовательская база Академии наук Советского Союза (в последующем Карельский филиал АН СССР, ныне Карельский научный центр РАН). Сектор зоологии появляется в его составе в том же году, и первым руководителем становится профессор Иван Федорович Правдин. С этого времени начинаются планомерные экспедиционные и стационарные исследования диких животных республики, в том числе и охотничьих зверей. Их результаты изложены в сериях публикаций М. Я. Марвина, Н. Т. Золотарева, Л. П. Никифорова, О. И. Семенова-Тян-Шанского, С. У. Строганова, Л. А. Гибет, А. Н. Сегалю, Э. В. Ивантера.

В 1968 г. Э. В. Ивантер и М. Я. Марвин подвели некоторые итоги изучения фауны наземных позвоночных Карелии [Ивантер, Марвин, 1968]. Они раскрыли в очерке основные цели направления исследований, отдавая при этом должное исполнителям работ.

Наиболее значимые результаты исследований, достигнутые в изучении териофауны Карелии в 1940–60-е годы, нашли отражение в основательных публикациях. Прежде всего это «Определитель млекопитающих Карелии» С. У. Строганова [1949], «Животный мир Карело-Финской ССР» М. Я. Марвина [1951] и его же монография «Млекопитающие Карелии» [1959]. Вслед за тем выходит коллективная монография «Северный олень в Карельской АССР» [1962]. Большинство глав в ней написаны А. Н. Сегалем, сама же книга и сейчас остается одной из лучших, посвященных лесному северному оленю и оленеводству в европейской тайге. В 1965 году Э. В. Ивантер защищает кандидатскую диссертацию «Фауна охотничьих животных Карелии, пути ее обогащения и рационального использования». В конце 1960-х годов он публикует серию очерков, посвященных кроту, белке, зайцу-беляку, кунице, лисице, и совместно с известным на севере охотоведом Г. А. Троицким издает книгу «Охотничьи богатства северных лесов» [1967]. Немного позже выходят в свет книги Г. А. Троицкого «Лоси Карелии» [1972] и Г. Г. Сосновского «По медвежьему следу» [1970]. Последняя скорее относится к художественным произведениям, однако содержит описание повадок зверей, охоты на них, сделанное профессионалом с великолепным знанием предмета.

Одновременно в 1950-е и 1960-е годы на юге Карелии активно работают сотрудники Западного отделения ВНИИОЗ: М. П. Альшуль, Н. В. Проворов, В. Ф. Морозов, Е. З. Когтева, О. С. Русаков. Их внимание было сосредоточено

прежде всего на изучении хода акклиматизации ондатры, речного бобра, оценке ресурсов охотничьих животных, их промысле. В последующем эти данные вошли в коллективную монографию «Охотничьи звери и их промысел» [1970], а также в книгу Н. К. Верещагина и О. С. Русакова «Копытные Северо-Запада СССР» [1979].

Продвигаясь ближе по временной шкале и освещая историю научного подразделения Института биологии, в котором начала формироваться научная школа, важно отметить, что 2 февраля 1960 г. постановлением Бюро отделения биологических наук АН СССР «Об изменении структуры биологических учреждений Карельского филиала АН СССР» секторы были переименованы в лаборатории, и одной из них стала лаборатория зоологии.

В 1971 году лабораторию зоологии возглавил Петр Иванович Данилов (рис. 1). В эти и последующие годы ее сотрудники ведут широкие экспедиционные работы по всей Карелии и на смежных территориях Мурманской, Архангельской, Вологодской и Ленинградской областей. Мониторинговые зоологические исследования были начаты на опорном пункте в д. Терусельга, а несколько позднее перенесены в связи с созданием стационара в д. Каскеснаволок (Пряжинский район Карелии) (рис. 2).



Рис. 1. Основоположник карельской школы промысловой зоологии – профессор, д. б. н. Петр Иванович Данилов

Fig. 1. The founder of the Karelian school of commercial zoology – professor, Doctor (DSc) of Biology Petr Ivanovich Danilov



Рис. 2. Делегация финских коллег на стационаре лаборатории зоологии в д. Каскеснаволок (Пряжинский район). Слева направо: П. И. Данилов, Т. Nygren, К. Nygren, В. Г. Анненков, В. В. Белкин, Г. И. Пертяков

Fig. 2. A delegation of Finnish colleagues at the station of the Laboratory of Zoology in the village of Kaskesnavolok (Pryazhinsky District). From left to right: P. I. Danilov, T. Nygren, K. Nygren, V. G. Annenkov, V. V. Belkin, G. I. Pertyakov

Район исследований представляет собой участок средней тайги с выраженной антропогенной трансформацией биотопов. Вместе с тем здесь представлены и старовозрастные леса, болота, водоемы разных типов. Объекты исследований – фоновые, редкие и промысловые птицы и млекопитающие. Первостепенными вопросами изучения становятся: биотопическое распределение животных, динамика численности и определяющие ее факторы, освоение животными пространства, биоценотические связи, разрабатываются вопросы управления популяциями и их сохранения. Студенты и аспиранты ПетрГУ, Кировской сельскохозяйственной академии, Петербургской лесотехнической академии, а также университетов Финляндии, Германии, Казахстана и других вузов России и зарубежья проходят практику и ведут здесь самостоятельные исследования.

В 1970-е годы появляются и другие опорные пункты лаборатории – орнитологический стационар «Маячино» на Ладожском озере (Олонецкий район), общий зоологический в Заонежье (д. Терехово, Медвежьегорский р-н). На них организуются регулярные исследования мониторингового характера по всем видам наземных позвоночных животных.

Инициатором развертывания исследований в области промысловой зоологии, ставших со временем научным направлением и оформившихся в школу промысловой зоологии в Институте биологии КарНЦ РАН, стал заведующий лабораторией зоологии П. И. Данилов. Свой путь в науке он начал в Ленинградской лесотехнической академии, которую окончил в 1961 г., затем была аспирантура на кафедре зоологии наземных позвоночных в Ленинградском университете. Становление П. И. Данилова как ученого произошло под влиянием и в ходе непосредственного общения с Г. А. Новиковым, Г. А. Троицким, Г. Л. Рутилевским, Г. Н. Ворониным, которых он и по прошествии десятилетий искренне считает своими учителями. В эти годы приобретался опыт будущего ученого, формировались мировоззрение и характер настоящего полевика.

Первая научная экспедиция, участником которой стал студент Петр Данилов, проходила в Псковской области, где проводились учеты полуводных млекопитающих и общее охоторганизационное обследование территории. Далее последовала экспедиция в Арктику, на Новосибирские о-ва. Здесь на о. Фадеевском препаратор П. Данилов обрабатывал тушки птиц и млекопитающих, участвуя в создании коллекций фауны архипелага. Полевая практика в студенческие годы проходила также в Коми АССР, в Карелии и областях Северо-Запада России:

целью ее было изучение экологии и результатов реакклиматизации речных бобров. Это в итоге вылилось в дипломную работу «Реакклиматизация речного бобра на Северо-Западе СССР и его влияние на лесную растительность». Затем был период увлечения одной из самых интересных групп животных – семейством куньих, вылившийся в целенаправленные исследования с акцентом на изучение особенностей размножения этой своеобразной группы, что и завершилось успешной защитой в 1968 г. кандидатской диссертации «Биология и хозяйственное значение куньих в Карелии».

В эти и последующие годы уже с помощью замечательных помощников – молодых сотрудников лаборатории, выпускников ПетрГУ собраны серьезные материалы по экологии охотничьих зверей Северо-Запада России и смежных территорий.

Работая в Институте биологии, П. И. Данилов проявляет многогранные таланты ученого, организатора, разностороннего специалиста, исследователя с развитой научной интуицией и тонкого знатока северной природы. Активная, целенаправленная работа принесла Петру Ивановичу признание и заслуженный авторитет. Широкую известность получили его монографии «Куньи Северо-Запада СССР» [1976] и «Хищные звери Северо-Запада СССР» [1979] в соавторстве с И. Л. Тумановым и О. С. Русаковым, а также участие в коллективных видовых монографических сводках по волку, медведям, рыси, лосю, в создании Красных книг Карелии и Восточной Фенноскандии, Энциклопедии Карелии.

Богатый опыт и знания нашли отражение также в десятках публикаций в российских и международных изданиях, получивших высокую оценку авторитетных специалистов, а некоторые из его книг уже стали классическими. Охотничьей фауне Севера посвящена его монография «Охотничьи звери Карелии: экология, ресурсы, управление, охрана» [2005, 2017]. В монографии «Новые виды млекопитающих на Европейском Севере России» [2009] представлен глубокий анализ появления этих животных в экосистемах Европейского Севера, изложены история интродукции и ход акклиматизации. В соавторстве с коллегами вышли монографии «Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем» [2006], «Речные бобры Европейского Севера России» [2007], «Мониторинг и сохранение биоразнообразия таежных экосистем Европейского Севера России» [2010], «Restoring the European Beaver. 50 Years of Experience» [2011]. Недавно, в 2020 году,

П. И. Данилов с коллегами по лаборатории подготовили и опубликовали монографию «Северный олень Восточной Фенноскандии» [2020]. В этой книге авторы рассказывают драматичную историю вида, прошедшего путь от обычного представителя охотничьей фауны до краснокнижного зверя, не оставлена без внимания и тема оленеводства на территории Восточной Фенноскандии. Одним из заметных недавних научных достижений и результатом тесного сотрудничества Петра Ивановича с зарубежными коллегами стала подготовка капитального обзора «Bears of the World: Ecology, Conservation and Management» [2021] в качестве соавтора главы, посвященной бурому медведю Евразии.

Внимание П. И. Данилова сфокусировано на проблемах фундаментальной и прикладной экологии и охотоведения: изучении состояния популяций копытных и крупных хищников, обосновании и организации особо охраняемых природных территорий, а также многих вопросах современной териологии. Сформулированная им оригинальная концепция структуры, организации и динамики численности популяции млекопитающих служит надежной теоретической основой для разработки системы долгосрочного прогнозирования состояния хозяйственно важных видов и эффективного управления их популяциями.

Изучение популяций крупных хищных млекопитающих было одним из многих направлений исследований фауны охотничьих животных Европейского Севера России, проводимых П. И. Даниловым, которые он обобщил и пред-

ставил в 1994 году в виде докторской диссертации «Экологические основы охраны и рационального использования крупных хищников Северо-Запада России».

С самого начала и на протяжении всех лет своей научной деятельности Петр Иванович занят подготовкой и становлением научной молодежи. С 1991 по 2015 г. в качестве профессора Петрозаводского государственного университета он читал лекционные курсы для студентов эколого-биологического факультета, постоянно руководит подготовкой дипломных и выпускных работ студентов ПетрГУ, неоднократно приглашался для чтения лекций в университеты Финляндии, Норвегии, Швеции, США. Под его руководством защищено девять кандидатских диссертаций, а в двух докторских диссертациях он научный консультант.

Став руководителем лаборатории, П. И. Данилов организовал многоплановые работы по фаунистическому, популяционно-экологическому и биоценологическому направлениям изучения наземных позвоночных Северо-Запада России и в целом Восточной Фенноскандии. Ему удалось объединить вокруг себя столь же увлеченных единомышленников, из которых начинает формироваться «костяк» научной школы. В лаборатории на поприще изучения охотничьих зверей и птиц начинают активно и плодотворно трудиться В. А. Марковский, В. Г. Анненков, В. В. Белкин, Л. В. Блюдник, В. Я. Каньшиев, Ю. П. Курхинен, А. Ряттель (рис. 3). Очень скоро они достигли высокого положения в науке, получив при этом признание российских и зарубежных коллег.



Рис. 3. Лаборатория зоологии в 1980-е годы. Верхний ряд: В. Я. Каньшиев, А. М. Макаров, В. А. Марковский, А. В. Артемьев, Л. В. Блюдник, В. Г. Анненков. Нижний ряд: С. П. Липская, Т. В. Ивантер, П. И. Данилов, Т. Ю. Хохлова, Л. Н. Каньшиева

Fig. 3. Laboratory of Zoology in the 1980s. Top row: V. Ya. Kanshiev, A. M. Makarov, V. A. Markovsky, A. V. Artemiev, L. V. Bludnik, V. G. Annenkov. Bottom row: S. P. Lipskaya, T. V. Ivanter, P. I. Danilov, T. Yu. Khokhlova, L. N. Kanshieva

Владимир Александрович Марковский объединил вокруг себя охотоведов-практиков, сумел организовать инвентаризацию копытных животных в республике путем наземных и авиаучетов, одновременно создал систему регистрации и картирования миграций лося и северного оленя.

Виктор Григорьевич Анненков с помощью студентов, охотников-любителей успешно занялся изучением нашего главного дичного ресурса – тетеревиных птиц. Эти исследования позволили разработать рациональные сроки охоты, меры по сохранению токов, мест выведения потомства глухаря и тетерева.

Изучение полуводных животных, начатое П. И. Даниловым, стало главным в работе В. Я. Каньшиева, а сейчас это направление успешно развивает Федор Валерьевич Федоров (рис. 4). Эти исследования посвящены отслеживанию состояния популяций бобров в Карелии, их роли в биоценозах. Следует отметить, что сегодня в Карелии обитает два вида бобров – канадский и европейский. Изучени-

ем процессов распространения инвазивного североамериканского бобра и восстановленного европейского, межвидовых взаимоотношений, влияния на структуру и функционирование околотовных экосистем посвящены работы этих ученых и их последователей. Благодаря сотрудничеству с лабораторией экологической физиологии животных ведется целый комплекс исследований адаптаций полуводных животных к условиям гипоксии.

Владимир Васильевич Белкин работает в Институте биологии с 1975 г., а в 1982 г. он защитил кандидатскую диссертацию на тему «Биология, состояние запасов и хозяйственное использование зайца-беляка в Карелии». С тех пор сфера его научных интересов неуклонно расширяется. Сегодня он организовал инвентаризацию видового состава, распространения и численности рукокрылых, а также комплексное изучение эколого-физиологического статуса этих животных на северном пределе их ареалов (рис. 5). Он же руководит работами по изучению физиолого-биохимиче-



Рис. 4. П. И. Данилов, Ф. В. Федоров и В. Я. Каньшиев на работах по выпуску бобров в систему р. Шуя
Fig. 4. P. I. Danilov, F. V. Fedorov and V. Ya. Kanshiev release beavers into the Shuya River system

ских адаптаций бобров и ондатры к полуводному образу жизни, а также активно занимается многими вопросами экологии охотничьих зверей.

В начале своего становления большой объем исследований научного направления был связан с изучением чужеродных видов, появившихся на территории Европейского Севера России либо в результате преднамеренной интродукции, либо в ходе естественного расселения (рис. 6). В ходе планомерных и тщательных исследований получены следующие результаты:

- сделана оценка влияния интродуцентов на динамику видового состава териофауны региона и его частей;
- определены место и роль интродуцентов в современных таежных биоценозах Европейского Севера России;
- выявлено влияние чужеродных видов на функционирование биоценозов в связи с их расселением;
- показаны последствия и перспективы интродукции новых видов на Северо-Западе России.

На протяжении многих лет в лаборатории успешно трудится группа специалистов, занимающихся изучением сообществ мелких млекопитающих – важнейшего компонента экосистем Палеарктики, во многом определяющего их динамику и развитие. *Micromammalia* обладают значительной биомассой и являются неотъемлемым структурным компонентом пищевых цепей с участием многих видов охотничьих животных. Изучение этих зверьков ведется на стационарах в Южной Карелии, а также в ходе экспедиционных выездов в разные уголки республики. С изучением биологии насекомоядных, особенностей размножения и популяционной динамики *Micromammalia* и некоторыми другими направлениями связаны исследования Т. В. Ивантер, С. П. Липской, сегодня их продолжает и развивает к. б. н. Алина Евгеньевна Якимова. В настоящее время под ее руководством и при непосредственном участии разрабатывается новое направление – изучение зимней экологии мелких млекопитающих, в эту



Рис. 5. В. В. Белкин обследует зимние убежища рукокрылых (подземный комплекс Рускеала)

Fig. 5. V. V. Belkin examines winter shelters of bats (the Ruskeala underground complex)



Рис. 6. Работы по расселению бобров в Республике Карелия. На фото слева направо: Л. В. Блюдник, В. Я. Каньшиев, П. И. Данилов, В. Г. Анненков, Г. И. Пертяков

Fig. 6. Beavers dispersal in the Republic of Karelia. From left to right: L. V. Bludnik, V. Ya. Kanshiev, P. I. Danilov, V. G. Annenkov, G. I. Pertyakov

работу вовлечены студенты и аспиранты ПетрГУ (рис. 7).

Внутрилетний раздел исследований коллектива был и остается связанным с изучением копытных млекопитающих Карелии. В процессе этих работ рассматриваются вопросы мониторинга, оценки состояния и структуры популяций, рациональной эксплуатации их ресурсов, а также возможность интродукция новых видов. Работы по изучению лесного северного оленя в регионе, начатые П. И. Даниловым, В. А. Марковским, Л. В. Блюдником, на определенных этапах выполнялись в кооперации и с помощью финских коллег. Важно отметить, что работы по телеметрии лесного северного оленя в Советском Союзе были проведены впервые (рис. 8). Переняв накопленный опыт, продолжателем традиций исследований этой группы стал Данила Владимирович Панченко. Он в сотрудничестве с коллегами из Финляндии организовал и возглавил изучение суточных и сезонных перемещений северного оленя на современном методическом уровне – с использованием спутниковой телеметрии на всем пространстве обитания подвида (рис. 9).

Совместно с другой группой финских исследователей приступил к изучению структуры и генетического разнообразия лося, а с сотрудниками ИПЭЭ РАН (М. В. Холодова и А. И. Баранова) – и северного оленя. Сегодня Д. В. Панченко известный ученый среди специалистов по копытным в России и за рубежом. Высоким признанием научным сообществом достигнутый Д. В. Панченко стало его избрание и утверждение руководителем секции по изучению северного оленя России Териологического общества РАН.

Последователем П. И. Данилова в деле исследования крупных хищных млекопитающих стал К. Ф. Тирронен. Начав работы в этом направлении еще во время учебы в Петрозаводском университете, Константин Феликсович продолжил их в аспирантуре, а после защиты диссертации расширил поле работ и методические приемы их проведения. Основные направления его исследований – это популяционная экология и генетика, териология, природопользование и охрана природы. Научные интересы связаны с изучением места и роли млекопитающих в северных биоценозах. Особое



Рис. 7. А. Е. Якимова руководит полевой практикой студентов

Fig. 7. A. E. Yakimova supervises the field work of students

внимание посвящено изучению взаимосвязей в системе «хищник – жертва», структурным характеристикам популяций животных, видам, обитающим на пределе ареалов, динамике численности, распространению и распределению животных и факторам, их определяющим.

В 2017 г. К. Ф. Тирронен возглавил лабораторию зоологии (рис. 10). За прошедшие с тех пор годы зарекомендовал себя как грамотный, умелый руководитель и организатор исследований, который становится достойным преемником главы научной школы. Константин Феликсович – признанный во всем мире специалист по крупным хищным млекопитающим, руководитель и участник международных и российских проектов, доклады которого много раз представлялись на российских и международных конференциях, советник International Association for Bear Research and Management, Wildlife Society, специалист по бурому медведю в IUCN (МСОП) Species Survival Commission (SSC), Large Carnivore Initiative for Europe. В настоящее время он большое внимание уделяет изучению состояния популяции песца в Мурманской области.



Рис. 8. Л. В. Блюдник и П. И. Данилов осуществляют телеметрию радиосигнала с ошейника северного оленя

Fig. 8. L. V. Bludnik and P. I. Danilov carry out telemetry of the radio signal from the collar of a reindeer

В ходе продолжительных и очень непростых экспедиций получены сведения о населении этого зверька в самых удаленных уголках Кольского полуострова. В результате установлено, что этот когда-то обычный и многочисленный вид стал очень редким и требуются срочные меры по его охране и восстановлению. К. Ф. Тирронен в рамках школы организовал и возглавил большой проект по всестороннему изучению волка Восточной Финляндии – хищника, очень важного в природе и постоянно привлекающего к себе внимание человека.

С момента зарождения научной школы проблемы, разрабатываемые в ее рамках, связаны с вопросами фундаментальной и прикладной экологии, зоогеографии, териологии и охотоведения. Итоги исследований регулярно публикуются в сборниках научных трудов. В разные годы они назывались «Вопросы экологии животных», «Фауна и экология наземных позвоночных», «Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР». Все они непременно содержали статьи, посвященные охотничьим зверям – их распространению, распределению



Рис. 9. Д. В. Панченко устанавливает GPS-ошейник на важенку лесного северного оленя
Fig. 9. D. V. Panchenko installs a GPS collar on a female reindeer



Рис. 10. Лаборатория зоологии, 2019 год. Верхний ряд: Д. В. Панченко, Ф. В. Федоров, К. Ф. Тирронен, А. В. Артемьев, А. О. Толстогузов. Второй ряд: А. С. Кузнецова, В. В. Белкин, Н. В. Лапшин, А. Е. Якимова, М. В. Матанцева, П. И. Данилов. Внизу – С. А. Симонов.
Fig. 10. Laboratory of Zoology in 2019. Top row: D. V. Panchenko, F. V. Fedorov, K. F. Tirronen, A. V. Artemiev, A. O. Tolstoguzov. Second row: A. S. Kuznetsova, V. V. Belkin, N. V. Lapshin, A. E. Yakimova, M. V. Matantseva, P. I. Danilov. Below – S. A. Simonov

по территории, динамике численности, особенностям экологии, использованию.

Многие годы лаборатория издавала ежегодный информационный бюллетень о распределении и состоянии численности охотничьих зверей и птиц в Карелии с детализацией этих показателей по районам республики и в системе прямоугольных координат различной разрядности.

За годы существования школы набор рассматриваемых вопросов, методических подходов и объектов исследований становится все шире и разнообразнее. Одновременно с этим в связи с глобальными экономическими и социальными перестройками в стране и мире ряд блоков исследований утрачивают актуальность, появляются новые, а иные вновь приобретают значение с развитием аппаратной и методической базы.

Большую роль в развитии и становлении школы сыграла международная кооперация. Первые научные контакты лаборатории с финскими коллегами появились в середине 1980-х гг. – по проектам, связанным с изучением дикого лесного северного оленя. В эти годы выполнены совместные полевые работы на севере Карелии по мечению оленей радиопередатчиками, состоялись первые зарубежные командировки, рабочие встречи по обмену опытом, началась интенсивная работа и завязалась тесная дружба. Следует вспомнить Kalevi Heikura, руководителя и организатора совместных работ с финской стороны по изучению лесного северного оленя. Замечательные финские ученые Kaarlo и Tuire Nygren (рис. 2) долгие годы сотрудничали с лабораторией зоологии по вопросам изучения главного ресурсного зверя – лося, а также многократно организовывали практики и стажировки сотрудников и аспирантов лаборатории зоологии на стационарах Финляндии. За десятки лет плодотворного сотрудничества свой вклад в развитие исследований и взаимоотношений внесли многие финские коллеги: Ilpo Kojola – работы по северному оленю и крупным хищным млекопитающим; Pekka Helle – учеты на больших площадях и изучение тетеревиных птиц. В целом, говоря о международном сотрудничестве лаборатории зоологии, необходимо отметить, что тесные научные связи коллектива простираются на довольно обширный регион, включающий не только соседнюю Финляндию, но и многие страны Баренцева и Балтийского регионов. Можно сказать, что стремление и поощрение к тесному международному научному взаимодействию является одной из отличительных черт научной школы. Хотя органичность или ес-

тественность возникновения научной кооперации и кажется обусловленной общностью популяций диких животных и вопросов их изучения, сохранения, управления, однако совершенно очевидна ведущая роль в этом процессе основоположника школы П. И. Данилова.

Тесное сотрудничество с европейскими коллегами вылилось в совместные международные проекты по программам INTAS, ENI CBC Karelia, Barents Secretariat и др., а список партнеров включал Academy of Finland, Finnish Environment Institute, Finnish Game and Fish Institute, University of Oulu, Norwegian Institute for Nature Research, Bioforsk (Норвегия), Swedish University of Agricultural Sciences и др.

Новым витком сотрудничества с коллегами из Северной Европы стали тесные контакты в сфере изучения генетики трансграничных популяций животных. Чрезвычайно интересные исследования генетических особенностей населения бурого медведя Фенноскандии выполнены совместно и на базе исследовательского центра Сванховд (Норвегия), при непосредственном участии Hans Geir Eiken, Snorre Hagen и других коллег. Целый международный консорциум, объединяющий НИИ Дании, Норвегии, Швеции, Финляндии, Эстонии и в который вошла лаборатория зоологии ИБ КарНЦ РАН, занят изучением генетической структуры населения волка этого обширного региона.

Освоение новых для лаборатории методов исследований связано и с появлением новых членов коллектива, что знаменует продолжение и развитие научной школы. Основным исполнителем многоплановых исследований генетики популяций хищных зверей в лаборатории стала А. С. Кузнецова. Активное внедрение этих подходов в общий методический арсенал стало возможным после ее стажировок во всемирно признанных европейских генетических лабораториях Сванховд Центра (Норвегия), Университета Оулу (Финляндия), Университета Тарту (Эстония) и др. (рис. 11). Сегодня область научных интересов Анастасии Сергеевны в рамках выполняемого диссертационного исследования напрямую связана с изучением популяционно-генетической структуры бурого медведя Северо-Запада России. При непосредственном участии А. С. Кузнецовой идет разработка важного и интересного проекта по изучению влияния последствий охоты на генетическую структуру популяций диких животных на примере волка.

Перечисленными исследовательскими блоками отнюдь не исчерпывается перечень разрабатываемых школой научных направлений. Следует также отметить комплексные исследования, связанные с изучением роли крупных



Рис. 11. А. С. Кузнецова на стажировке в Норвегии (Bioforsk, Svanhovd)

Fig. 11. A. S. Kuznetsova on an internship in Norway (Bioforsk, Svanhovd)

хищных млекопитающих в биоценозах и взаимосвязей в системе «хищник – жертва», с выявлением адаптаций животных разного уровня к обитанию на северном пределе ареала, с изучением динамики популяций, тенденций в распространении охотничьих животных и факторов, их определяющих.

Важнейшим направлением комплексных исследований коллектива на протяжении десятилетий остается работа по обоснованию и организации новых особо охраняемых природных территорий, а также подготовке изданий Красных книг регионального и федерального статуса. Многие ООПТ различного ранга, например, Костомукшский заповедник и целый ряд зоологических заказников, своим появлением в

республике во многом обязаны именно работе сотрудников лаборатории зоологии.

Нельзя обойти вниманием и научно-организационную деятельность лаборатории, связанную с проведением международных симпозиумов под общим названием «Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы», с которыми тесно переплелись история и направления развития школы. Основная тематика симпозиумов – изучение закономерностей динамических процессов, протекающих в популяциях охотничьих животных, – не теряет своей актуальности и привлекает все больше ученых из различных областей биологических наук. Изучение закономерностей циклических и асинхронных изменений популяций, а также популяционной структуры видов – ключевые разделы современной экологии. На протяжении более 20 лет организатором всех симпозиумов является лаборатория зоологии Института биологии Карельского научного центра РАН, что далеко не случайно. Коллектив лаборатории на протяжении десятилетий активно проводит комплексные исследования и мониторинговые работы в области изучения и сохранения популяций охотничьих животных как одного из наиболее уязвимых компонентов биоценозов. Основной практической задачей симпозиумов является обмен информацией о результатах исследований, о новых методах изучения животных и опыте их применения, о технологиях охраны и восстановления популяций и видов, о результатах реализации российских и международных проектов.

История проведения этих научных мероприятий началась в 1994 г., когда был организован первый Российско-Финляндский симпозиум в п. Марциальные Воды (Республика Карелия). В дальнейшем с периодичностью раз в четыре года, с расширившимся списком участвующих стран, он повторялся в 1998 (г. Петрозаводск), 2002 (г. Сортавала), 2006 (п. Александровка), 2010 (п. Рабочеостровск), 2014 (п. Киркколахти) годах и в 2018 г. – вновь в Петрозаводске (рис. 12). Республика Карелия стала радушным и гостеприимным домом для всех участников симпозиумов, а непосредственные места их проведения позволяли гостям увидеть разнообразие карельской земли. Всякий раз делегаты симпозиумов имели возможность не только принять участие в научной части мероприятия, но и познакомиться с уникальным природным и историко-культурным наследием Карелии. Популярность симпозиума росла, о чем красноречиво свидетельствует положительная динамика числа его участников – от 20 до 110 человек. Материалы первых симпозиумов



Рис. 12. Участники симпозиума «Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы». Карельский научный центр РАН, 2018 г.

Fig. 12. Participants of the symposium *Dynamics of game animals populations in Northern Europe*. The Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, 2018

издавались отдельными сборниками, а в последующем – специальными выпусками журнала «Вестник охотоведения». В работе симпозиумов принимали участие члены-корреспонденты и академики РАН, доктора и кандидаты наук, зарубежные специалисты, молодые ученые. Научное мероприятие объединяло участников из России, Финляндии, Норвегии, Швеции, Эстонии, Литвы, Латвии, США, Великобритании, Польши, Словакии и других стран.

Надо сказать, что эти симпозиумы – далеко не единственные научные мероприятия, организуемые лабораторией в рамках работы научной школы. Неоднократно хозяевами проведения совещаний межведомственной группы по изучению и сохранению северного оленя России становились сотрудники лаборатории, а местом проведения – Институт биологии КарНЦ РАН. Еще одним памятным мероприятием, послужившим укреплению научной кооперации, был семинар «Wildlife Genetics. International experience in North Europe», собравший в Петрозаводске всех главных специалистов в области изучения генетики популяций диких животных Фенноскандии и России.

За последние годы лабораторией получены следующие интересные результаты:

- восполнена почти 90-летняя пауза в изучении песца на Кольском полуострове, выполнена инвентаризация его выводковых нор и общая оценка численности на полуострове. Установлено, что вид на изучаемой территории находится в критическом состоянии, а общая численность не превышает нескольких десятков взрослых особей. Разработаны рекомендации по сохранению и восстановлению вида, в их числе – занесение в региональную Красную книгу, организация расширенного мониторинга со стороны науки и служб охотнадзора, а также ряд специальных мероприятий;

- генетический анализ популяций евразийского бобра, восстановленных на территориях государств Балтийского региона, выявил: а) наименьший уровень полиморфизма у животных из Финляндии, а наибольший – из Литвы; б) популяции бобров из Карелии и Эстонии оказались генетически наиболее близкими. Показано, что полученные результаты молекулярно-генетических исследований согласуются с историей реинтродукции и восстановления вида в регионе;

- в рамках комплексных исследований с участием НИИ Норвегии, Швеции, Финляндии, Дании и России впервые проведено полно-

геномное секвенирование более чем 200 волков и 100 собак Фенноскандии для изучения происхождения и структуры популяции волков и их межвидовой гибридизации. Установлено: финско-карельское происхождение скандинавской популяции волков; четкое разделение волков и собак (без признаков интрогрессии); двунаправленный генетический перенос из финско-карельской в скандинавскую популяцию и обратно, несмотря на серьезные изолирующие барьеры в виде оленеводческой зоны; установлена низкая частота смешения между волками и собаками в Фенноскандии;

– активная экспансия и расширение ареалов на север фиксируется для видов южного происхождения. Результатами работы международного коллектива с участием лаборатории зоологии на примере кабана показано его продвижение до 64° с.ш. на западе и до 61° с.ш. на востоке ареала в Евразии. Предполагается, что это явление связано с изменениями климата и местообитаний, различиями в стратегиях управления охотничьими животными между странами и регионами. Эти же факторы, вероятно, в сочетании с т. н. «волнами жизни» обусловили беспрецедентное расширение области распространения шакала и его проникновение в высокие широты. Впервые было отмечено появление этого зверя в Архангельской области на широте 64,7° с.ш. и сделана его морфологическая и генетическая идентификация.

Заключение

Подводя итог обзору истории развития школы промысловой зоологии, можно сказать, что изначально ее истоки лежат в области охотоведения и она тесно связана с решением прикладных вопросов этой науки. Однако в дальнейшем своем развитии школа обогащается за счет постоянного расширения методической базы, появления различных форм научной кооперации, вовлекаясь в рассмотрение смежных направлений биологических наук, проблем териологии и популяционной биологии. Сегодня внушительный спектр вопросов экологии, зоогеографии, рационального природопользования и охраны природы постоянно находится в фокусе исследований коллектива лаборатории. Сохраняются исходные направления исследований и традиции, продолжается преемственность поколений и вместе с тем школа активно развивается, включаясь в решение актуальных фундаментальных и прикладных проблем экологии животных. Заслуженное международное и всероссийское признание школы в профессиональной

среде зоологов есть результат многолетнего кропотливого труда всех ее членов, в разные годы работавших в лаборатории и неизменно привнесивших свои уникальные черты в этот особый научный коллектив.

Литература

Благовещенский С. И. Охотничий промысел в Олонецкой губернии // Памятная книжка Олонецкой губернии на 1912 год. Петрозаводск: Олон. губ. тип., 1912. С. 51–84.

Верещагин Н. К., Русаков О. С. Копытные Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1979. 309 с.

Данилов П. И. Охотничьи звери Карелии: экология, ресурсы, управление, охрана. М.: Наука, 2005. 340 с.

Данилов П. И. Охотничьи звери Карелии (экология, ресурсы, управление, охрана). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2017. 385 с.

Данилов П. И. Новые виды млекопитающих на Европейском Севере России. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. 305 с.

Данилов П. И., Каньшиев В. Я., Федоров Ф. В. Речные бобры Европейского Севера России. М.: Наука, 2007. 200 с.

Данилов П. И., Панченко Д. В., Тирронен К. Ф. Северный олень Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2020. 187 с.

Данилов П. И., Русаков О. С., Туманов И. Л. Хищные звери Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1979. 164 с.

Данилов П. И., Туманов И. Л. Куны Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1976. 256 с.

Ивантер Э. В., Марвин М. Я. Об итогах исследований фауны наземных позвоночных Карелии // Ученые записки Петрозаводского университета. Петрозаводск, 1968. С. 175–180.

Ивантер Э. В., Троицкий Г. А. Охотничьи богатства северных лесов. Петрозаводск: Карел. кн. изд-во, 1967. 283 с.

Исаков Ю. А. Материалы по фауне млекопитающих средней и северной Карелии // Бюл. МОИП, отд. биол. 1939. Т. 48, вып. 2-3. С. 37–50.

Кесслер К. Ф. Материалы для познания Онежского озера и Обонежского края. СПб.: Тип. Императорской Академии Наук, 1868. 143 с.

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

Мониторинг и сохранение биоразнообразия таежных экосистем Европейского Севера России / Ред. П. И. Данилов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2010. 309 с.

Озерецковский Н. Я. Путешествия по озерам Ладожскому и Онежскому. СПб.: При Императорской Академии наук, 1792. 333 с.

Охотничьи звери и их промысел / Ред. Н. М. Игнашев. М.: Лесн. пром-ть, 1970. 174 с.

Поляков И. С. Сообщения о фауне Олонецкой губернии // Тр. СПб об-ва естествоисп. 1873. Т. IV, вып. 1.

Северный олень в Карельской АССР: Морфология, систематика, экология, физиология, вопросы

оленоводства / Ред. М. П. Виноградов, Я. И. Поляничко. М.; Л.: Изд-во Акад. наук СССР, 1962. 180 с.

Сосновский Г. Г. По медвежьему следу. Петрозаводск: Карелия, 1970. 155 с.

Строганов С. У. Определитель млекопитающих Карело-Финской ССР. Петрозаводск: Тарту коммунист, 1949. 199 с.

Троицкий Г. А. Лоси Карелии. Петрозаводск: Карелия, 1972. 71 с.

Bears of the world. Ecology, conservation and management / Eds. V. Penteriani, M. Melletti. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2021. 388 p.

Restoring the European beaver. 50 years of experience / Eds. G. Sjoberg, J. P. Ball. Sofia; M.: Pensoft Publ., 2011. 280 p.

References

Blagoveshchenskii S. I. Hunting in the Olonets Province. *Pamyatnaya knizhka Olonetskoj gubernii na 1912 god = Memorial book of the Olonets province for 1912*. Petrozavodsk: Olon. gub. tip.; 1912. P. 51–84. (In Russ.)

Danilov P. I. Hunting animals of Karelia: Ecology, resources, management, and protection. Moscow: Nauka; 2005. 340 p. (In Russ.)

Danilov P. I. Hunting animals of Karelia (ecology, resources, management, and protection). Petrozavodsk: KarRC RAS; 2017. 385 p. (In Russ.)

Danilov P. I. New species of mammals in the European North of Russia. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2009. 305 p. (In Russ.)

Danilov P. I., Kan'shiev V. Ya., Fedorov F. V. River beavers of the European North of Russia. Moscow: Nauka; 2007. 200 p. (In Russ.)

Danilov P. I., Panchenko D. V., Tirronen K. F. Reindeer of Eastern Fennoscandia. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2020. 187 p. (In Russ.)

Danilov P. I., Rusakov O. S., Tumanov I. L. Predatory animals of the North-West of the USSR. Leningrad: Nauka; 1979. 164 p. (In Russ.)

Danilov P. I., Tumanov I. L. Mustelids of the North-West of the USSR. Leningrad: Nauka; 1976. 256 p. (In Russ.)

Danilov P. I. (ed.). Monitoring and conservation of biodiversity in taiga ecosystems of the European North of Russia. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2010. 309 p. (In Russ.)

Ignashev N. M. (ed.). Hunting animals and their trade. Moscow: Lesn. prom-t'; 1970. 174 p. (In Russ.)

Isakov Yu. A. Materials on the fauna of mammals of middle and northern Karelia. *Byul. MOIP, otd. biol. = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biol. series*. 1939;48(2-3):37–50. (In Russ.)

Ivanter E. V., Marvin M. Ya. On the results of studies of the fauna of terrestrial vertebrates in Karelia. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo universiteta = Proceedings of Petrozavodsk State University*. Petrozavodsk; 1968. P. 175–180. (In Russ.)

Ivanter E. V., Troitskii G. A. Hunting abundance of northern forests. Petrozavodsk: Karel. kn. izd-vo; 1967. 283 p. (In Russ.)

Kessler K. F. Materials for studying Lake Onega and the Obonezh region. St. Petersburg: Tip. Imperatorskoi Akademii Nauk; 1868. 143 p. (In Russ.)

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

Ozeretskovskii N. Ya. Journeys on Lakes Ladoga and Onega. St. Petersburg: Pri Imperatorskoi Akademii nauk; 1792. 333 p. (In Russ.)

Penteriani V., Melletti M. (eds.). Bears of the world. Ecology, conservation and management. Cambridge: Cambridge Univ. Press; 2021. 388 p.

Polyakov I. S. Reports on the fauna of the Olonets Province. *Tr. SPb ob-va estestvoisp. = Proceedings of the St. Petersburg Society of Naturalists*. 1873;IV(1). (In Russ.)

Sosnovskii G. G. On the bear trail. Petrozavodsk: Kareliya; 1970. 155 p. (In Russ.)

Stroganov S. U. A key to mammals of the Karelian-Finnish SSR. Petrozavodsk: Tartu communist; 1949. 199 p. (In Russ.)

Sjoberg G., Ball J. P. (eds.). Restoring the European beaver. 50 years of experience. Sofia-Moscow: Pensoft Publ.; 2011. 280 p.

Troitskii G. A. Elk of Karelia. Petrozavodsk: Kareliya; 1972. 71 p. (In Russ.)

Vereshchagin N. K., Rusakov O. S. Ungulates of the North-West of the USSR. Leningrad: Nauka; 1979. 309 p. (In Russ.)

Vinogradov M. P., Polyanchko Ya. I. (eds.). Reindeer in the Karelian ASSR: Morphology, taxonomy, ecology, physiology, and issues of reindeer breeding. Moscow-Leningrad: AN SSSR; 1962. 180 p. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 05.05.2023; принята к публикации / accepted: 13.05.2023.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Тирронен Константин Феликсович

канд. биол. наук, заведующий лабораторией зоологии

e-mail: konstantin.tirronen@gmail.com

Данилов Петр Иванович

д-р биол. наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории зоологии

e-mail: pjotr.danilov@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Tirronen, Konstantin

Cand. Sci. (Biol.), Head of Zoology Laboratory

Danilov, Pyotr

Dr. Sci. (Biol.), Professor, Chief Researcher at Zoology Laboratory

УДК 061.62:576.8 (470.22)

НАУЧНАЯ ШКОЛА ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ПАРАЗИТОЛОГИИ В КАРЕЛИИ

Е. П. Иешко*, **Л. В. Аникиева**, **С. В. Бугмырин**

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

Экологическая концепция паразитизма как общебиологического феномена является основой для понимания роли паразитов в наземных и водных экосистемах. В обзоре изложены современные представления о месте паразитологии в системе биологических наук, предмете и задачах экологической паразитологии. Описана история создания научной школы паразитологии Института биологии КарНЦ РАН, которая оформилась под руководством учеников основателя отечественной школы экологической паразитологии, выдающегося ленинградского ученого В. А. Догеля. Показаны основные этапы исследований, направления и методологические подходы к изучению паразитов и отношений в системе паразит-хозяин на примере широкого круга объектов: кровососущие членистоногие, паразиты рыб, птиц, млекопитающих и растений. Рассмотрены процессы формирования и динамики паразитарных сообществ в естественных и антропогенно измененных водных и наземных экосистемах (эвтрофирование, загрязнение промышленными отходами, инвазия чужеродных видов, аквакультура). Результаты исследований имеют высокую теоретическую значимость и опубликованы в монографиях и статьях в отечественных и международных журналах. Практические рекомендации широко применяются в природопользовании, ветеринарии и сельском хозяйстве, ежегодно публикуются в Государственном докладе о состоянии окружающей среды Республики Карелия. В настоящее время научную школу экологической паразитологии в Карелии представляют квалифицированные специалисты, работающие над решением широкого спектра как фундаментальных, так и прикладных задач, особо актуальных в том числе и для изучаемого региона.

Ключевые слова: научная школа экологической паразитологии; паразиты; паразито-хозяинные отношения; внешняя среда

Для цитирования: Иешко Е. П., Аникиева Л. В., Бугмырин С. В. Научная школа экологической паразитологии в Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2023. № 3. С. 92–112. doi: 10.17076/eco1778

Финансирование. Исследование выполнено в рамках темы НИР КарНЦ РАН (№ г. р. 122032100130-3).

E. P. Ieshko, L. V. Anikieva, S. V. Bugmyrin. SCIENCE SCHOOL IN ECOLOGICAL PARASITOLOGY IN KARELIA

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

The ecological concept of parasitism as a general biology phenomenon underlies the understanding of the role of parasites in terrestrial and aquatic ecosystems. The review gives an account of the current positioning of parasitology in the system of biological sciences, the subject and tasks of ecological parasitology. We relate the history of the science school in parasitology at the Institute of Biology KarRC RAS, which took shape under the leadership of pupils of the founder of the Russian school in ecological parasitology, outstanding scholar from Leningrad V. A. Dogiel. Major stages and areas of research and methodological approaches to the study of parasites and host-parasite relationships are described, covering a wide range of objects: blood-sucking arthropods, parasites of fish, birds, mammals, and plants. Studies deal with the formation and dynamics of parasitic communities in natural and disturbed terrestrial and aquatic ecosystems (eutrophication, industrial pollution, alien species invasions, aquaculture). The results of these studies are of high theoretical significance and have been published in monographs and in articles in Russian and international journals. Practical recommendations are widely applied in nature management, veterinary and agricultural practices, and are annually published in the Republic of Karelia State Report on the Environment. Today, the science school in ecological parasitology in Karelia is represented by qualified specialists, who investigate a wide range of both basic and applied topics, including those of special relevance for the region.

Keywords: science school in ecological parasitology; parasites; host-parasite relationships; external environment

For citation: Ieshko E. P., Anikieva L. V., Bugmyrin S. V. Science school in ecological parasitology in Karelia. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2023. No. 3. P. 92–112. doi: 10.17076/eco1778

Funding. The study was carried out under state assignment to KarRC RAS, research theme # 122032100130-3.

Введение

Паразитизм – одно из самых древних, сложных и интересных явлений в эволюции живой природы. Как одна из форм жизни паразитизм представляет общебиологический феномен и свойственен всем вирусам, многим группам бактерий, грибов, протистов, многоклеточным растениям и животным. Экологическая концепция паразитизма является основой в понимании природы, места и роли паразитов в жизни наземных и водных экосистем. Она позволяет рассматривать паразитизм как эволюционно сложившийся механизм поддержания равновесия в природе [Балашов, 2011]. Согласно современным представлениям, экологическая паразитология – составная часть экологии как науки о взаимоотношениях организмов между собой и с окружающей средой. Предметом экологической паразитологии являются паразиты, их хозяева и внешняя среда во всем многообразии их взаимодействий [Балашов, 2011].

Представления о паразитизме и паразитологии как научной дисциплине впервые были

изложены в статье Александра Александровича Филипченко «Экологическая концепция паразитизма и самостоятельность паразитологии как научной дисциплины» [1937]. А. А. Филипченко утверждал, что нельзя определять один объект (паразита) по признаку, принадлежащему исключительно другому объекту (хозяину); в данном случае признак вреда относится только к хозяину, а не к паразиту. Один и тот же вид паразита при сходной численности у разных хозяев, так же как и у одного хозяина, может вызывать различные последствия. В силу различных физиологических состояний паразит в одних случаях вызывает значительный патогенный эффект, а в других оказывается совершенно безвредным. Патогенность паразита определяется не свойствами самого по себе паразита, а проявляется при взаимодействии с организмом хозяина. Неправильность определения паразитизма по принципу вреда/пользы вытекает из того, что паразит сам испытывает угнетающее влияние со стороны хозяина (иммунитет). Антитела, вырабатываемые хозяином, ограничивают жизнеспособность паразита, его рост и плодовитость.

История создания экологической школы в Карелии и формирование направлений деятельности

Отечественная научная школа экологической паразитологии сформировалась под руководством Валентина Александровича Догеля (1882–1955) в стенах Ленинградского государственного университета в середине прошлого столетия. Ученики и продолжатели идей В. А. Догеля – чл.-корр. АН СССР Ю. И. Полянский (первый директор Института биологии КФ АН СССР), д. б. н. А. С. Лутта (создатель и первая заведующая лабораторией паразитологии ИБ с 1950 по 1964 г.), д. б. н. С. С. Шульман, к. б. н. Р. Е. Шульман-Альбова, д. б. н. З. И. Усова, д. б. н. Е. М. Хейсин создали научную школу паразитологов в Карелии и обозначили основные направления исследований, включающие большой круг объектов: кровососущих членистоногих и переносимых ими возбудителей опасных заболеваний человека и животных, паразитов рыб, птиц и млекопитающих [Академическая..., 2006].

Первый руководитель лаборатории Айно Семеновна Лутта – паразитолог широкого профиля, доктор биологических наук, заслуженный деятель науки Карельской АССР и РСФСР. Первые задачи, поставленные перед коллективом лаборатории, были сосредоточены на изучении кровососущих членистоногих (гамазовых, иксодовых клещей) и всех компонентов комплекса гнуса как переносчиков возбудителей природно-очаговых болезней человека и животных, распространенных в таежной зоне Северо-Запада СССР. В результате многолетних исследований был установлен видовой состав кровососущих членистоногих, динамика численности в разные годы и особенности географического распространения, изучена биология и экология наиболее многочисленных и эпидемиологически опасных видов; рассмотрены механизмы адаптации паразитов к окружающим условиям, а также выполнен большой блок токсикологических исследований по определению чувствительности клещей и насекомых к пестицидам [Лутта, 1976]. За период исследований с 1950



Полевой отряд по изучению кровососущих членистоногих, д. Кавайно, 1950-е годы.

Справа С. С. Шульман и Р. Е. Шульман-Альбова

Field team studying blood-sucking arthropods, the village of Kavaino, 1950s.

On the right: S. S. Shulman and R. E. Shulman-Albova

по 1975 г. по этому направлению разработано и реализовано 10 различных тем, подготовлено большое число научных и научно-популярных статей и монографий [Лутта и др., 1959; Усова, 1961; Глухова, 1962; Лутта, 1970]. В тот период защищено семь кандидатских диссертаций – по гамазовым клещам (Маршалова Н. А.), иксодовым клещам (Бобровских Т. К.), мокрецам (Глухова В. М.), мошкам (Усова З. В.), комарам (Лобкова М. П., Шарков А. А., Сорокина В. В.) и две докторские – по мошкам (Усова З. В.) и слепням (Лутта А. С.).

Накопленная теоретическая база в последующем позволила коллективу лаборатории в рамках темы «Хищники и паразиты кровососущих клещей, комаров и слепней Карельской АССР и Мурманской обл.» (1980–1985) подойти к решению вопроса об использовании биологического метода борьбы с переносчиками возбудителей болезней человека и животных. Итогом этих пятилетних исследований стала серия работ по микроспоридиям [Быкова, Исси, 1991], энтомопатогенным грибам [Беспятова, 1991, 1994, 1996, 1998], мермитидам [Гурьянова и др., 1993], хищным насекомым [Бобровских, Узенбаев, 1987; Бобровских, 1989].

Многолетние, методически выверенные полевые и лабораторные исследования, проводимые с начала 1950-х годов, стали основой для оценки современного состояния природных очагов клещевого энцефалита в Карелии и их динамики. Сравнительный анализ ретроспективных (1950-е) и современных (2010-е) данных по численности иксодовых клещей позволил выявить существенные изменения географического распространения *Ixodes persulcatus* и *I. ricinus* в Карелии [Беспятова, Бугмырин, 2012, 2021; Bugmyrin et al., 2013], которые определяются расширением ареала опасного переносчика – таежного клеща и снижением численности европейского лесного клеща. Описаны особенности морфологии и генетики гибридов этих видов и оценена частота их встречаемости в зоне симпатрии [Bugmyrin et al., 2015, 2016]. Мониторинговые исследования, проводимые с 1995 г. на модельном полигоне в среднетаежной подзоне Карелии (Гомсельский стационар), позволили проследить многолетнюю динамику численности таежного клеща на всех активных фазах развития, установить роль различных видов хозяев в прокормлении личинок и нимф, выявить зависимость их встречаемости от возраста, пола хозяина, сезона и биотопа [Беспятова и др., 2006; Bugmyrin et al., 2019]. Показана важная роль разновозрастных вырубок как ключевого местообитания в поддержании высокой локальной численности иксодовых клещей

в среднетаежной подзоне Карелии [Бугмырин и др., 2009; Беспятова и др., 2019]. Получены новые сведения о распространении в регионе возбудителей инфекций, переносимых иксодовыми клещами [Bugmyrin et al., 2022].

История изучения паразитов рыб в лаборатории паразитологии связана с именем С. С. Шульмана, который в 1949 г. по приглашению Ю. И. Полянского приехал в Петрозаводск. Основное внимание в этот период уделялось Белому морю. Изучение паразитофауны рыб Белого моря было важно для выявления адаптаций паразитов к обитанию в условиях Севера, установления связи видового состава паразитов с экологией рыб-хозяев, влияния пищевого рациона, путей миграций и выявления локальных стад рыб. Уже в 1953 г. монография «Паразиты рыб Белого моря» была выпущена издательством АН СССР и явилась первой обобщающей сводкой по паразитам рыб Белого моря [Шульман, Шульман-Альбова, 1953].

Начиная с 1952 г. Соломон Самуилович изучает паразитофауну рыб в озерах Карелии. Итогом этой кропотливой работы стала коллективная монография «Сравнительно-экологический анализ паразитов рыб озер Карелии», подготовленная при участии Р. П. Малаховой и В. Ф. Рыбак и опубликованная в издательстве «Наука» [Шульман и др., 1974]. Эта работа стала настольной книгой по экологической паразитологии рыб как для современников, так и сейчас не утратила своей научной ценности. Детальный анализ паразитофауны рыб озерно-речной системы реки Шуи позволил авторам показать зависимость видового богатства и встречаемости паразитов от сезона, климатических особенностей данного года, степени проточности и химического режима водоема, степени его зарастания и размеров. На большом фактическом материале прослежена зависимость паразитофауны от образа жизни и экологии рыб: возраста, миграции, типа питания и состава пищевого рациона. На примере исследования паразитов рыб Сямозера установлены различия в паразитофауне локальных стад рыб, населяющих различные участки озера.

В последующие годы изучение паразитов рыб в водоемах Карелии продолжено учениками С. С. Шульмана. В период 1960–90-х годов исследования были направлены на изучение видового состава, биологии и экологии паразитов рыб крупнейших водоемов Европы – Ладожского и Онежского озер. Результаты проведенных работ представлены в ряде монографий и послужили основой для разработки концепции паразитологической типизации озер с разным уровнем эвтрофикации

и антропогенного воздействия [Румянцев, 1996, 2000, 2004]. Сотрудниками лаборатории Р. П. Малаховой, Е. П. Иешко, Н. Б. Голицыной и Ю. Ю. Барской в 1970–90-е годы совместно с сотрудниками лаборатории ихтиологии В. Я. Первозванским и И. Л. Щуровым проведены комплексные исследования северных водоемов Карелии, не затронутых хозяйственной деятельностью человека. Эти работы позволили не только получить данные о видовом статусе паразитофауны исследованных водоемов, но и показать постледниковую историю формирования рыбного населения в водоемах бассейна реки Кеми. Высокое видовое разнообразие карповых рыб и сохранение специфичной паразитофауны в озерно-речной системе реки Каменной подтвердили гипотезу о первичном заселении этих водоемов исключительно балтийскоморскими видами и вселенцами из бассейна Волги. Вместе с тем полученные данные о встречаемости нематоды *Philonema sibirica* у лосося, ряпушки и сигов в оз. Нюк, а также *Sphaerospora pectinacea* на окуне в оз. Лувозеро свидетельствовали о присутствии в озерах системы реки Каменной представителей ледовитоморской фауны. Изучение паразитофауны лососевидных рыб в водоемах северо-запада Европы, реках Финляндии и Норвегии позволило установить закономерности становления их видового разнообразия и путей расселения хозяев и ключевых видов паразитов водоемов Восточной Фенноскандии [Барская, Иешко, 2005; Барская и др., 2008].

На примере Вохтозерской группы озер Р. П. Малаховой и Л. В. Аникиевой исследована паразитофауна крупной формы ряпушки. Установлен видовой состав паразитов, выявлены патогенные виды, изучены сезонные, возрастные и годичные изменения ее паразитофауны. Дан систематический обзор паразитов сиговых рыб, приведены сведения о жизненном цикле паразитов, встречаемости в озерах Карелии и зараженности рыб, изучена биология массового паразита сиговых цестоды *Proteocephalus longicollis* [Аникиева и др., 1983]. Следует особо отметить продолжение работ, начатых С. С. Шульманом на оз. Сямозеро в 50-е годы прошлого столетия. Эти данные стали основой экологических исследований, направленных на изучение паразитофауны в условиях антропогенной трансформации водоемов. Многолетние наблюдения за паразитофауной рыб в Сямозере показали, что эвтрофирование водоема вызывает возрастание численности патогенных для рыб и человека видов паразитов. Полученные в результате исследований данные послужили основой для разработки концепции

формирования фауны паразитов рыб в эвтрофируемых пресноводных экосистемах [Изменение..., 1982].

По мере развития эколого-фаунистических исследований расширялся круг объектов, ставились новые задачи. В начале 1960-х годов началось изучение почвенных свободноживущих и фитопаразитических нематод Карелии. Под руководством Г. И. Соловьевой – ученицы выдающегося советского нематолога, основателя отечественной школы фитогельминтологии, доктора биологических наук, профессора Александра Александровича Парамонова, изучена фауна и экология свободноживущих и фитопаразитических нематод республики, закономерности их расселения в зависимости от природно-климатических условий, типа растительности, антропогенных факторов; установлены общий характер и тенденции изменчивости сообществ нематод под влиянием среды обитания [Соловьева и др., 1976; Соловьева, 1986]. Проводилось исследование уровня зараженности древесных и луговых растений паразитическими нематодами родов *Paratylenchus*, *Anguina* и *Heterodera*; составлена карта распространения ангвин на территории Карелии; изучен видовой состав гетеродер, поражающих корни растений, и особенности их расселения в южной части Карелии; проведен анализ динамики их численности на естественных и поверхностно удобренных лугах среднетаежной подзоны [Соловьева, 1972; Соловьева и др., 1989]. Изучена биология и экология одного из наиболее экономически значимых видов фитопаразитических нематод – картофельной цистообразующей нематоды *Globodera rostochiensis* Woll. [Соловьева и др., 1980, 1989; Груздева, Матвеева, 2010; Banks et al., 2012].

Научные исследования последних десятилетий посвящены изучению онтогенеза, популяционной изменчивости паразитической нематоды в экспериментальных условиях, что вносит существенный вклад в развитие представлений об основных принципах взаимоотношений между паразитом и растением-хозяином [Матвеева, 1998]. К основным результатам изучения системы паразит-хозяин можно отнести: выявление индивидуальной неоднородности ответных реакций картофеля на различные уровни паразитарного воздействия [Иешко и др., 1999]; развитие фитопаразитической нематоды на корнях различных сортов и генотипов картофеля [Лаврова, Матвеева, 2017; Займль-Бухингер, Матвеева, 2019]; агрегированное распределение паразитической нематоды на растениях картофеля



Состав лаборатории паразитологии Института биологии КарНЦ РАН в 1987 г.

Первый ряд: Е. П. Иешко, Л. И. Груздева, Г. А. Лай, В. Ф. Маркевич, Т. К. Бобровских, А. А. Шарков, А. П. Васильева, В. И. Бельшев. Второй ряд: Г. И. Соловьева, Т. Е. Коваленко, Л. В. Аникиева, В. В. Сорокина, Б. З. Кауфман, П. В. Щербухин, А. П. Рипатти, Л. П. Сереженко, Х. И. Быкова, Т. Мовчан, В. С. Аниканова

Staff of the Laboratory of Parasitology of the Institute of Biology, KarRC RAS in 1987.

First row: E. P. Ieshko, L. I. Gruzdeva, G. A. Lai, V. F. Markevich, T. K. Bobrovskikh, A. A. Sharkov, A. P. Vasil'eva, V. I. Belyshev. Second row: G. I. Solov'eva, T. E. Kovalenko, L. V. Anikieva, V. V. Sorokina, B. Z. Kaufman, P. V. Shcherbukhin, A. P. Ripatti, L. P. Serezhenko, Kh. I. Bykova, T. Movchan, V. S. Anikanova

[Иешко и др., 2018]; выявление физиолого-биохимических и молекулярно-генетических аспектов влияния переменных температур на отношения растения и паразита на всех этапах жизненного цикла нематоды [Лаврова и др., 2015, 2017]. Предложен принципиально новый подход к регуляции паразито-хозяйинных отношений посредством модуляции иммунного потенциала растения-хозяина абиотическими факторами (кратковременные ежедневные снижения температуры, изменение фотопериода). Такой подход к регуляции паразито-хозяйинных отношений обладает двойственной природой – имеет точечную мишень (паразитический организм), обладает стимулирующим действием на организм растения-хозяина и безопасен для среды обитания других живых организмов. Подобного рода исследования являются уникальными, междисциплинарными и представляют интерес для сельского хозяйства. Полученные результаты обеспечивают научную основу для разработки интегрированной системы защиты растений и способов управления численностью и вредоносностью фитопаразитов [Сысоева и др., 2012; Матвеева и др., 2018].

В настоящее время активно продолжают исследования сообществ почвообитающих нематод, облигатно или факультативно связанных

с растениями. Установлено, что численность нематод-фитопаразитов зависит от типа естественного биоценоза как в локальном (территория Республики Карелия) [Матвеева, Суцук, 2016], так и глобальном [Hoogen et al., 2019] масштабе. Показано, что антропогенная трансформация создает условия для доминирования устойчивых видов (в частности, фитопаразитов) в ходе загрязнения среды. Так, на примере промышленных зон установлено количественное преобладание нематод-фитопаразитов в сообществах при загрязнении почвы тяжелыми металлами [Суцук, Груздева, 2012; Лайдинен и др., 2013]. Одним из новых направлений является исследование влияния преднамеренной интродукции древесных растений на сообщества почвенных нематод на территории Карелии. Выявлено увеличение разнообразия, численности и относительного обилия фитопаразитических нематод в почве под древесными интродуцентами по сравнению с естественными лесными биоценозами. Обнаружены редкие для Республики Карелия виды фитопаразитических нематод, выявлен новый для России вид энтомопатогенной нематоды [Калинкина и др., 2016, 2019].

В 1970–90-е годы в лаборатории паразитологии изучались вопросы преферентного поведения некоторых беспозвоночных и экто-

термных животных (фото-, термо-, гало- и рН-преферендумы). Показано, что при заражении паразитами поведенческие реакции изменялись преимущественно у вторых в цикле развития промежуточных хозяев паразитов. Полученные результаты выявили адаптивное значение индукции гостального поведения в поддержании устойчивости паразитарных систем [Кауфман, 1985, 1989, 1995].

Изучение паразитов пушных зверей клеточного содержания также было одним из важных направлений работы лаборатории. На протяжении нескольких лет сотрудники лаборатории паразитологии Л. В. Аникиева, В. С. Аниканова и Л. А. Беспятова совместно с лабораторией физиологии пушных зверей участвовали в комплексных исследованиях песцов, норок и кроликов в зверохозяйствах Карелии. Установлен видовой состав паразитов, изучены биология массовых видов паразитов и паразито-хозяйственные отношения при дифиллоботриозе и токсаскаридозе песцов. Показано, что в условиях искусственного содержания животных видовой состав паразитов меняется в сторону преобладания видов с простым циклом развития и высокой устойчивостью к неблагоприятным факторам среды. Прослежены экологи-

ческие адаптации и межвидовые отношения доминирующих видов паразитов. Определена специфика паразитарных систем пушных зверей и роль кокцидий сем. Eimeriidae в онтогенезе разводимых в неволе животных [Аникиева и др., 1984, 1988, 1990; Аниканова, 1994]. С 2010 года возобновились исследования гельминтов водно-болотных птиц на территории Карелии. Были обработаны сборы 319-й Союзной гельминтологической экспедиции, которые хранились в музее. Совместно с сотрудниками лаборатории зоологии А. В. Артемьевым и Н. В. Лапшиным собран новый материал. Установлены особенности формирования видового состава паразитов водно-болотных птиц, оценена роль различных видов хозяев с учетом особенностей их экологии и питания в формировании видового разнообразия паразитов [Яковлева и др., 2013; Lebedeva et al., 2015; Лебедева и др., 2019; Yakovleva et al., 2021].

Самостоятельным и перспективным направлением исследований лаборатории стала разработка вопросов популяционного полиморфизма паразитов. На примере цестод рода *Proteocephalus* – паразитов разных систематических и эволюционных групп рыб описана морфологическая структура популяции парази-



Участники III международного симпозиума «Problems of Fish Parasitology», проводившегося в Петрозаводске с 14 по 21 августа 1991 г.

Participants of the III International Symposium *Problems of Fish Parasitology*, held in Petrozavodsk from August 14 to August 21, 1991

тов, ее статика и динамика под воздействием комплекса биотических и абиотических факторов среды. Разработана методология популяционной морфологии паразитов рыб и дана оценка основных закономерностей формирования морфологической изменчивости паразитов рыб [Аникиева, 2000, 2004, 2005, 2008, 2010; Аникиева и др., 2004, 2007, 2015; Аникиева, Иешко, 2007, 2010, 2022; Аникиева, Доровских, 2009; Anikieva et al., 2017].

В настоящее время это направление развивается с применением современных методов [Sokolov et al., 2016, 2019; Lumme et al., 2017; Sokolov, Lebedeva, 2018; Lebedeva et al., 2021a, b]. Молекулярно-генетическими методами выявлен видовой полиморфизм трематод рода *Diplostomum* – возбудителей гельминтозов пресноводных рыб и их хозяев на территории Палеарктики [Lebedeva et al., 2021a, b]. Подтвержден видовой статус двух представителей рода – *Diplostomum baeri* Dubois, 1937 и

D. petromyzifluviatilis Müller (Diesing, 1850). Полученные последовательности ДНК *Diplostomum baeri* идентичны таковым от ранее не идентифицированной линии *Diplostomum* sp. clade Q от моллюсков и карповых рыб в Европе [Faltýnková et al., 2022]. Филогенетический анализ *D. petromyzifluviatilis* из мозга европейской речной миноги (бассейн Балтийского моря) и арктической миноги (бассейн Белого моря) показал, что паразиты обоих видов миног являются конспецифичными с *Diplostomum* sp. Lineage 4. Метацеркарии не являются специфичными паразитами миног, паразитируя также в трехиглой колюшке *Gasterosteus aculeatus* и окуне *Perca fluviatilis* [Lebedeva et al., 2022].

В последние годы в практику паразитологических исследований входят и современные омиксные технологии. Методом высокопроизводительного секвенирования маркерных последовательностей (16S рPHK) получены данные о таксономическом профиле бакте-



Лаборатория паразитологии на Гомсельском полевом стационаре, май 2002 г.

Первый ряд: Л. И. Груздева, В. С. Аниканова, Л. А. Беспятова, Л. В. Аникиева. Второй ряд: Б. С. Шульман, Е. П. Иешко, Т. Е. Коваленко, С. В. Бугмырин, Ю. Ю. Барская. Третий ряд: Е. М. Матвеева, Д. И. Лебедева, С. Г. Карпова, Н. В. Евсеева

Staff of the Laboratory of Parasitology at the Gomselsky field station, May 2002

First row: L. I. Gruzdeva, V. S. Anikanova, L. A. Bespyatova, L. V. Anikieva. Second row: B. S. Shul'man, E. P. Ieshko, T. E. Kovalenko, S. V. Bugmyrin, Yu. Yu. Barskaya. Third row: E. M. Matveeva, D. I. Lebedeva, S. G. Karpova, N. V. Evseeva

риальных сообществ желудочно-кишечного тракта (ЖКТ) радужной форели. Показано, что помимо внешних клинических проявлений смешанного бактериального заболевания в организме форели происходят изменения, вызванные как инфекцией, так и последующим лечением антибиотиками, включая нарушения в микробиоте ЖКТ, такие как элиминация молочнокислых бактерий и прогрессирующее появление некоторых бактериальных таксонов, в частности *Mycoplasmataceae*. Сезонные флуктуации и замена одних таксонов другими в микробиоте рыб могут быть продиктованы физиологией, возрастом, онтогенетическим развитием хозяина, условиями выращивания (составом корма, температурным режимом или качеством воды), а также болезнями и лечением антибиотиками [Parshukov et al., 2019, 2022].

Приоритетной задачей современных экологических исследований является изучение ответных реакций популяций и сообществ паразитов, связанных с изменением окружающей среды. На примере моногении *Gyrodactylus salaris* и микроспоридии *Glugea hertwigi* впервые изучена многолетняя феноменология массовых эпизоотий, динамика показателей зараженности и влияние паразитов на выживаемость и численность рыб-хозяев [Иешко и др., 2000; Шульман и др., 2005]. Прослежена феноменология двойной инвазии – европейской корюшки *Osmerus eperlanus* и микроспоридии *Glugea hertwigi* в новое место обитания – озеро Сямозеро (Карелия), где ранее оба вида не встречались. В истории интродукции выделено 4 этапа: латентный, «акклиматизационный взрыв» численности хозяина-интродуцента, популяционный взрыв численности микроспоридии *Glugea hertwigi*, восстановление аборигенного вида ряпушки на фоне падения численности интродуцентов. Проведенные исследования показали, что эпизоотия, вызванная микроспоридией *Glugea hertwigi*, стала единственным популяционным механизмом регуляции численности интродуцента-корюшки [Anikieva et al., 2022]. При изучении паразитов водно-болотных птиц на территории Карелии выявлены виды, имеющие эпизоотическое значение для рыб, птиц и человека – *Apophallus mühlungi*, *Bilharziella polonica*, р. *Gigantobilharzia* sp., виды р. *Diplostomum*, *Ligula intestinalis*, *Contracaecum rudolphi* [Яковлева и др., 2013, 2019; Yakovleva et al., 2021].

Важной и актуальной задачей современных паразитологических исследований в Карелии остается оценка экологических рисков, связанных с ведением аквакультуры. Интенсивное развитие аквакультуры имеет широкий спектр воздействий на естественные водоемы,

приводящих как к их эвтрофикации, так и к распространению паразитарных заболеваний, опасных для природных популяций рыб. В ряде карельских форелевых хозяйств отмечены случаи массового заражения рыб генетической формой паразита лосося моногении *Gyrodactylus salaris*. Предполагается, что данная форма возникла при освоении нового хозяина – радужной форели в результате скрещивания естественного вида *Gyrodactylus salaris* и неясного родителя *Gyrodactylus* sp. по мужской линии [Ziętara et al., 2006]. Современные исследования лаборатории паразитологии направлены на выяснение селективной роли садковой аквакультуры в формообразовании паразитов, их видовой специфичности и вирулентности для диких лососевых рыб [Ieshko et al., 2016; Parshukov et al., 2021; Kudryavtsev et al., 2022]. Начаты работы по генотипированию форелевых хозяйств и созданию баз данных генетического статуса опасных паразитов разводимых рыб с целью усиления контроля со стороны ветеринарных служб в сфере карантинных мероприятий при перевозке посадочного материала. Новым и весьма эффективным способом выступает разработка и внедрение в арсенал госветслужб и рыбопроизводческих хозяйств обнаружение присутствия моногений рода *Gyrodactylus* в пробах воды [Hansen et al., 2022]. Данная генетическая технология анализа «экологической» ДНК (e-DNA) является чувствительной и надежной в плане поиска паразита и может зарекомендовать себя в качестве экспресс-метода оценки инфекционного статуса района (акватория, бассейны), поставляющего посадочный материал.

Понимание природы и механизмов, определяющих отношения паразит-хозяин на уровне сообществ, – одна из проблем экологической паразитологии, которая до настоящего времени не получила однозначного толкования. В работе «Паразитизм и эволюция экосистем (экологические аспекты паразитизма) Витас Леонович Контримавичус [1982] резонно замечает, что сравнительно легко объяснить возникновение паразитизма, однако значительно труднее показать, каким образом он стал столь распространенным. Общеизвестно, что живым организмам свойственна способность активно защищаться от паразитов, но вместе с тем эволюция не привела к выработке устойчивости хозяев к паразитам и генетическому закреплению этих свойств. Отвечая на этот вопрос, В. Л. Контримавичус считает, что естественный отбор в определенной степени способствует сохранению толерантности к паразитам. При этом полагая, что устойчивость

отношений в системе паразит-хозяин сформировалась благодаря эволюционно поддерживаемой толерантности хозяев к паразитам. Однако данная интерпретация не раскрывает истинную природу и механизмы формирования толерантности.

Развитие популяционных методов в паразитологических исследованиях и имеющиеся результаты показывают, что основой для понимания широкого распространения паразитов в природе являются паразито-хозяинные отношения на популяционном уровне. Работы Crofton [1971a, b] и Бреева [1972] показали, что численность паразитов имеет агрегированный характер, а негативно-биномиальное распределение (НБР) является адекватной моделью расселения паразитов в популяции хозяина и ключевым в объяснении закономерностей устойчивого и длительного сосуществования паразитарных систем. Агрегированность – это не только тот факт, что в исследуемой популяции хозяев преобладают особи с низкой зараженностью, но и то, что именно паразиты этих хозяев могут обеспечить дальнейшее сохранение и поддержание численности. С другой стороны, немногочисленные сильно зараженные хозяева, погибая, являются условием контроля численности популяции паразитов. В процессе эволюции паразитарных отношений неизбежно должно было возникнуть некое равновесное состояние между популяциями паразита и хозяина, позволяющее паразитарной системе существовать неопределенно долгое время. Агрегированность распределения паразитов возникает даже при наличии несущественных различий в индивидуальной устойчивости хозяев к заражению, которая проявляется даже у строго селектированных хозяев в чистых линиях. Распределение численности паразитов позволяет успешно решать задачи, связанные с регуляцией посредством иммунных реакций хозяина, ограничивающих выживаемость и плодовитость паразитов. Ведь, собственно, только при высокой численности паразита возникает иммунный ответ у зараженного хозяина, тогда как при низкой интенсивности инвазии развитие и созревание паразитов может происходить при иммунной толерантности хозяев. Именно агрегированность распределения паразитов является основным механизмом экологической толерантности хозяев, обеспечивающим эффективную защиту паразитов от естественного отбора. Нашими исследованиями паразитов природных популяций различных видов животных и растений показано, что НБР является репрезентативной моделью паразито-хозяинных отношений. Она позволяет

изучать природу паразито-хозяинных отношений, а также прогнозировать динамику развития эпизоотических процессов, основанных на оценке параметров распределения численности паразитов [Павлов, Иешко, 1986, Иешко, 1988; Иешко и др., 2008, 2009, 2018].

Важным этапом в развитии экологической паразитологии явилась разработка подхода к изучению взаимодействия паразита и хозяина на биоценотическом уровне. Изучение этой проблемы основано на концепции В. А. Догеля, считавшего, что «совокупность паразитов, обитающих на одной особи хозяина, представляет собой своеобразный биоценоз, имеющий свои закономерности развития и свою динамику» [Догель, 1962, с. 227]. Специфика изучения экологии сообществ паразитов состоит в том, что в отличие от свободноживущих организмов, для которых единицей оценки разнообразия является местообитание, размер которого во многом зависит от воли и возможностей исследователя, для паразитов минимальная единица разнообразия дискретна и четко определена – это организм одной особи хозяина. В этом контексте исследование причин изменчивости видового богатства паразитофауны определенного хозяина следует начинать с анализа процесса формирования фауны инфрасообществ («своеобразного биоценоза» паразитов одной особи хозяина). При таком подходе реализуется важный аспект изучения динамики видового богатства паразитов: формирование паразитофауны рассматривается на разных пространственных уровнях – не только на уровне популяции хозяина, но и на уровне особи хозяина, поскольку хозяин для паразита есть не просто среда обитания, но и территория, определяющая границы биоценоза (инфрасообщества), а значит, и паразитофауны (компонентного сообщества). Паразитология, в отличие от экологии свободноживущих организмов, имеет определенные преимущества, связанные с представлениями минимальной единицы паразитарного сообщества – инфрасообщества, паразитарное население отдельной особи хозяина. Существование инфрасообществ паразитов ограничено индивидуальной продолжительностью жизни хозяина. При соблюдении определенных принципов однородности, которые являются статистически равноценными повторностями, их количество и состав обуславливает структурированность видового богатства компонентного сообщества паразитов. Данный подход позволяет использовать основные положения островной биогеографии, где хозяин рассматривается как «остров» для паразитов [Ieshko et al., 2018, 2022; Иешко и др., 2019, 2020; Sokolov et al., 2023].



Паразитологические исследования рыб заповедника «Пасвик», октябрь 2022 г.
Слева направо: Е. П. Иешко, А. Н. Паршуков

Parasitological studies of fish in the Pasvik Nature Reserve, October 2022
From left to right: E. P. Ieshko, A. N. Parshukov

Заключение

Анализ становления и развития школы экологической паразитологии в Карелии, а также результаты многолетних исследований показывают важность этого направления в понимании общебиологических закономерностей. В последние годы экологические работы приобретают особую значимость в связи с необходимостью оценок возможных рисков, связанных с естественным изменением окружающей среды и ее антропогенной трансформацией. В природных условиях эволюционно сложившиеся отношения между паразитом и хозяином находятся в состоянии динамического равновесия, нарушение которого может привести к вспышке паразитарных заболеваний.

В настоящее время состав лаборатории паразитологии животных и растений Института биологии КарНЦ РАН сформирован специалистами, исследования которых охватывают широкий круг объектов и направлены на изучение различных аспектов экологии паразитов. За период с 1991 г. и по настоящее время сотрудниками лаборатории подготовлены и успешно защищены 14 диссертаций

по различным аспектам паразитологии [Аниканова, 1991; Иешко, 1992; Беспятова, 1995; Кауфман, 1996; Матвеева, 1998; Аникиева, 2000; Бугмырин, 2003; Барская, 2005; Лебедева, 2006; Новохацкая, 2009; Суцук, 2009; Паршуков, 2012; Яковлева, 2013; Калинкина, 2021]. Высокая публикационная активность коллектива, в том числе и молодых ученых, свидетельствует об актуальности выполняемых исследований и продолжающемся развитии школы экологической паразитологии в Карелии.

Литература

Академическая наука в Карелии: 1946–2006: в 2 т. / Отв. ред. А. Ф. Титов. М.: Наука, 2006. 327 с.

Аниканова В. С. Кокцидии животных зверохозяйств Карелии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 20 с.

Аниканова В. С. Кокцидии кроликов, норок и песцов клеточного разведения. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 1994. 168 с.

*Аникиева Л. В. Популяционная морфология цестод рыб (на примере рода *Proteocephalus*: *Proteocephalidae*): Дис. ... докт. биол. наук в форме научного доклада. М., 2000. 73 с.*

Аникиева Л. В. Изменчивость и фенотипическая структура *Proteocephalus torulosus* (Cestoda: Proteocephalidae) – паразита карповых рыб // Паразитология. 2004. Т. 38, № 2. С. 171–179.

Аникиева Л. В. Фенотипическая изменчивость паразита окуня – цестоды *Proteocephalus percae* (Muller, 1780) (Proteocephalidae) в разных частях видового ареала // Паразитология. 2005. Т. 39, № 5. С. 386–396.

Аникиева Л. В. Популяционная изменчивость *Proteocephalus longicollis* (Cestoda: Proteocephalidae) из европейской ряпушки *Coregonus albula* L. озер Карелии // Паразитология. 2008. Т. 42, № 1. С. 3–12.

Аникиева Л. В. Морфологическая изменчивость паразита лососевидных рыб цестоды *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) из локальных популяций европейской корюшки *Osmerus eperlanus* // Зоологический журнал. 2010. Т. 89, № 5. С. 514–518.

Аникиева Л. В., Анисанова В. С., Осташкова В. В. Паразито-хозяйственные отношения при токсамкардиозе песцов // Паразитология. 1990. Т. 24, № 3. С. 225–231.

Аникиева Л. В., Берестов В. А., Куликов В. А., Осташкова В. В. Токсамкардиоз песцов. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1984. 109 с.

Аникиева Л. В., Берестов А. А., Берестов В. А., Гурьянова С. Д., Осташкова В. В. Дифиллоботриоз песцов. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1988. 109 с.

Аникиева Л. В., Доровских Г. Н. Полиморфизм и внутривидовая изменчивость специфического паразита корюшек – цестоды *Proteocephalus tetrastomus* (Rudolphi, 1810) (Cestoda, Proteocephalidae) // Паразитология. 2009. Т. 43, № 4. С. 309–316.

Аникиева Л. В., Иешко Е. П. Морфологический полиморфизм цестоды *Proteocephalus longicollis* Zeder, 1800 (Cestoda: Proteocephalidae) в онтогенезе // Паразитология. 2007. Т. 41, № 2. С. 103–111.

Аникиева Л. В., Иешко Е. П. Микроэволюционные аспекты морфологической изменчивости и специфичности цестод на примере паразита сиговых рыб цестоды *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (Proteocephalidae) // Паразитология. 2010. Т. 44, № 3. С. 217–225.

Аникиева Л. В., Иешко Е. П. Фенотипическое разнообразие популяционных группировок *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (Cestoda: Proteocephalidae) паразита сига *Coregonus lavaretus* (L.) // Паразитология. 2022. Т. 56, № 2. С. 91–107. doi: 10.31857/S0031184722020016

Аникиева Л. В., Иешко Е. П., Стерлигова О. П. Сукцессионные особенности динамики численности и структуры популяции цестоды *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (Cestoda: Proteocephalidae) // Паразитология. 2007. Т. 41, № 6. С. 526–532.

Аникиева Л. В., Иешко Е. П., Лебедева Д. И. Морфологическая изменчивость цестоды *Proteocephalus percae* (Muller, 1780), паразитирующей у сиговых рыб // Паразитология. 2015. Т. 49, № 3. С. 160–170.

Аникиева Л. В., Малахова Р. П., Иешко Е. П. Экологический анализ паразитов сиговых рыб. Л.: Наука, 1983. 168 с.

Аникиева Л. В., Харин В. Н., Спектор Е. Н. Полиморфизм и структура популяции *Proteocephalus longicollis* Zeder, 1800 (Cestoda: Proteocephalidae) из европейской ряпушки *Coregonus albula* L. // Паразитология. 2004. Т. 38, № 5. С. 438–447.

Балашов Ю. С. Паразитизм и экологическая паразитология // Паразитология. 2011. Т. 45, № 2. С. 81–99.

Барская Ю. Ю. Паразитофауна лососевидных рыб озерно-речной системы Паанаярви-Оланга и особенности ее формирования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2005. 26 с.

Барская Ю. Ю., Иешко Е. П. Формирование паразитофауны лососевидных рыб озерно-речной системы Паанаярви-Оланга // Паразитология. 2005. Т. 39, № 1. С. 25–37.

Барская Ю. Ю., Иешко Е. П., Лебедева Д. И. Паразиты лососевидных рыб Фенноскандии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. 169 с.

Беспятова Л. А. *Metarhizium anisopliae* (Metschn.) Sor. – патогенный гриб для слепней в Карелии // Микология и фитопатология. 1991. Т. 25, № 5. С. 377–380.

Беспятова Л. А. Возбудитель микозов личинок и куколок слепней (Diptera, Tabanidae) // Микология и фитопатология. 1994. Т. 28, № 5. С. 1–7.

Беспятова Л. А. Возбудители микозов слепней таежной зоны Карелии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1995. 21 с.

Беспятова Л. А. Микобиота слепней (Diptera: Tabanidae) разных биотопов Карелии // Микология и фитопатология. 1996. Т. 30, № 6. С. 1–6.

Беспятова Л. А. Особенности микоза личинок слепней (Diptera: Tabanidae) при поражении грибом *Tabanomyces milkoi* (Dudka et Koval) Couch et al. // Микология и фитопатология. 1998. Т. 32, № 3. С. 25–28.

Беспятова Л. А., Бугмырин С. В. Иксодовые клещи Карелии (распространение, экология, клещевые инфекции). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. 100 с.

Беспятова Л. А., Бугмырин С. В. О распространении европейского лесного клеща *Ixodes ricinus* (Acarina, Ixodidae) в Республике Карелия (Россия) // Зоологический журнал. 2021. Т. 100, № 7. С. 745–755. doi: 10.31857/S0044513421070035

Беспятова Л. А., Бугмырин С. В., Кутенков С. А., Никонорова И. А. Численность иксодовых клещей (Acari: Ixodidae) на мелких млекопитающих в лесных биотопах среднетаежной подзоны Карелии // Паразитология. 2019. Т. 53, № 6. С. 463–473. doi: 10.1134/S0031184719060036

Беспятова Л. А., Иешко Е. П., Ивантер Э. В., Бугмырин С. В. Межгодовая динамика численности иксодовых клещей и формирование очага клещевого энцефалита в условиях средней тайги // Экология. 2006. № 5. С. 360–364.

Бобровских Т. К., Узенбаев С. Д. Изучение трофических связей жухлиц и иксодовых клещей серологическим методом // Паразитология. 1987. Т. 21, № 4. С. 522–527.

Бобровских Т. К. Иксодовые клещи (подсемейство Ixodinae) Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1989. 86 с.

Бреев К. А. Применение негативного биномиального распределения для изучения популяционной экологии паразитов. Методы паразитологических исследований. Л.: Наука, 1972. 70 с.

Бугмырин С. В. Эколого-фаунистический анализ паразитов мышевидных грызунов Южной Карелии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2003. 24 с.

Бугмырин С. В., Беспятова Л. А., Аниканова В. С., Иешко Е. П. Численность личинок и нимф таежного клеща *Ixodes persulcatus* (Acari: Ixodidae) у мелких млекопитающих на вырубках среднетаежной подзоны Карелии // Паразитология. 2009. Т. 43, № 4. С. 338–346.

Быкова Х. И., Исси И. В. Микроспоридии – паразиты слепней. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 1991. 102 с.

Глухова В. М. Кровососущие мокрецы сем. (Heleidae) Карелии // Тр. ЗИН АН СССР. 1962. Т. 31. С. 197–249.

Груздева Л. И., Матвеева Е. М. Расширение ареала картофельной цистообразующей нематоды на Северо-Западе России // Труды Центра паразитологии. Т. XLVI: Биоразнообразие и экология паразитов. М.: Наука, 2010. С. 71–80.

Гурьянова С. Д., Сорокина В. В., Сидоров В. С. Влияние мермитид *Paratermis tabanivora* на липидный статус личинок слепней рода *Hybomitra* // Паразитология. 1993. Т. 27, № 5. С. 391–395.

Догель В. А. Общая паразитология. Л.: Изд-во ЛГУ, 1962. 464 с.

Займль-Бухингер В. В., Матвеева Е. М. Экспрессия и функциональная характеристика генов у картофельной цистообразующей нематоды *Globodera rostochiensis* Woll. на ранних этапах жизненного цикла // Известия РАН. Сер. биол. 2019. № 3. С. 236–245. doi: 10.1134/S0002332919030147

Иешко Е. П. Популяционная биология гельминтов рыб. Л.: Наука, 1988. 118 с.

Иешко Е. П. Популяционная экология паразитов рыб (пространственная структура, распределение численности и роль паразитов в структуре сообщества): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1992. 47 с.

Иешко Е. П., Аниканова В. С., Павлов Ю. Л. Особенности распределения численности цестоды *Ditestolepis diaphana* (Cholodkowsky, 1906) в популяции обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L., 1758) Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2008. № 13. С. 57–64.

Иешко Е. П., Бугмырин С. В., Аниканова В. С., Павлов Ю. Л. Особенности динамики и распределения численности паразитов мелких млекопитающих // Труды ЗИН РАН. 2009. Т. 313, № 3. С. 319–328.

Иешко Е. П., Евсеева Н. В., Стерлигова О. П. Роль паразитов рыб в пресноводных экосистемах на примере паразита корюшки (*Osmerus eperlanus*) // Паразитология. 2000. Т. 34, № 2. С. 118–124.

Иешко Е. П., Коросов А. В., Никонорова И. А., Бугмырин С. В. Связь видового богатства сообществ гельминтов и численности хозяина (на примере обыкновенной бурозубки *Sorex araneus*) // Паразитология. 2020. Т. 54, № 1. С. 3–12. doi: 10.31857/S1234567806010010

Иешко Е. П., Коросов А. В., Соколов С. Г. Видовое богатство сообществ паразитов ротана *Perccottus glenii* (Actinopterygii: Odontobutidae) в нативной и приобретенной частях ареала хозяина // Паразитология. 2019. Т. 53, № 2. С. 145–158. doi: 10.1134/S0031184719020066

Иешко Е. П., Матвеева Е. М., Груздева Л. И. Экспериментальное изучение популяционных аспектов взаимодействия хозяина и паразита на примере картофеля – золотистая картофельная нематода *Globodera rostochiensis* // Паразитология. 1999. Т. 33, № 4. С. 340–349.

Иешко Е. П., Матвеева Е. М., Займль-Бухингер В. В., Павлов Ю. Л. Агрегированность численности паразитических нематод как механизм адаптивной реакции растения-хозяина на действие различных температурных условий // Известия РАН. Сер. биол. 2018. № 4. С. 386–392. doi: 10.1134/S0002332918040070

Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема / Под ред. Ю. С. Решетникова. М.: Наука, 1982. 248 с.

Калинкина Д. С. Сообщества почвенных нематод при интродукции древесных растений на Северо-Западе России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2021. 24 с.

Калинкина Д. С., Сущук А. А., Матвеева Е. М. Особенности сообществ почвенных нематод в условиях интродукции древесных растений // Экология. 2016. № 5. С. 360–367.

Калинкина Д. С., Сущук А. А., Матвеева Е. М., Зенкова И. В. Сообщества почвенных нематод подкорового пространства деревьев, интродуцированных на территории Полярно-альпийского ботанического сада // Сибирский экологический журнал. 2019. № 1. С. 71–85. doi: 10.15372/SEJ20190106

Кауфман Б. З. Возможное эволюционное значение реакции термопреферендума пойкилотермных животных // Журн. общей биологии. 1985. Т. 46, № 4. С. 509–515.

Кауфман Б. З. Преферентное поведение экотермных животных. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1989. 148 с.

Кауфман Б. З. Преферентное поведение беспозвоночных. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 1995. 205 с.

Кауфман Б. З. Преферентное поведение беспозвоночных: Абиотические факторы среды: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1996. 49 с.

Контримавичус В. Л. Паразитизм и эволюция экосистем (экологические аспекты паразитизма) // Журн. общ. биол. 1982. Т. 43, № 3. С. 291–302.

Лаврова В. В., Матвеева Е. М. Развитие фитопаразитической нематоды *Globodera rostochiensis* Woll. на корнях дикого клубненосного вида картофеля *Solanum commersonii* Dun. // Труды Карельского научного центра РАН. 2017. № 12. С. 87–95. doi: 10.17076/eb607

Лаврова В. В., Матвеева Е. М., Зиновьева С. В. Экспрессия R-генов при генетической и индуцированной устойчивости картофеля к цистообразующей нематоды *Globodera rostochiensis* (Wollenweber, 1923) Behrens, 1975 // ДАН. 2015. Т. 464, № 2. С. 231–233.

Лаврова В. В., Матвеева Е. М., Зиновьева С. В. Активность компонентов антиоксидантной системы в корнях растений картофеля при кратковременном снижении температуры и инвазии паразитическими нематодами // ДАН. 2017. Т. 476, № 5. С. 592–595. doi: 10.7868/S0869565217290254

Лайдинен Г. Ф., Груздева Л. И., Титов А. Ф., Казнина Н. М., Батова Ю. В., Сущук А. А. Состояние травянистой растительности и сообществ почвенных нематод в условиях промышленного загрязнения // Труды Карельского научного центра РАН. 2013. № 6. С. 17–26.

Лебедева Д. И. Трематоды рыб Ладожского озера: фауна, экология, зоогеография: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2006. 26 с.

Лебедева Д. И., Яковлева Г. А., Артемьев А. В. Паразиты речной (*Sterna hirundo*) и полярной (*Sterna paradisaea*) крачек (Charadriiformes, Laridae) в Карелии // Зоологический журнал. 2019. Т. 98, № 9. С. 1019–1024. doi: 10.1134/S0044513419090058

Лутта А. С. Слепни (Diptera, Tabanidae) Карелии. Л.: Наука, 1970. 300 с.

Лутта А. С. 25 лет арахноэнтомологических исследований в Карелии // Паразитологические исследования в Карельской АССР и Мурманской области. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1976. С. 4–20.

Лутта А. С., Хейсин Е. М., Шульман Р. Е. Иксодовые клещи КАССР и меры борьбы с ними. Петрозаводск: Госиздат Карел. АССР, 1959. 68 с.

Матвеева Е. М. Популяционные аспекты взаимодействия паразитической нематоды *Globodera rostochiensis* и картофеля: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1998. 27 с.

Матвеева Е. М., Сущук А. А. Особенности сообществ почвенных нематод в различных типах естественных биоценозов: информативность параметров оценки // Известия РАН. Сер. биол. 2016. № 5. С. 551–560. doi: 10.7868/S0002332916040093

Матвеева Е. М., Сущук А. А., Калинкина Д. С., Займль-Бухингер В. В. Методические основы изучения фитопаразитических нематод: Учеб.-метод. пособие. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2018. 61 с.

Нематоды естественных и трансформированных экосистем: Сб. научных статей / Науч. ред. Е. П. Иешко. Петрозаводск: ПИН, 2007. 170 с.

Новохацкая О. В. Динамика паразитофауны рыб эвтрофируемого водоема: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2009. 26 с.

Павлов Ю. Л., Иешко Е. П. Модель распределения численности паразитов // Доклады АН СССР. 1986. Т. 289, № 3. С. 746–748.

Паршуков А. Н. Микробиоценоз радужной форели в садковых хозяйствах Карелии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2011. 25 с.

Румянцев Е. А. Эволюция фауны паразитов рыб в озерах. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 1996. 188 с.

Румянцев Е. А. Концепция паразитологической типизации озер // Паразитология. 2000. Т. 34, № 1. С. 42.

Румянцев Е. А. Экологическая сукцессия фауны паразитов рыб в озерах // Паразитология. 2004. Т. 38, № 2. С. 180.

Соловьева Г. И. Паразитические нематоды древесных и травянистых растений. Обзор рода *Paratylenchus* Micoletky, 1922 (Nematoda: Criconematidae) [определитель]. Л.: Наука, 1972. 101 с.

Соловьева Г. И. Экология почвенных нематод. Л.: Наука, 1986. 248 с.

Соловьева Г. И., Васильева А. П., Груздева Л. И. Свободноживущие и фитопаразитические нематоды Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1976. 106 с.

Соловьева Г. И., Потаевич Е. В., Богданова А. П., Макарычева И. В., Коваленко Т. Е. Физиология глободерорезистентности картофеля. М.: Наука, 1989. 134 с.

Соловьева Г. И., Потаевич Е. В., Кучко Л. А., Васильева А. П. Цистообразующая картофельная нематода и меры борьбы с ней. Петрозаводск: Карелия, 1980. 24 с.

Сущук А. А. Сообщества почвенных нематод естественных и трансформированных биоценозов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2009. 21 с.

Сущук А. А., Груздева Л. И. Сообщества почвенных нематод в условиях загрязнения среды тяжелыми металлами // Ученые записки ПетрГУ. Серия: Естественные и технические науки. 2012. № 4(125). С. 29–32.

Сысоева М. И., Матвеева Е. М., Лаврова В. В., Шерудило Е. Г., Шибаева Т. Г., Икконен Е. Н. Физиолого-биохимические и паразитологические методы исследования зараженного нематодой растения: Учеб.-метод. пособие. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. 79 с.

Усова З. В. Фауна мошек (Diptera, Simuliidae) Карелии и Мурманской области. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 289 с.

Филиппченко А. А. Экологическая концепция паразитизма и самостоятельность паразитологии как научной дисциплины // Ученые записки ЛГУ. Сер. биол. 1937. Т. 3, вып. 4. С. 4–14.

Шульман С. С., Малахова Р. П., Рыбак В. Ф. Сравнительно-экологический анализ паразитов рыб озер Карелии. Л.: Наука, 1974. 107 с.

Шульман С. С., Шульман-Альбова Р. Е. Паразиты рыб Белого моря. М.; Л.: АН СССР, 1953. 200 с.

Шульман Б. С., Щуров И. Л., Иешко Е. П. Сезонные изменения зараженности молоди пресноводного лосося (*Salmo salar* Morpha *Sebago* Girard) моногенной *Gyrodactylus salaris* // Паразитология. 2005. Т. 39, № 4. С. 318–321.

Яковлева Г. А. Фауна трематод водно-болотных птиц Карелии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2013. 25 с.

Яковлева Г. А., Артемьев А. В., Лебедева Д. И. Экспансия большого баклана (*Phalacrocorax carbo* L., 1758) на Северо-Западе России как возможность распространения паразитов // Российский журнал биологических инвазий. 2019. Т. 12, № 4. С. 118–123.

Яковлева Г. А., Лебедева Д. И., Иешко Е. П. Эколого-фаунистические особенности видового состава трематод водно-болотных птиц Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2013. № 2. С. 108–110.

Anikieva L. V., Ieshko E. P., Pugachev O. N. The parasite fauna of ecological forms of the European smelt,

Osmerus eperlanus // Паразитология. 2017. Vol. 51, no. 5. С. 369–377.

Anikieva L. V., Ieshko E. P., Sterligova O. P., Reshetnikov Yu. S. Biological invasions: European smelt *Osmerus eperlanus* (L.) and microsporidium *Glugea hertwigi* Weissenberg, 1911. // Russian Journal of Biological Invasions. 2022. Vol. 13, no. 1. P. 1–10. doi: 10.1134/S2075111722010027

Banks N. C., Hodda M., Singh S. K., Matveeva E. M. Dispersal of potato cyst nematodes measured using historical and spatial statistical analyses // Phytopathology. 2012. Vol. 102, no. 6. P. 620–626. doi: 10.1094/PHYTO-08-11-0224

Bugmyrin S. V., Belova O. A., Bespyatova L. A., Ieshko E. P., Karganova G. G. Morphological features of *Ixodes persulcatus* and *I. ricinus* hybrids: nymphs and adults // Exp. Appl. Acarol. 2016. Vol. 69, no. 3. P. 359–369. doi: 10.1007/s10493-016-0036-3

Bugmyrin S. V., Belova O. A., Ieshko E. P., Bespyatova L. A., Karganova G. G. Morphological differentiation of *Ixodes persulcatus* and *I. ricinus* hybrid larvae in experiment and under natural condition // Ticks and Tick-borne Diseases. 2015. Vol. 6, no. 2. P. 129–133. doi: 10.1016/j.ttbdis.2014.11.001

Bugmyrin S. V., Bespyatova L. A., Korotkov Y. S. Long-term dynamics of *Ixodes persulcatus* (Acari: Ixodidae) abundance in the north-west of its range (Karelia, Russia) // Exp. Appl. Acarol. 2019. Vol. 77, no. 2. P. 229–240. doi: 10.1007/s10493-019-00342-y

Bugmyrin S. V., Romanova L. Yu., Belova O. A., Kholodilov I. S., Bespyatova L. A., Chernokhaeva L. L., Gmyl L. V., Klimentov A. S., Ivannikova A. Y., Polienko A. E., Yakovlev A. S., Ieshko E. P., Gmyl A. P., Karganova G. G. Pathogens in *Ixodes persulcatus* and *Ixodes ricinus* ticks (Acari, Ixodidae) in Karelia (Russia) // Ticks and Tick-borne Diseases. 2022. Vol. 13, no. 6. P. 102045. doi: 10.1016/j.ttbdis.2022.102045

Crofton H. D. A quantitative approach to parasitism // Parasitology. 1971a. Vol. 62. P. 179–194.

Crofton H. D. A model of host-parasite relationships // Parasitology. 1971b. Vol. 63. P. 343–364.

Faltýnková A., Kudlai O., Pantoja C., Yakovleva G., Lebedeva D. Another plea for 'best practice' in molecular approaches to trematode systematics: *Diplostomum* sp. clade Q identified as *Diplostomum baeri* Dubois, 1937 in Europe // Parasitology. 2022. Vol. 149, no. 4. P. 503–518. doi: 10.1017/S0031182021002092

Hansen H., Ieshko E., Rusch Jo. C., Samokhvalov I., Melnik V., Mugue N., Sokolov S., Parshukov A. *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 (Monogenea, Gyrodactylidae) spreads further – a consequence of rainbow trout farming in Northern Russia // Aquatic Invasions. 2022. Vol. 17, no. 2. P. 224–237. doi: 10.3391/ai.2022.17.2.06

Hoogen J., Geisen S., Routh D., Ferris H., Traunspurger W., Wardle D. A., de Goede R. G. M., Adams B. J., Ahmad W., Andriuzzi V. S., Bardgett R. D., Bonkowski M., Campos-Herrera R., Cares J. E., Caruso T., de Brito Caixeta L., Chen X., Costa S. R., Creamer R., da Cunha Castro J. M., Dam M., Djigal D., Escuer M., Griffiths B. S., Gutiérrez C., Hohberg K., Kalinkina D., Kardol P., Kergunteuil A., Korthals G., Krashevskaya V., Kudrin A. A., Li Q., Liang W., Magilton M., Marais M., Martín J. A. R., Matveeva E., Mayad E. H., Mulder C.,

Mullin P., Neilson R., Nguyen T. A. D., Nielsen U. N., Okada H., Rius J. E. P., Pan K., Peneva V., Pellissier L., da Silva J. C. P., Pitteloud C., Powers T. O., Powers K., Quist C. W., Rasmann S., Moreno S. S., Scheu S., Setälä H., Sushchuk A., Tiunov A. V., Trap J., van der Putten W., Vestergård M., Villenave C., Waeyenberge L., Wall D. H., Wilschut R., Wright D. G., Yang J., Crowther T. W. Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale // Nature. 2019. Vol. 572. P. 194–198. doi: 10.1038/s41586-019-1418-6

Ieshko E. P., Barskaya Y. Y., Parshukov A. N., Lumme J., Khilunov O. V. Occurrence and morphogenetic characteristics of *Gyrodactylus* (Monogenea: Gyrodactylidae) from a rainbow trout farm (Lake Ladoga, Russia) // Acta Parasitol. 2016. Vol. 61, no. 1. P. 151–157. doi: 10.1515/ap-2016-0020

Ieshko E. P., Lebedeva D. I., Anikieva L. V., Gorbach V. V., Ilmast N. V. Helminth communities of *Coregonus lavaretus* (Salmonidae: Coregoninae) from Lake Kamennoye (Kostomuksha State Nature Reserve, Russia) // Nat. Conserv. Res. 2022. Vol. 7, no. 3. P. 75–87. doi: 10.24189/ncr.2022.032

Ieshko E. P., Matveeva E. M., Seiml-Buchinger V. V., Pavlov Y. L. Parasitic nematode abundance aggregation as a mechanism of the adaptive response of the host plant to temperature variations // Biol. Bull. 2018. Vol. 45, no. 4. P. 345–350. doi: 10.1134/S1062359018040076

Kudryavtsev A., Parshukov A., Kondakova E., Volkova E. *Vannella mustalahtiana* sp. nov. (Amoebozoa, Vannellida) and rainbow trout nodular gill disease (NGD) in Russia // Diseases of Aquatic Organisms. 2022. Vol. 148. P. 29–41. doi: 10.3354/dao03641

Lebedeva D. I., Chrisanfova G. G., Ieshko E. P., Guliaev A. S., Yakovleva G. A., Mendsaikhan B., Semyenova S. K. Morphological and molecular differentiation of *Diplostomum* spp. metacercariae from brain of minnows (*Phoxinus phoxinus* L.) in four populations of northern Europe and East Asia // Infect. Genet. Evol. 2021a. Vol. 92. Art. 104911. doi: 10.1016/j.meegid.2021.104911

Lebedeva D., Muñoz G., Lumme J. New salinity tolerant species of *Gyrodactylus* (Platyhelminthes, Monogenea) on intertidal and supratidal fish species from the Chilean coast // Acta Parasitol. 2021b. Vol. 66, no. 3. P. 1021–1030. doi: 10.1007/s11686-021-00347-x

Lebedeva D. I., Popov I. Y., Yakovleva G. A., Zaitcev D. O., Bugmyrin S. V., Makhrov A. A. No strict host specificity: Brain metacercariae *Diplostomum petromyzifluviatilis* Müller (Diesing, 1850) are conspecific with *Diplostomum* sp. Lineage 4 of Blasco-Costa et al. (2014) // Parasitol. Int. 2022. Vol. 91. Art. 102654. doi: 10.1016/j.parint.2022.102654

Lebedeva D. I., Yakovleva G. A., Ieshko E. P. Nematodes in the mallard (*Anas platyrhynchos* Linnaeus, 1758) and the common goldeneye (*Bucephala clangula* Linnaeus, 1758) (Anatidae) from Northern Europe // Parasitol. Res. 2015. Vol. 114, no. 10. C. 3935–3937. doi: 10.1007/s00436-015-4697-3

Lumme J., Zięta M. S., Lebedeva D. Ancient and modern genome shuffling: reticulate mito-nuclear phylogeny of four related allopatric species of *Gyrodactylus* von Nordmann, 1832 (Monogenea: Gyrodactylidae), ectoparasites on the eurasian minnow *Phoxinus phoxinus*

(L.) (Cyprinidae) // Syst. Parasitol. 2017. Vol. 94, no. 2. P. 183–200. doi: 10.1007/s11230-016-9696-y

Parshukov A. N., Fokina N. N., Sukhovskaya I. V., Kantserova N. P., Lysenko L. A. Infection and antibiotic treatment have prolonged effect on gut microbiota, muscle and hepatic fatty acids in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // J. Appl. Microbiol. 2022. Vol. 133, no. 3. P. 1709–1724. doi: 10.1111/jam.15674

Parshukov A., Kashinskaya E., Simonov E., Hlunov O., Izvekova G., Andree K., Solovyev M. Variations of the intestinal gut microbiota of farmed rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum), depending on the infection status of the fish // J. Appl. Microbiol. 2019. Vol. 127, no. 2. P. 379–395. doi: 10.1111/jam.14302

Parshukov A., Vlasenko P., Simonov E., Ieshko E., Burdukovskaya T., Anikieva L., Kashinskaya E., Andree K.B., Solovyev M. Parasitic copepods *Caligus lacustris* (Copepoda: Caligidae) on the rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* in cage aquaculture: morphology, population demography, and first insights into phylogenetic relationships // Parasitol. Res. 2021. Vol. 120, no. 7. P. 2455–2467. doi: 10.1007/s00436-021-07198-5.

Sokolov S. G., Ieshko E. P., Gorbach V. V. Parasites of *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Actinopterygii: Odontobutidae) in the native and the introduced host range: Abundance-occupancy and abundance-variance relationships // Parasitol. Int. 2023. Vol. 93, 102699. doi: 10.1016/j.parint.2022.102699

Sokolov S. G., Lebedeva D. I., Kalmykov A. P. Phylogenetic position of trematode *Amurotrema dombrowskajae* Achmerow, 1959 (Paramphistomoidea: Cladorchiidae) based on partial 28S rDNA nucleotide sequences // Helminthologia. 2016. Vol. 53, no. 2. P. 161–164. doi: 10.1515/helmin-2016-0006

Sokolov S. G., Lebedeva D. I., Murzina S. A., Parshukov A. N., Bystrova K. A., Ieshko E. P. Morphology and phylogeny of *Henneguya oviperda* infecting oocytes of *Esox lucius*, with description of parasite-induced histopathology // Diseases of Aquatic Organisms. 2019. Vol. 133, no. 2. P. 91–98. doi: 10.3354/dao03331

Sokolov S., Lebedeva D. Myxidium shedkoae Sokolov, 2013 (Myxozoa: Myxidiidae), a parasite of the gallbladder of *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Actinopterygii: Odontobutidae): supplementary data on morphology and phylogenetic position based on 18S rDNA Sequence Analysis // Acta Vet. Hung. 2018. Vol. 66, no. 2. P. 258–268. doi: 10.1556/004.2018.024

Yakovleva G., Lebedeva D., Bugmyrin S. Helminths of the Eurasian coot *Fulica atra* at Lake Ladoga coast (Northwestern Russia) // Wetlands. 2021. Vol. 41, no. 8. Art. 118. doi: 10.1007/s13157-021-01513-7

Ziętara M. S., Kuusela J., Lumme J. Escape from an evolutionary dead-end: a triploid clone of *Gyrodactylus salaris* is able to revert to sex and switch host (Platyhelminthes, Monogenea, Gyrodactylidae) // Hereditas. 2006. Vol. 143. P. 86–92. doi: 10.1111/j.2006.0018-0661.0195

References

Anikanova V. S. Coccidia of farm animals in Karelia: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow; 1991. 20 p. (In Russ.)

Anikanova V. S. Coccidia of rabbits, minks and arctic foxes of cellular breeding. Petrozavodsk: KarRC RAS; 1994. 168 p. (In Russ.)

Anikieva L. V. Morphological variability of the cestode parasite *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) from local populations of the European smelt *Osmerus eperlanus*. *Zoologicheskii zhurnal = Biology Bulletin*. 2010;89(5):514–518. (In Russ.)

Anikieva L. V. Phenotypic variability of a perch parasite — cestode *Proteocephalus percae* ((Müller, 1780) (Proteocephalidea) in different parts of the species range. *Parazitologiya*. 2005;39(5):386–396. (In Russ.)

Anikieva L. V. Population morphology of fish cestodes (on the example of the genus *Proteocephalus*: Proteocephalidea): DSc (Dr. of Biol.) thesis. Moscow; 2000. 73 p. (In Russ.)

Anikieva L. V. Populational variability of *Proteocephalus longicollis* (Cestoda: Proteocephalidae) in the vendace *Coregonus albula* from lakes of Karelia. *Parazitologiya*. 2008;42(1):3–12. (In Russ.)

Anikieva L. V. Variability and phenotypic structure of *Proteocephalus torulosus* (Cestoda: Proteocephalidea) — a parasite of cyprinid fishes. *Parazitologiya*. 2004;38(2):171–179. (In Russ.)

Anikieva L. V., Anikanova V. S., Ostashkova V. V. Host-parasite relationship during toxascaridosis of Arctic foxes. *Parazitologiya*. 1990;24(3):225–231. (In Russ.)

Anikieva L. V., Berestov A. A., Berestov V. A., Gur'yanova S. D., Ostashkova V. V. Diphyllbothriasis of Arctic foxes. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR; 1988. 109 p. (In Russ.)

Anikieva L. V., Berestov V. A., Kulikov V. A., Ostashkova V. V. Toxascaridosis of Arctic foxes. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR; 1984. 109 p. (In Russ.)

Anikieva L. V., Dorovskikh G. N. Polymorphism and intraspecific variability in the cestode *Proteocephalus tetrastomus* (Rudolphi, 1810) (Cestoda: Proteocephalidae), a specific parasite of smelt (Osmeridae). *Parazitologiya*. 2009;43(4):309–316. (In Russ.)

Anikieva L. V., Ieshko E. P., Lebedeva D. I. Morphological variability of *Proteocephalus percae* (Müller 1780) parasitizing coregonid fishes. *Parazitologiya*. 2015;49(3):160–170. (In Russ.)

Anikieva L. V., Ieshko E. P. Microevolutionary aspects of morphological variability and specificity of cestodes by the example of *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (Proteocephalidae), a parasite of coregonids. *Parazitologiya*. 2010;44(3):217–225. (In Russ.)

Anikieva L. V., Ieshko E. P. Morphological polymorphism of the cestode *Proteocephalus longicollis* (Cestoda: Proteocephalidae) through the ontogeny. *Parazitologiya*. 2007;41(2):103–111. (In Russ.)

Anikieva L. V., Ieshko E. P. Phenotypic diversity of population groupings of *Proteocephalus longicollis* (Zeder 1800) (Cestoda: Proteocephalidae), a parasite of the whitefish *Coregonus lavaretus* (L.). *Parazitologiya*. 2022;56(2):91–107. doi: 10.31857/S0031184722020016 (In Russ.)

Anikieva L. V., Ieshko E. P., Pugachev O. N. The parasite fauna of ecological forms of the European smelt, *Osmerus eperlanus*. *Parazitologiya*. 2017;51(5):369–377.

Anikieva L. V., Ieshko E. P., Sterligova O. P., Reshetnikov Yu. S. Biological invasions: European smelt *Os-*

merus eperlanus (L.) and microsporidium *Glugea hertwigi* Weissenberg, 1911. *Russian Journal of Biological Invasions*. 2022;13(1):1–10. doi: 10.1134/S2075111722010027

Anikieva L. V., Ieshko E. P., Sterligova O. P. Successional features of the dynamics of abundance and population structure of the cestode *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (Cestoda: Proteocephalidae). *Parazitologiya*. 2007;41(6):526–532. (In Russ.)

Anikieva L. V., Kharin V. N., Spektor E. N. Polymorphism and structure of the population of *Proteocephalus longicollis* Zeder, 1800 (Cestoda: Proteocephalidae) in the vendace *Coregonus albula* L. *Parazitologiya*. 2004;38(5):438–447. (In Russ.)

Anikieva L. V., Malakhova R. P., Ieshko E. P. Ecological analysis of whitefish parasites. Leningrad: Nauka; 1983. 168 p. (In Russ.)

Balashov Yu. S. Parasitism and ecological parasitology. *Parazitologiya*. 2011;45(2):81–99. (In Russ.)

Banks N. C., Hodda M., Singh S. K., Matveeva E. M. Dispersal of potato cyst nematodes measured using historical and spatial statistical analyses. *Phytopathology*. 2012;102(6):620–626. doi: 10.1094/PHYTO-08-11-0224

Barskaya Yu. Yu. Parasitofauna of salmonids of the Paanajarvi – Olanga lake-river system and features of its formation: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. St. Petersburg; 2005. 26 p. (In Russ.)

Barskaya Yu. Yu., Ieshko E. P. Formation of the parasite fauna in salmonidean fishes from the Paanajarvi – Olanga lake-river system. *Parazitologiya*. 2005;39(1):25–37. (In Russ.)

Barskaya Yu. Yu., Ieshko E. P., Lebedeva D. I. Parasites of salmonids of Fennoscandia. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2008. 169 p. (In Russ.)

Bespyatova L. A. Causative agents of fungal infections of horseflies in the taiga zone of Karelia: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. St. Petersburg; 1995. 21 p. (In Russ.)

Bespyatova L. A. Features of mycosis of horseflies larvae (Diptera: Tabanidae) in case of damage by the fungus *Tabanomyces milkoii* (Dudka et Koval) Couch et al. *Mikologiya i fitopatologiya = Mycology and Phytopathology*. 1998;32(3):25–28. (In Russ.)

Bespyatova L. A. *Metarhizium anisopliae* (Metschn.) Sor. – a pathogenic fungus for horseflies in Karelia. *Mikologiya i fitopatologiya = Mycology and Phytopathology*. 1991;25(5):377–380. (In Russ.)

Bespyatova L. A. Mycobiota of horseflies (Diptera: Tabanidae) from different biotopes of Karelia. *Mikologiya i fitopatologiya = Mycology and Phytopathology*. 1996;30(6):1–6. (In Russ.)

Bespyatova L. A. The causative agent of mycoses of larvae and pupae of horseflies (Diptera, Tabanidae). *Mikologiya i fitopatologiya = Mycology and Phytopathology*. 1994;28(5061–7). (In Russ.)

Bespyatova L. A., Bugmyrin S. V. Ixodid ticks of Karelia (distribution, ecology, and tick infections). Petrozavodsk: KarRC RAS; 2012. 100 p. (In Russ.)

Bespyatova L. A., Bugmyrin S. V., Kutenkov S. A., Nikonorova I. A. The abundance of ixodid ticks (Acari: Ixodidae) on small mammals in forest biotopes of the middle taiga subzone of Karelia. *Parazitologiya*. 2019;53(6):463–473. doi: 10.1134/S0031184719060036 (In Russ.)

Bespyatova L. A., Bugmyrin S. V. On the distribution of the castor bean tick, *Ixodes ricinus* (Acarina, Ixodidae), in the Republic of Karelia, Russia. *Zoologicheskij Zhurnal*. 2021;100(7):745–755. doi: 10.31857/S0044513421070035 (In Russ.)

Bespyatova L. A., Ieshko E. P., Ivanter E. V., Bugmyrin S. V. Long-term population dynamics of ixodid ticks and development of tick-borne encephalitis foci under conditions of the middle taiga subzone. *Ekologiya = Ekology*. 2006;5:360–364. (In Russ.)

Bobrovskikh T. K. Ixodid ticks (subfamily Ixodinae) in Karelia. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR; 1989. 86 p. (In Russ.)

Bobrovskikh T. K., Uzenbaev S. D. Study of trophic relations between ground beetles and ixodid ticks by means of serological method. *Parazitologiya*. 1987;21(4):522–527. (In Russ.)

Breev K. A. Use of the negative binomial distribution to study the population ecology of parasites. Methods of parasitological research. Leningrad: Nauka; 1972. 70 p. (In Russ.)

Bugmyrin S. V. Ecological and faunistic analysis of parasites of murine rodents in South Karelia: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Petrozavodsk; 2003. 24 p. (In Russ.)

Bugmyrin S. V., Bespyatova L. A., Anikanova V. S., Ieshko E. P. Abundance of larvae and nymphs of the taiga tick *Ixodes persulcatus* (Acari: Ixodidae) on small mammals in the cut-over lands of the middle taiga subzone of Karelia. *Parazitologiya*. 2009;43(4):338–346. (In Russ.)

Bugmyrin S. V., Bespyatova L. A., Ieshko E. P., Korotkov Y. S., Burenkova L. A., Belova O. A., Romanova L. I., Kozlovskaya L. I., Karganova G. G. Distribution of *Ixodes ricinus* and *I. persulcatus* ticks in southern Karelia (Russia). *Ticks and Tick-borne Diseases*. 2013; 4(1-2):57–62. doi: 10.1016/j.ttbdis.2012.07.004

Bugmyrin S. V., Belova O. A., Bespyatova L. A., Ieshko E. P., Karganova G. G. Morphological features of *Ixodes persulcatus* and *I. ricinus* hybrids: nymphs and adults. *Exp. Appl. Acarol.* 2016;69(3):359–369. doi: 10.1007/s10493-016-0036-3

Bugmyrin S. V., Belova O. A., Ieshko E. P., Bespyatova L. A., Karganova G. G. Morphological differentiation of *Ixodes persulcatus* and *I. ricinus* hybrid larvae in experiment and under natural condition. *Ticks and Tick-borne Diseases*. 2015;6(2):129–133. doi: 10.1016/j.ttbdis.2014.11.001

Bugmyrin S. V., Bespyatova L. A., Korotkov Y. S. Long-term dynamics of *Ixodes persulcatus* (Acari: Ixodidae) abundance in the north-west of its range (Karelia, Russia). *Exp. Appl. Acarol.* 2019;77(2):229–240. doi: 10.1007/s10493-019-00342-y

Bugmyrin S. V., Romanova L. Yu., Belova O. A., Kholodilov I. S., Bespyatova L. A., Chernokhaeva L. L., Gmyl L. V., Klimentov A. S., Ivannikova A. Y., Polienko A. E., Yakovlev A. S., Ieshko E. P., Gmyl A. P., Karganova G. G. Pathogens in *Ixodes persulcatus* and *Ixodes ricinus* ticks (Acari, Ixodidae) in Karelia (Russia). *Ticks and Tick-borne Diseases*. 2022;13(6):102045. doi: 10.1016/j.ttbdis.2022.102045

Bykova Kh. I., Issi I. V. Microsporidia – horsefly parasites. Petrozavodsk: KarRC RAS; 1991. 102 p. (In Russ.)

- Crofton H. D. A quantitative approach to parasitism. *Parasitology*. 1971;62:179–194. (In Russ.)
- Crofton H. D. A model of host-parasite relationships. *Parasitology*. 1971;63:343–364. (In Russ.)
- Dogel' V. A. General parasitology. Leningrad: LGU; 1962. 464 p. (In Russ.)
- Falt'ynková A., Kudlai O., Pantoja C., Yakovleva G., Lebedeva D. Another plea for 'best practice' in molecular approaches to trematode systematics: *Diplostomum* sp. clade Q identified as *Diplostomum baeri* Dubois, 1937 in Europe. *Parasitology*. 2022;149(4):503–518. doi: 10.1017/S0031182021002092 (In Russ.)
- Filipchenko A. A. Ecological concept of parasitism and independence of parasitology as a scientific discipline. *Uchenye zapiski LGU. Ser. biol. = Proceedings of Leningrad State University. Ser. Biol.* 1937;3(4):4–14. (In Russ.)
- Glukhova V. M. Blood-sucking midges of the family (Heleidae) in Karelia. *Tr. ZIN AN SSSR = Proceedings of the Zoological Institute AS USSR*. 1962;31:197–249. (In Russ.)
- Gruzdeva L. I., Matveeva E. M. Expansion of the range of the potato cyst nematode in the North-West of Russia. *Trudy Tsentra parazitologii = Proceedings of the Centre of Parasitology*. Vol. XLVI: Biodiversity and ecology of parasites. Moscow: Nauka; 2010. P. 71–80. (In Russ.)
- Gur'yanova S. D., Sorokina V. V., Sidorov V. S. The influence of the mermetid *Paramermis tabanivora* on the lipid state of horse-fly larvae. *Parazitologiya*. 1993;27(5):391–395. (In Russ.)
- Hansen H., Ieshko E., Rusch Jo. C., Samokhvalov I., Melnik V., Mugue N., Sokolov S., Parshukov A. *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 (Monogenea, Gyrodactylidae) spreads further – a consequence of rainbow trout farming in Northern Russia. *Aquatic Invasions*. 2022;17(2):224–237. doi: 10.3391/ai.2022.17.2.06
- Hoogen J., Geisen S., Routh D., Ferris H., Trautspurger W., Wardle D. A., de Goede R. G. M., Adams B. J., Ahmad W., Andriuzzi W. S., Bardgett R. D., Bonkowski M., Campos-Herrera R., Cares J. E., Caruso T., de Brito Caixeta L., Chen X., Costa S. R., Creamer R., da Cunha Castro J. M., Dam M., Djigal D., Escuer M., Griffiths B. S., Gutiérrez C., Hohberg K., Kalinkina D., Kardol P., Kergunteuil A., Korthals G., Krashevskaya V., Kudrin A. A., Li Q., Liang W., Magilton M., Marais M., Martín J. A. R., Matveeva E., Mayad E. H., Mulder C., Mullin P., Neilson R., Nguyen T. A. D., Nielsen U. N., Okada H., Rius J. E. P., Pan K., Peneva V., Pellissier L., da Silva J. C. P., Pitteloud C., Powers T. O., Powers K., Quist C. W., Rasmann S., Moreno S. S., Scheu S., Setälä H., Sushchuk A., Tiunov A. V., Trap J., van der Putten W., Vestergård M., Villenave C., Waeyenberge L., Wall D. H., Wilschut R., Wright D. G., Yang J., Crowther T. W. Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale. *Nature*. 2019;572:194–198. doi: 10.1038/s41586-019-1418-6
- Ieshko E. P. (ed.). Nematodes of natural and transformed ecosystems: Proceedings. Petrozavodsk: PIN; 2007. 170 p. (In Russ.)
- Ieshko E. P. Population biology of fish helminths. Leningrad: Nauka; 1988. 118 p. (In Russ.)
- Ieshko E. P. Population ecology of fish parasites (spatial structure, abundance distribution and the role of parasites in the community structure): Summary of DSc (Dr. of Biol.) thesis. St. Petersburg; 1992. 47 p. (In Russ.)
- Ieshko E. P., Anikanova V. S., Pavlov Yu. L. Patterns in the distribution of the cestode *Ditestolepis diaphana* (Cholodkowsky 1906) abundances in common shrew population (*Sorex araneus* L., 1758) in Karelia. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2008;13:57–64. (In Russ.)
- Ieshko E. P., Barskaya Y. Y., Parshukov A. N., Lumme J., Khulunov O. V. Occurrence and morphogenetic characteristics of *Gyrodactylus* (Monogenea: Gyrodactylidae) from a rainbow trout farm (Lake Ladoga, Russia). *Acta Parasitol.* 2016;61(1):151–157. doi: 10.1515/ap-2016-0020
- Ieshko E. P., Bugmyrin S. V., Anikanova V. S., Pavlov Yu. L. Features of the dynamics and distribution of the number of parasites of small mammals. *Trudy ZIN RAN = Proceedings of the Zoological Institute RAS*. 2009;313(3):319–328. (In Russ.)
- Ieshko E. P., Evseeva N. V., Sterligova O. P. Role of fishes' parasites in freshwater ecosystems with an example of parasites of the European smelt (*Osmerus eperlanus*). *Parazitologiya*. 2000;34(2):118–124. (In Russ.)
- Ieshko E. P., Korosov A. V., Nikonorova I. A., Bugmyrin S. V. Species richness of helminth communities in relation to host abundance variations (the case of the common shrew *Sorex araneus*). *Parazitologiya*. 2020;54(1):3–12. doi: 10.31857/S1234567806010010 (In Russ.)
- Ieshko E. P., Korosov A. V., Sokolov S. G. Species richness of parasite assemblages in the Chinese slipper *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Actinopterygii) in the host's native and non-native ranges. *Parazitologiya*. 2019;53(2):145–158. doi: 10.1134/S0031184719020066 (In Russ.)
- Ieshko E. P., Lebedeva D. I., Anikieva L. V., Gorbach V. V., Ilmast N. V. Helminth communities of *Coregonus lavaretus* (Salmonidae: Coregoninae) from Lake Kamennoye (Kostomuksha State Nature Reserve, Russia). *Nat. Conserv. Res.* 2022;7(3):75–87. doi: 10.24189/ncr.2022.032
- Ieshko E. P., Matveeva E. M., Gruzdeva L. I. Experimental study of population aspects in host-parasite interaction with an example of potato – golden potato nematode *Globodera rostochiensis*. *Parazitologiya*. 1999;33(4):340–349. (In Russ.)
- Ieshko E. P., Matveeva E. M., Seiml-Buchinger V. V., Pavlov Yu. L. Parasitic nematode abundance aggregation as a mechanism of the adaptive response of the host plant to temperature variations. *Biol. Bull.* 2018;45(4):345–350. doi: 10.1134/S1062359018040076
- Ieshko E. P., Matveeva E. M., Zaiml'-Buchinger V. V., Pavlov Yu. L. Parasitic nematode abundance aggregation as a mechanism of the adaptive response of the host plant to temperature variations. *Izvestiya RAN. Ser. biol. = Biology Bulletin*. 2018;4:386–392. doi: 10.1134/S0002332918040070 (In Russ.)
- Kalinkina D. S. Communities of soil nematodes during the introduction of woody plants in the North-

West of Russia: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Ekaterinburg; 2021. 24 p. (In Russ.)

Kalinkina D. S., Sushchuk A. A., Matveeva E. M. Characteristics of soil nematode communities under conditions of woody plant introduction. *Ekologiya = Russian Journal of Ecology*. 2016;5:360–367. (In Russ.)

Kalinkina D. S., Sushchuk A. A., Matveeva E. M., Zenkova I. V. Soil nematode communities under crowns of trees introduced in Polar-Alpine Botanical Garden. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal = Siberian Journal of Ecology*. 2019;1:71–85. doi: 10.15372/SEJ20190106 (In Russ.)

Kaufman B. Z. Possible evolutionary significance of the thermopreferendum reaction in poikilothermic animals. *Zhurnal obshchei biologii = Journal of General Biology*. 1985;46(4):509–515. (In Russ.)

Kaufman B. Z. Preferential behaviour of ectotherms. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR; 1989. 148 p. (In Russ.)

Kaufman B. Z. Preferential behaviour in invertebrates. Petrozavodsk: KarRC RAS; 1995. 205 p. (In Russ.)

Kaufman B. Z. Preferential behaviour in invertebrates: Abiotic environmental factors: Summary of DSc (Dr. of Biol.) thesis. St. Petersburg; 1996. 49 p. (In Russ.)

Kontrimavichus V. L. Parasitism and evolution of ecosystems (ecological aspects of parasitism). *Zhurnal obshchei biologii = Journal of General Biology*. 1982;43(3):291–302. (In Russ.)

Kudryavtsev A., Parshukov A., Kondakova E., Volkova E. *Vannella mustalahtiana* sp. nov. (Amoebozoa, Vannellida) and rainbow trout nodular gill disease (NGD) in Russia. *Diseases of Aquatic Organisms*. 2022;148:29–41. doi: 10.3354/dao03641

Laidinen G. F., Gruzdeva L. I., Titov A. F., Kaznina N. M., Batova Yu. V., Sushchuk A. A. The state of herbaceous vegetation and nematode communities under industrial pollution. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2013;6:17–26. (In Russ.)

Lavrova V. V., Matveeva E. M. Development of the phytoparasitic nematode *Globodera rostochiensis* Woll. in the roots of the wild tuber-bearing potato *Solanum commersonii* Dun. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2017;12:87–95. doi: 10.17076/eb607 (In Russ.)

Lavrova V. V., Matveeva E. M., Zinov'eva S. V. Activity of components of the antioxidant system in the roots of potato plants at short-term temperature drop and invasion with parasitic nematodes. *DAN = Doklady Biochemistry and Biophysics*. 2017;476(5):592–595. doi: 10.7868/S0869565217290254 (In Russ.)

Lavrova V. V., Matveeva E. M., Zinov'eva S. V. The expression of R genes in genetic and induced resistance to potato cyst nematode *Globodera rostochiensis* (Wollenweber, 1923) Behrens, 1975. *DAN = Doklady Biochemistry and Biophysics*. 2015;464(2):231–233. (In Russ.)

Lebedeva D. I. Trematodes of fishes in Lake Ladoga: Fauna, ecology, and zoogeography: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. St. Petersburg; 2006. 26 p. (In Russ.)

Lebedeva D. I., Chisanfova G. G., Ieshko E. P., Guliaev A. S., Yakovleva G. A., Mendsaikhan B.,

Semyenova S. K. Morphological and molecular differentiation of *Diplostomum* spp. metacercariae from brain of minnows (*Phoxinus phoxinus* L.) in four populations of northern Europe and East Asia. *Infect. Genet. Evol.* 2021;92:104911. doi: 10.1016/j.meegid.2021.104911

Lebedeva D., Muñoz G., Lumme J. New salinity tolerant species of Gyrodactylus (Platyhelminthes, Monogenea) on intertidal and supratidal fish species from the Chilean coast. *Acta Parasitol.* 2021;66(3):1021–1030. doi: 10.1007/s11686-021-00347-x

Lebedeva D. I., Popov I. Y., Yakovleva G. A., Zaicev D. O., Bugmyrin S. V., Makhrov A. A. No strict host specificity: Brain metacercariae *Diplostomum petromyzifluviatilis* Müller (Diesing, 1850) are conspecific with *Diplostomum* sp. Lineage 4 of Blasco-Costa et al. (2014). *Parasitol. Int.* 2022;91:102654. doi: 10.1016/j.parint.2022.102654

Lebedeva D. I., Yakovleva G. A., Artem'ev A. V. Parasites of common (*Sterna hirundo*) and arctic (*Sterna paradisaea*) terns (Charadriiformes, Laridae) in Karelia. *Zoologicheskij Zhurnal*. 2019;98(9):1019–1024. doi: 10.1134/S0044513419090058 (In Russ.)

Lebedeva D. I., Yakovleva G. A., Ieshko E. P. Nematodes in the mallard (*Anas platyrhynchos* Linnaeus, 1758) and the common goldeneye (*Bucephala clangula* Linnaeus, 1758) (Anatidae) from Northern Europe. *Parasitol. Res.* 2015;114(10):3935–3937. doi: 10.1007/s00436-015-4697-3

Lumme J., Zięta M. S., Lebedeva D. Ancient and modern genome shuffling: reticulate mito-nuclear phylogeny of four related allopatric species of Gyrodactylus von Nordmann, 1832 (Monogenea: Gyrodactylidae), ectoparasites on the eurasian minnow *Phoxinus phoxinus* (L.) (Cyprinidae). *Syst. Parasitol.* 2017;94(2):183–200. doi: 10.1007/s11230-016-9696-y

Lutta A. S. Horseflies (Diptera, Tabanidae) of Karelia. Leningrad: Nauka; 1970. 300 p. (In Russ.)

Lutta A. S. 25 years of arachnoentomological research in Karelia. *Parazitologicheskie issledovaniya v Karel'skoi ASSR i Murmanskoi oblasti = Parasitological research in the Karelian ASSR and the Murmansk Region*. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR; 1976. P. 4–20. (In Russ.)

Lutta A. S., Kheisin E. M., Shul'man R. E. Ixodid ticks of the Karelian ASSR and measures to control them. Petrozavodsk: Gosizdat KASSR; 1959. 68 p. (In Russ.)

Matveeva E. M. Population aspects of the interaction between the parasitic nematode *Globodera rostochiensis* and potatoes: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow; 1998. 27 p. (In Russ.)

Matveeva E. M., Sushchuk A. A. Features of soil nematode communities in various types of natural biocenoses: Effectiveness of assessment parameters. *Izvestiya RAN. Ser. biol. = Biology Bulletin*. 2016;5: 551–560. doi: 10.7868/S0002332916040093 (In Russ.)

Matveeva E. M., Sushchuk A. A., Kalinkina D. S., Zaiml'-Bukhinger V. V. Methodical foundations for studying phytoparasitic nematodes: A textbook. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2018. 61 p. (In Russ.)

Novokhatskaya O. V. Dynamics of the parasitic fauna of fish in a eutrophicated water body: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. St. Petersburg; 2009. 26 p. (In Russ.)

Parshukov A. N. Microbiocenosis of rainbow trout in cage farms in Karelia: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Petrozavodsk; 2011. 25 p. (In Russ.)

Parshukov A. N., Fokina N. N., Sukhovskaya I. V., Kantserova N. P., Lysenko L. A. Infection and antibiotic treatment have prolonged effect on gut microbiota, muscle and hepatic fatty acids in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *J. Appl. Microbiol.* 2022;133(3):1709–1724. doi: 10.1111/jam.15674

Parshukov A., Kashinskaya E., Simonov E., Hlunov O., Izvekova G., Andree K., Solovyev M. Variations of the intestinal gut microbiota of farmed rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum), depending on the infection status of the fish. *J. Appl. Microbiol.* 2019;127(2):379–395. doi: 10.1111/jam.14302

Parshukov A., Vlasenko P., Simonov E., Ieshko E., Burdukovskaya T., Anikieva L., Kashinskaya E., Andree K.B., Solovyev M. Parasitic copepods *Caligus lacustris* (Copepoda: Caligidae) on the rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* in cage aquaculture: morphology, population demography, and first insights into phylogenetic relationships. *Parasitol. Res.* 2021;120(7):2455–2467. doi: 10.1007/s00436-021-07198-5

Pavlov Yu. L., Ieshko E. P. Parasite number distribution model. *Doklady AN SSSR = Dokl. Akad. Nauk SSSR.* 1986;289(3):746–748. (In Russ.)

Rumyantsev E. A. Ecological succession of fishes' parasite fauna in lakes. *Parazitologiya.* 2004;38(2):180. (In Russ.)

Rumyantsev E. A. Evolution of the fauna of fish parasites in lakes. Petrozavodsk: KarRC RAS; 1996. 188 p. (In Russ.)

Rumyantsev E. A. The conception of the parasitological typology of lakes. *Parazitologiya.* 2000;34(1):42. (In Russ.)

Reshetnikov Yu. S. (ed.). Changes in the structure of the fish population of a eutrophicated water body. Moscow: Nauka; 1982. 248 p. (In Russ.)

Shul'man S. S., Malakhova R. P., Rybak V. F. Comparative ecological analysis of fish parasites in lakes of Karelia. Leningrad: Nauka; 1974. 107 p. (In Russ.)

Shul'man B. S., Shchurov I. L., Ieshko E. P. Seasonal dynamic of the infestation of young landlocked salmon (*Salmo salar morpha sebago Girard*) by the monogenean species *Gyrodactylus salaris*. *Parazitologiya.* 2005;39(4):318–321. (In Russ.)

Shul'man S. S., Shul'man-Al'bova R. E. Fish parasites in the White Sea. Moscow-Leningrad: AN SSSR; 1953. 200 p. (In Russ.)

Sokolov S. G., Ieshko E. P., Gorbach V. V. Parasites of *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Actinopterygii: Odontobutidae) in the native and the introduced host range: Abundance-occupancy and abundance-variance relationships. *Parasitol. Int.* 2023;93:102699. doi: 10.1016/j.parint.2022.102699 (In Russ.)

Sokolov S. G., Lebedeva D. I., Kalmykov A. P. Phylogenetic position of trematode *Amurotrema domrowskajae* Achmerow, 1959 (Paramphistomoidea: Cladorchiidae) based on partial 28S rDNA nucleotide sequences. *Helminthologia.* 2016;53(2):161–164. doi: 10.1515/helmin-2016-0006

Sokolov S. G., Lebedeva D. I., Murzina S. A., Parshukov A. N., Bystrova K. A., Ieshko E. P. Morpho-

logy and phylogeny of *Henneguya oviperda* infecting oocytes of *Esox lucius*, with description of parasite-induced histopathology. *Diseases of Aquatic Organisms.* 2019;133(2):91–98. doi: 10.3354/dao03331

Sokolov S., Lebedeva D. Myxidium shedkoae Sokolov, 2013 (Myxozoa: Myxidiidae), a parasite of the gallbladder of *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Actinopterygii: Odontobutidae): supplementary data on morphology and phylogenetic position based on 18S rDNA Sequence Analysis. *Acta Vet. Hung.* 2018;66(2):258–268. doi: 10.1556/004.2018.024

Solov'eva G. I. Soil nematode ecology. Leningrad: Nauka; 1986. 248 p.

Solov'eva G. I. Parasitic nematodes of woody and herbaceous plants. An overview of the genus *Paratylenchus* Micoletky, 1922 (Nematoda: Criconematidae) [A key]. Leningrad: Nauka; 1972. 101 p. (In Russ.)

Solov'eva G. I., Potaevich E. V., Bogdanova A. P., Makarycheva I. V., Kovalenko T. E. Physiology of potato globoder resistance. Moscow: Nauka; 1989. 134 p. (In Russ.)

Solov'eva G. I., Potaevich E. V., Kuchko L. A., Vasil'eva A. P. Cyst-forming potato nematode and measures to control it. Petrozavodsk: Kareliya; 1980. 24 p. (In Russ.)

Solov'eva G. I., Vasil'eva A. P., Gruzdeva L. I. Free-living and phytoparasitic nematodes of the Northwest of the USSR. Leningrad: Nauka; 1976. 106 p. (In Russ.)

Sushchuk A. A. Communities of soil nematodes in natural and transformed biocenoses: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Syktyvkar; 2009. 21 p. (In Russ.)

Sushchuk A. A., Gruzdeva L. I. Communities of soil nematodes under conditions of environmental pollution with heavy metals. *Uchenye zapiski PetrGU. Seriya: Estestvennye i tekhnicheskie nauki = Proceedings of Petrozavodsk State University. Natural and Technical Sciences.* 2012;4(125):29–32. (In Russ.)

Sysoeva M. I., Matveeva E. M., Lavrova V. V., Sherudilo E. G., Shibaeva T. G., Ikkonen E. N. Physiological, biochemical and parasitological methods for studying a plant infected with a nematode: A textbook. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2012. 79 p. (In Russ.)

Titov A. F. (ed.). Academic science in Karelia: 1946–2006. In 2 vol. Moscow: Nauka; 2006. 327 p. (In Russ.)

Usova Z. V. Fauna of midges (Diptera, Simuliidae) of Karelia and the Murmansk Region. Moscow-Leningrad: AN SSSR; 1961. 289 p. (In Russ.)

Yakovleva G. A. Trematode fauna of waterfowl birds of Karelia: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Petrozavodsk; 2013. 25 p. (In Russ.)

Yakovleva G. A., Artem'ev A. V., Lebedeva D. I. Expansion of the Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo* L., 1758) to the Northwest of Russia as a possibility of parasites distribution. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii = Russian Journal of Biological Invasions.* 2019;12(4):118–123. (In Russ.)

Yakovleva G., Lebedeva D., Bugmyrin S. Helminths of the Eurasian coot *Fulica atra* at Lake Ladoga coast (Northwestern Russia). *Wetlands.* 2021;41(8):118. doi: 10.1007/s13157-021-01513-7

Yakovleva G. A., Lebedeva D. I., Ieshko E. P. Ecological and fauna features of the trematode species com-

position in wetland birds of Karelia. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2013;2:108–110. (In Russ.)

Zaiml'-Bukhinger V. V., Matveeva E. M. Expression and functional characteristics of genes in potato cyst-forming nematode *Globodera rostochiensis* Woll. at Various stages of the life cycle.

Izvestiya RAN. Ser. biol. = Biology Bulletin. 2019;3:236–245. doi: 10.1134/S0002332919030147 (In Russ.)

Ziętara M. S., Kuusela J., Lumme J. Escape from an evolutionary dead-end: a triploid clone of *Gyrodactylus salaris* is able to revert to sex and switch host (Platyhelminthes, Monogenea, Gyrodactylidae). *Hereditas*. 2006;143:86–92. doi: 10.1111/j.2006.0018-0661.0195

Поступила в редакцию / received: 05.05.2023; принята к публикации / accepted: 12.05.2023.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Иешко Евгений Павлович

д-р биол. наук, главный научный сотрудник лаборатории паразитологии животных и растений

e-mail: ieshko@krc.karelia.ru

Аникиева Лариса Васильевна

д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник лаборатории паразитологии животных и растений

e-mail: lva-45@mail.ru

Бугмырин Сергей Владимирович

канд. биол. наук, ведущий научный сотрудник лаборатории паразитологии животных и растений

e-mail: sbugmyr@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Ieshko, Evgeny

Dr. Sci. (Biol.), Chief Researcher, Laboratory for Animal and Plant Parasitology

Anikieva, Larisa

Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher, Laboratory for Animal and Plant Parasitology

Bugmyrin, Sergey

Cand. Sci. (Biol.), Leading Researcher, Laboratory for Animal and Plant Parasitology

УДК 574.2

ИХТИОЛОГИЧЕСКИЕ И ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В КАРЕЛИИ

О. П. Стерлигова*, **Н. В. Ильмаст**

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

Самым большим богатством Карелии являются водные экосистемы. Гидрографическая сеть региона насчитывает 21 тыс. рек, которые соединяют более 60 тыс. озер, образуя озерно-речные системы. В пределах республики находится около 50 % акватории Ладожского и 80 % Онежского озер, являющихся крупнейшими пресноводными водоемами Европы. Водные экосистемы осваиваются и широко используются в различных видах хозяйственной деятельности человека. За длительный период изучения водных экосистем в Карелии сформировалась научная школа ихтиологов и гидробиологов, которая широко известна как в России, так и за рубежом. В статье представлены основные направления и результаты более чем 70-летних исследований сотрудников лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных Института биологии КарНЦ РАН. Анализ общих тенденций, происходящих в водных системах, позволил подойти к изучению закономерностей их функционирования на всех трофических уровнях (фито- и зоопланктон, зообентос и рыбная часть сообщества) в их естественном состоянии и под влиянием антропогенных факторов, а также к разработке методов экологического прогнозирования. Для определения будущего состояния водных экосистем региона совместно с математиками и физиками проводились работы по их моделированию при разных условиях. Для сохранения разнообразия обитателей водных экосистем региона сотрудники принимали участие в создании особо охраняемых природных территорий разного статуса. На протяжении 20 лет выполнялись комплексные исследования по ряду международных проектов и программ. Полученные результаты широко применяются учреждениями и организациями в Карелии и других регионах России, а также в Финляндии и Норвегии.

Ключевые слова: водная экосистема; инвентаризация; мониторинг; видовое разнообразие; трофические связи; рыбоводство; охрана; хозяйственное использование

Для цитирования: Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В. Ихтиологические и гидробиологические исследования в Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2023. № 3. С. 113–124. doi: 10.17076/eco1777

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (FMEN -2022-0007).

O. P. Sterligova*, N. V. Ilmast. ICHTHYOLOGICAL AND HYDROBIOLOGICAL STUDIES IN KARELIA

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

In this paper, the main trends of long-term (over 70 years) studies conducted by the Laboratory of Fish Ecology and Aquatic Invertebrates at the Institute of Biology of the Karelian Research Centre RAS are described and their results are reported. The Karelian science school in ichthyology and hydrobiology, well-known now in Russia and abroad, has formed in Karelia over the years of research on aquatic ecosystems. Aquatic ecosystems are Karelia's greatest asset. The region's hydrographic network, which consists of 21 000 rivers connecting over 60 000 lakes to form lake-river systems, is described. About 50 % of Lake Ladoga and about 80 % of Lake Onego, Europe's largest freshwater bodies, are situated in Karelia. Aquatic ecosystems are widely used in various types of human activities. General trends in Karelia's aquatic ecosystems have been analyzed to better understand their functioning at all trophic levels (phyto-zooplankton, zoobenthos, and the fish component of communities) in a natural and disturbed state and to develop methods for environmental forecasting. To predict the future state of the region's aquatic ecosystems, simulations were run under various conditions in collaboration with mathematicians and physicists. Seeking to maintain the biodiversity of the region's aquatic ecosystems, researchers from the Laboratory contributed to the designation of protected areas of various categories. Interdisciplinary studies within some international projects and programs have been carried out for 20 years. The results obtained are widely used by various institutions and organizations in Karelia and other regions of Russia, as well as in Finland and Norway.

Keywords: aquatic ecosystem; inventory; monitoring; species diversity; trophic relations; fish farming; protection; economic use

For citation: Sterligova O. P., Ilmast N. V. Ichthyological and hydrobiological studies in Karelia. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2023. No. 3. P. 113–124. doi: 10.17076/eco1777

Funding. The studies were funded from the federal budget through state assignment to KarRC RAS (FMEN -2022-0007).

Введение

Гидрографическая сеть Карелии относится к бассейнам Белого и Балтийского морей, и ее специфика обусловлена особенностями комплекса природных условий (геологического строения, рельефа, климата), а также географическим положением региона. Основными структурными элементами сети являются озера, водохранилища (более 60 тысяч) и реки (21 тыс.). В пределах республики находится около 50 % акватории Ладожского и 80 % Онежского озер, являющихся крупнейшими пресноводными водоемами Европы. Озерно-речные системы осваиваются и широко используются при различных видах хозяйственной деятельности человека.

Список известных на сегодня круглоротых и рыб, обитающих во внутренних водоемах Республики Карелия, насчитывает 48 видов, принадлежащих к 2 классам, 12 отрядам, 16 семействам и 39 родам. Обилие водоемов в Карелии с обитанием огромного количества рыб всегда привлекало внимание ученых.

Самые ранние сведения об озерах и рыбах региона опубликованы академиком Н. Я. Озерецковским в книге «Путешествие по озерам Ладожскому, Онежскому и вокруг Ильмена» [1912].

Комплексные исследования водных экосистем Карелии проводятся сотрудниками лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных Карельского научного центра РАН с середины 1950-х годов, и за этот период постепенно сложилась карельская научная школа ихтиологии и гидробиологии.

Основные направления и результаты исследований

В 1953 г. согласно приказу № 87 от 29 апреля в Карело-Финском филиале Академии наук СССР в системе научных подразделений был создан Институт биологии, в состав которого вошел сектор зоологии с группами ихтиологии, наземных позвоночных и гидробиологии.

Организатором и руководителем ихтиологических и гидробиологических исследований

в Карелии с 1946 г. был известный ихтиолог профессор Иван Федорович Правдин (рис. 1). Целью своих исследований ученый ставил развитие рыболовства и эффективную организацию рыбного хозяйства. Большое научное и практическое значение имеют его работы в области внутривидовой систематики рыб и по составлению научно-промысловых карт и Атласа про-



Рис. 1. Иван Федорович Правдин
Fig. 1. Ivan Fyodorovich Pravdin

мысловых рыб СССР [1949]. Его монография «Сиги водоемов Карело-Финской ССР» удостоена премии Президиума АН СССР [Правдин, 1954].

В 1950–1960 гг. исследования развивались по следующим направлениям: инвентаризация фонда рыбохозяйственных водоемов и разработка мероприятий по их освоению; систематика и биология наиболее ценных промысловых видов рыб в ранее не изученных водоемах. Сотрудники лаборатории принимали участие в рекогносцированных исследованиях рыбных ресурсов озер Западной Карелии (Западно-Карельская комплексная экспедиция): Гимольское, Ройкнаволоцкое, Ньюозеро, Тикшозеро и Энгозеро (Правдин И. Ф., Герд С. В., Зыков П. В., Балагурова М. В., Потапова О. И., Титова В. Ф., Кожина Е. С., Кудерский Л. А.). В процессе работы были составлены научно-промысловые карты озер и биологический кадастр района Кировской железной дороги. Результаты всех этих исследований вошли в книгу «Озера Карелии» [1959], которая до сих пор не утратила своей актуальности.

В эти же годы в республике остро стояла проблема повышения рыбопродуктивности внутренних водоемов Карелии, и сотрудники лаборатории приступили к изучению состояния малых озер Сямозерской группы (Иматозеро, Павшойльское, Вагатозеро, Шотозеро, Миккельское, Крошнозеро), служащих местом нагула и нереста ценных видов рыб (рис. 2, 3).



Рис. 2. Комплексная экспедиция на Сямозере (1960 г.)
Fig. 2. Multidisciplinary expedition on Lake Syamozero (1960)



Рис. 3. Сбор ихтиологических проб на Сямозере (1982 г.)

Fig. 3. Ichthyological sampling on Lake Syamozero (1982)

Был составлен атлас с научным обоснованием организации Сямозерского рыбного хозяйства. Изученные водоемы этой группы вошли в сборник «Материалы совещания по повышению продуктивности малых внутренних водоемов КФССР» [1954] и в книгу «Озера Карелии» [1959].

В 1967 г. из сектора зоологии Института биологии была выведена группа ихтиологии и создана лаборатория ихтиологии, в 1980 г. переименованная в лабораторию экологии рыб и водных беспозвоночных. Первой заведующей лабораторией была известный ихтиолог к. б. н. О. И. Потапова (1967–1978 гг.) (рис. 4). После ее выхода на пенсию лабораторию возглавил к. б. н. Ю. А. Смирнов (1978–1985 гг.), которого позже сменила д. б. н. О. П. Стерлигова (1986–2013 гг.), а с ноября 2013 г. по настоящее время лабораторией руководит д. б. н. Н. В. Ильмаст.

Под руководством О. И. Потаповой в 1970-е годы проводились комплексные исследования на озерах Вендюрской группы (Вендюрское, Мунозеро, Риндозеро, Вохтозеро, Мярндукса). Составлена их общая рыбохозяйственная характеристика, изучена кормовая база рыб и впервые была выявлена крупная форма ряпушки. Изучив ее биологию, ученые (Потапова О. И., Кожина Е. С., Бушман Л. Г., Стерлигова О. П., Первозванская Н. П., Едом-

ская Л. В.) предложили использовать эту форму ряпушки для интродукции как в водоемы Карелии, так и в другие озера России. Результаты этой работы опубликованы в многочисленных статьях и монографии О. И. Потаповой «Крупная ряпушка озер Карелии» [1978].



Рис. 4. Ольга Ивановна Потапова

Fig. 4. Olga Ivanovna Potapova

В связи с освоением Костомукшского железорудного месторождения в 1980-е годы сотрудники лаборатории занимались изучением рыбного населения крупных озер этого района: Каменное, Лувозеро, Кимасозеро и Нюкозеро (Потапова О. И., Первозванский В. Я., Смирнов Ю. А., Первозванская Н. П.). Результаты опубликованы в книгах «Природные ресурсы Карелии и пути их рационального использования» [1973], «Биологические ресурсы района Костомукши, пути освоения и охраны» [1977] и в монографии В. Я. Первозванского «Рыбы водоемов района Костомукшского железорудного месторождения» [1986].

В связи со строительством в этом районе города Костомукши важное значение приобрело решение проблем водоснабжения, рыбохозяйственного и рекреационного использования водоемов. Научные работы на озерах были продолжены в 2000-х годах, при функционировании горно-обогатительного комбината (ОАО «Карельский окатыш»), в том числе на водоемах, уже подверженных влиянию сбрасываемых техногенных вод комбината. С привлечением ихтиологических, паразитологических, биохимических и гистологических методов исследования дана оценка особенностей адаптационных механизмов и зависимости от уровня организации в ряду: организм – популяция – биоценоз. Это положило начало работе по выявлению общих закономерностей адаптационных и патологических процессов, развивающихся у гидробионтов при разной степени антропогенного загрязнения (Первозванский В. Я., Ильмаст Н. В., Кучко Я. А., Иешко Е. П., Немова Н. Н. и др.). Анализ общих тенденций в озерах позволил подойти к разработке методов экологического прогнозирования. Результаты исследований вошли в коллективную монографию «Биота северных озер в условиях антропогенного воздействия» [2012].

Большое внимание в республике всегда уделялось исследованию модельного водоема – оз. Сямозеро. Первые данные о его рыбном населении приведены в работе А. Ф. Смирнова [1939]. Более детально изучение экосистемы озера началось с 1950-х годов, в связи с его важной рыбохозяйственной ролью для республики. В процессе комплексных исследований получены данные по гидрологическому, гидрохимическому режиму, сезонной динамике и жизненным циклам основных видов беспозвоночных, биологии промысловых видов рыб и их паразитофауне (Смирнов А. Ф., Балагурова М. В., Потапова О. И., Соколова В. А., Филимонова З. И., Титова В. Ф., Малахова Р. П., Шульман С. С.). Впервые для условий севера была

изучена биология молоди рыб, определена роль межвидовых взаимоотношений в продуктивности рыбных стад (Кожина Е. С.). В озере описаны основные закономерности биологических процессов, определена возможная рыбопродуктивность и намечены пути рационального использования рыбных ресурсов. Результаты научных работ опубликованы в сборниках «Труды Сямозерской комплексной экспедиции» [1959, 1962] и в монографии М. В. Балагуровой «Биологические основы организации рационального рыбного хозяйства» [1963]. Полученные данные использовались при составлении Генеральной схемы развития рыбного хозяйства и проекта первого рыбхоза республики.

Начиная с 1980-х годов исследования на Сямозере проводятся совместно со специалистами других научных учреждений: Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Института генетики РАН, МГУ им. М. В. Ломоносова (Москва), Зоологического института РАН (СПб), Института охотничьего и рыбного хозяйства Финляндии (Хельсинки), Института биологии внутренних вод (п. Борок), Псковского педагогического университета, Института водных проблем Севера КарНЦ РАН и с коллегами из лабораторий паразитологии животных и растений и экологической биохимии Института биологии.

В процессе комплексных исследований экосистемы озера выявлены существенные изменения в его гидрологическом, гидрохимическом и биологическом режиме, которые связаны с усилением хозяйственной деятельности человека. Это и увеличение на водосборе сельскохозяйственных и мелиоративных работ, рекреация (строительство баз отдыха, дач и др.), а также непредвиденное появление чужеродного для озера вида – корюшки (1968 г.). Многолетние исследования позволили пронаблюдать и описать процесс становления ее популяции, определить ее роль в экосистеме озера [Стерлигова, Ильмаст, 2009, 2012]. Анализ результатов исследований показал, что корюшка внесла значительные изменения как в рыбную часть сообщества, так и в целом в экосистему водоема. Случайный «занос» в Сямозеро корюшки причинил существенный ущерб ценным аборигенным видам рыб (ряпушка, сиг), снизив их численность через выедание молоди этих видов рыб в периоды выклева и нагула [Стерлигова и др., 2016]. Подтверждается мнение ученых, что, вступая в контакты с аборигенными видами, вселенцы значительно преобразовывают структуру биоценозов и их появление имеет экологические и экономические последствия.

Вселение нового вида привело к ускорению сукцессионных процессов в структуре экосистемы озера, начиная от первого звена трофической цепи и заканчивая рыбами. Анализ полученных результатов (Бушман Л. Г., Павловский С. А., Кучко Я. А.) позволил установить, что по гидрохимическим и гидробиологическим показателям Сямозеро ранее принадлежало к олиготрофному типу, в настоящее время относится к мезотрофному, а некоторые заливы близки к эвтрофным.

На основе мониторинговых наблюдений в эти годы получены данные по динамике рыбного населения, рассчитаны популяционные параметры основных промысловых видов рыб. Для количественной характеристики перестроек рыбного сообщества впервые для Сямозера использован метод структурного фазового портрета. Это позволило оценить состояние рыбной части сообщества, его динамику и проанализировать структурные перестройки в рыбном населении. Выделены периоды, связанные с усилением антропогенного воздействия и промысла на водоем и разбалансировкой экосистемы [Терещенко и др., 2004]. Моделирование разнообразных типов промысловых нагрузок на каждый отдельный вид позволило определить значения оптимальной доли изъятия запаса рыб (Криксунов Е. А., Медвинский А. Б., Павлов В. Н., Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В.). Многие отмеченные в Сямозере закономерности использованы при разработке методов экологического прогнозирования на других водоемах. Подробная характеристика экосистемы озера при значительном антропогенном воздействии разных факторов приведена в сборнике «Сямозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования» [1977], в монографиях «Многотычинковый сиг Сямозера» [Титова, 1973], «Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема» [1982], «Экосистема Сямозера (биологический режим и использование)» [2002], «Круглоротые и рыбы пресных вод Карелии» [Стерлигова и др., 2016] и в многочисленных статьях.

На протяжении более 30 лет С. П. Китаев с сотрудниками разрабатывал и совершенствовал метод биомониторинга пресноводных экосистем в связи с антропогенным влиянием. Станислав Петрович обобщил результаты исследований экологических основ биопродуктивности озер, привел их лимнологическую характеристику в разных природных зонах и создал банк данных по озерам северо-западной части России. Результаты работ опубликованы в его монографиях «Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон» [1984],

«Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов» [2007] и в многочисленных статьях.

Начиная с 1970 г. к исследованиям озерных экосистем добавилось новое направление научных работ по изучению состояния рек Карелии под руководством Ю. А. Смирнова. Сотрудники лаборатории совместно с паразитологами, биохимиками, учеными ПИНРО (Мурманск) и финскими коллегами из Института охотничьего и рыбного хозяйства (Хельсинки) изучали состояние средних и малых лососевых рек Онежского озера (рис. 5). На основе комплексных исследований дана оценка условий формирования кормовой базы рек – зоопланктон, бентос, дрейф и водная растительность (Круглова А. Н., Хренников В. В., Комулайнен С. Ф., Широков В. А.). Изучена биология ценных видов лососевых рыб и определены популяции, пригодные для рыбоводства и озерного хозяйства (Шустов Ю. А., Сидоров В. С., Щуров И. Л., Иешко Е. П.). По результатам полученных данных разработаны общие принципы лососевого хозяйства и возможные варианты сочетания естественного и искусственного воспроизводства атлантического лосося. Даны практические рекомендации по использованию лососевых рек как нерестово-выростных угодий. Результаты исследований опубликованы в коллективной монографии «Лососевые нерестовые реки Онежского озера» [1978] и в монографиях Ю. А. Смирнова «Лосось Онежского озера» [1971], «Пресноводный лосось» [1979], Ю. А. Шустова «Экология молоди атлантического лосося» [1983], «Экологические аспекты поведения молоди лососевых рыб в речных условиях» [1995].

В эти же годы большое внимание было уделено исследованиям морфологии, кариологии и генетико-селекционным аспектам атлантического лосося. Проанализированы маркеры митохондриальной и ядерной ДНК 98 популяций атлантического лосося из рек Карелии, Кольского полуострова и Финляндии. Определено, что популяция Онежского озера берет начало от фауны ледниковых озер. Их генетическая идентичность с популяциями южной части Балтийского моря подтверждает гипотезу первичной колонизации Балтийского моря с востока (Зелинский Ю. П., Махров А. А.). Результаты вошли в монографию Ю. П. Зелинского «Структура и дифференциация популяций и форм атлантического лосося» [1985].

Начиная с 2000 г. под руководством А. Е. Веселова осуществлялись работы по инвентаризации нерестовых рек и лососевых популяций Восточной Фенноскандии. Установлено, что в настоящее время атлантический лосось вос-



Рис. 5. Совместные с финскими коллегами исследования рек бассейна Онежского озера (полевой стационар «Речной», д. Лижма, 1986 г.)

Fig. 5. Surveys of rivers in Lake Onego catchment (Rechnoy Field Research Station, Lizhma Village, 1986) done jointly with Finnish colleagues

производится в 137 реках, а кумжа – в 275. В Росреестре зарегистрирована база данных по лососевым нерестовым рекам. Дана оценка состояния запасов рыб в реках северо-запада Европы. Установлены причинно-следственные связи локомоторных и ориентационных компонентов реореакции с формированием сложных форм поведения и закономерностей плотностей распределения, проявляющихся в онтогенезе реофильных видов рыб (Шустов Ю. А., Бахмет И. Н., Зубченко А. В., Алексеев М. Ю.). Разработана концепция формирования микростадий и кочевого поведения лососевых видов рыб. Установлены закономерности сезонной и суточной миграции смолтов в реках и влияющие на этот процесс физические, климатические и гидрологические факторы. Дана оценка численности, биомассы и плотности распределения рыб на порогах и перекатах рек. Результаты исследований опубликованы в монографии «Экология, поведение и распределение молоди атлантического лосося» [Веселов, Калюжин, 2001].

Обобщены результаты многолетних исследований гидробиологических показателей водотоков исследуемых рек, относящихся к бассейнам Балтийского, Белого и Баренцева мо-

рей. Определено влияние абиотических (свет, температура, течение, субстрат), биологических (выедание беспозвоночными) факторов и химических условий на пространственную и временную динамику перифитона и зоопланктона в реках (Комулайнен С. Ф., Круглова А. Н.). Установлено влияние природных и антропогенных факторов на таксономический состав, обилие и трофическую структуру сообществ донных беспозвоночных (Барышев И. А.). Показано, что северное расположение, порожистый характер русла и наличие множества проточных озер в реках исследуемого региона обуславливают особую структуру макрозообентоса, для которого характерно преобладание литореофильной фауны. Установлено, что значительное влияние на бентос оказывает низкая минерализация и олиготрофный характер речных вод региона. Результаты опубликованы в монографиях «Экология фитоперифитона малых рек Восточной Финноскандии» [Комулайнен, 2004] и «Макрозообентос рек Восточной Финноскандии» [Барышев, 2023].

Впервые в соавторстве с коллегами из ИПЭЭ РАН в 2010 г. была разработана полноцикловая и короткоцикловая инновационная

технология восстановления популяций лососевых рыб (европейских и дальневосточных) с использованием искусственных гнезд – инкубаторов икры. Технология применяется в реках с утраченными естественными популяциями и с низкой численностью производителей лососевых видов рыб (Веселов А. Е., Калюжин С. М., Скоробогатов М. С., Ефремов Д. А., Ручьев М. А). В результате сформулирован новый методологический подход к восстановлению и рекультивации нарушенных нерестово-выростных участков лососевых рек. В настоящее время эти работы продолжают ученики А. Е. Веселова (Ефремов Д. А., Распутина Е. Н., Ручьев М. П.).

В конце 1990-х – начале 2000-х годов большое значение приобрели исследования особо охраняемых природных территорий, которые выполнялись по проектам Президиума РАН, Отделения биологических наук РАН, по договорам с различными организациями Карелии и Министерством окружающей среды Финляндии. В рамках этих проектов сотрудники лаборатории обследовали многие приграничные озера (оз. Тулос, Толвоярвскую группу озер, Паанаярви, Верхний и Нижний Нерис и др.). Водоёмы значительно отличаются по своим гидрологическим, гидрохимическим и гидробиологическим параметрам, включая рыб. В составе рыбного населения озер отмечено обитание разных экологических форм сига. Изучены их линейно-весовой рост, питание, плодовитость, условия нереста (Первозванский В. Я., Стерлигова О. П., Китаев С. П., Ильмаст Н. В., Павловский С. А., Комулайнен С. Ф., Едомская Л. В.). Полученные данные по рыбному сообществу этих водоёмов можно использовать как эталонные для оценки состояния водных экосистем. Результаты исследований вошли в научные обоснования по созданию особо охраняемых природных территорий, и в дальнейшем были учреждены национальные парки «Паанаярви» и «Калевальский», региональный заказник «Толвоярви» [Ильмаст, Стерлигова, 2014].

В связи с освоением Арктики и Субарктики особую актуальность приобретают исследования экофизиологических и биохимических особенностей адаптаций двустворчатых моллюсков к природным и антропогенным факторам воздействия. Изучение особенностей адаптаций проводили на трех разных видах двустворчатых моллюсков Белого моря. Мониторинг сердечной ритмики двустворчатых моллюсков в течение года позволил обнаружить достоверную степенную зависимость от температуры частоты их сердечных сокращений. При этом в течение года были найдены временные

отрезки, когда зависимость исчезала в связи с влиянием других факторов. Впервые обнаружена связь флуктуаций сердечной ритмики и мощности сигнала с отливно-приливным ритмом и показана отрицательная корреляция между сердечным ритмом и размерами мидий. Разработана методика регистрации плетизмограмм у моллюсков в полевых условиях [Bakhmet et al., 2019]. Выявлены особенности изменения относительного уровня метаболизма мидий и модиолюсов при воздействии таких поллютантов, как нефтепродукты (легкая и тяжелая фракции) и тяжелые металлы (Бахмет И. Н., сотрудники лаборатории биохимии ИБ КарНЦ РАН и биологической станции ЗИН РАН «Картеш»). В настоящее время проводятся совместные эксперименты по оценке физиологического состояния моллюсков (как мидий, так и улиток), зараженных различными видами паразитов.

В Карелии в связи с низкой продуктивностью озер (1,0–3,0 кг/га), существенным сокращением запасов и уловов ценных промысловых видов рыб исследования сотрудников были направлены на разработку биотехники культивирования различных организмов. Установлено, что самым перспективным и экономически выгодным направлением в республике является садковое рыбоводство в естественных водоёмах, главным образом выращивание радужной форели (Смирнов Ю. А., Шустов Ю. А., Китаев С. П., Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В.). Успешному развитию данного направления способствуют благоприятные климатические условия региона (длительный световой период во время вегетации, оптимальная температура, большие запасы чистой воды и др.), наличие транспортных сетей и квалифицированных кадров.

В настоящее время производством рыбы занимается около 70 фермерских хозяйств, на которых в 2022 г. выращено 36,6 тыс. т товарной форели, и в России по ее производству Карелия является лидером (до 80 %). Бурное развитие форелеводства в республике, особенно за последние семь лет, оказывает значительное влияние на систему биотических сообществ озерных экосистем и приводит к их перестройке. С 2000 г. сотрудники лаборатории провели комплексные исследования состояния водных экосистем с товарным выращиванием форели на 20 из 70 действующих рыбоводных комплексов (рис. 6). Установлено, что основными источниками загрязнения при производстве форели в садках являются: корм, продукты метаболизма, и как показали результаты гидрохимических анализов последних лет, лимитирующими фак-



Рис. 6. Полевой отряд по изучению состояния водоемов с выращиванием радужной форели
Fig. 6. Field team for studying the state of waterbodies with rainbow trout farming

торами служат биогены (азот и фосфор), что приводит к усилению процессов эвтрофирования водных экосистем. Определено, что дополнительное поступление биогенных элементов в водоемы влечет за собой снижение прозрачности воды, ухудшение кислородного режима, «цветение» воды, возникают новые ассоциации перифитона, происходит усиленное образование детрита и заиление грунтов (Комулайн С. Ф.). Выявлено, что изменение условий существования беспозвоночных (зоопланктон и бентос) отражается на их видовом составе, соотношении таксономических групп, структуре популяций и количественных показателях (Павловский С. А., Кучко Я. А., Савосин Е. С., Первозванская Н. П.). В составе рыбного населения наблюдается значительное сокращение численности ценных видов рыб (лосось, паляя, сиг, ряпушка), чувствительных к содержанию кислорода и биогенов в воде (Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В., Савосин Д. С., Милянчук Н. П.). В некоторых озерах происходит постепенное изменение их трофического статуса. Предложено проведение на всех форелевых комплексах экологической экспертизы по основным показателям состояния водных экосистем (общий и аммонийный азот, минеральный фос-

фор, кислород, перманганатная окисляемость, рН, фитопланктон, зоопланктон, бентос, рыбы) и корректировки объемов производства как минимум один раз в 3–5 лет. Для уменьшения биогенной нагрузки на пресные водоемы необходимо применять новые современные технологии выращивания рыбы. Основная задача этих исследований заключается в сохранении чистых пресноводных вод региона для всех видов водопользователей. Материалы исследований опубликованы в монографии «Состояние пресноводных водоемов Карелии с товарным выращиванием радужной форели в садках» [Стерлигова и др., 2018] и в многочисленных российских и зарубежных изданиях.

Заключение

За 70-летний период исследований сотрудники лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных Института биологии КарНЦ РАН перешли от инвентаризации озерного и речного фонда Карелии, разработок мероприятий по их использованию для организации рыбного хозяйства в республике к изучению закономерностей функционирования водных экосистем на всех трофических уровнях в их

естественном состоянии и под влиянием антропогенных факторов. В рамках проведенных работ с использованием современных методов и участием разных специалистов (паразитологов, биохимиков, генетиков и ихтиологов) разработаны принципы регионального мониторинга биоразнообразия и биологических ресурсов, предложены практические рекомендации по их сохранению. Для определения будущего состояния озер и рек совместно с математиками и физиками сотрудники лаборатории применили метод математического моделирования.

В лаборатории создано 8 баз данных и получено 12 патентов на изобретения по нескольким направлениям. Результаты исследований применяются учреждениями и организациями в Карелии, в разных регионах России, а также в Финляндии, Швеции, Норвегии при прогнозировании возможных изменений водных экосистем при различных видах антропогенного воздействия; учитываются при составлении региональных программ по рациональному использованию рыбных запасов внутренних водоемов республики; для оценки рыбопродуктивности озер и оптимизации режимов промысла; в рыбоводстве при выращивании радужной форели в садках. Материалы исследований применяются при подготовке предложений по организации особо охраняемых природных территорий Карелии.

Научные исследования, проводимые сотрудниками лаборатории, постоянно получают финансовую поддержку Российских научных фондов (РФФИ и РГНФ), федеральных программ ФЦНТП и ФЦП, ведомственных программ фундаментальных исследований Президиума РАН, Отделения биологических наук РАН и региональных программ Министерства сельского, рыбного и охотничьего хозяйства РК, Министерства экономического развития и Ассоциации форелеводов РК.

В настоящее время в лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных работают 13 сотрудников – четыре доктора и шесть кандидатов биологических наук, один младший научный сотрудник и два ведущих биолога. Все являются высококлассными специалистами разных направлений, изучают динамику сообществ беспозвоночных, экологию и систематику лососевых, сиговых и корюшковых рыб, популяционную динамику пресноводных видов рыб, проблемы формирования и функционирования озерных и речных систем, оценивают антропогенное влияние на водные экосистемы и разрабатывают охранные мероприятия.

Литература

- Балагурова М. В.* Биологические основы организации рационального рыбного хозяйства на сямозерской группе озер Карелии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 88 с.
- Барышев И. А.* Макрозообентос рек Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2023. 334 с.
- Биологические ресурсы района Костомукши, пути освоения и охрана / Отв. ред. И. М. Нестеренко.* Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1977. 191 с.
- Биота северных озер в условиях антропогенного воздействия / Ред. Н. Н. Немовой и др.* Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. 230 с.
- Веселов А. Е., Калюжин С. М.* Экология, поведение и распределение молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 2001. 160 с.
- Зелинский Ю. П.* Структура и дифференциация популяций и форм атлантического лосося. М.: Наука, 1985. 203 с.
- Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема / Ред. Ю. С. Решетников.* М.: Наука, 1982. 248 с.
- Ильмаст Н. В., Стерлигова О. П.* Рыбы // Зеленый пояс Фенноскандии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2014. С. 92–96.
- Китаев С. П.* Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 320 с.
- Китаев С. П.* Экологические основы биопроductивности озер разных природных зон. М.: Наука, 1984. 207 с.
- Комулайнен С. Ф.* Экология фитоперифитона малых рек Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2004. 182 с.
- Лососевые нерестовые реки Онежского озера / Отв. ред. Ю. А. Смирнов.* Л.: Наука, 1978. 102 с.
- Материалы Совещания по проблеме повышения рыбной продуктивности внутренних водоемов Карело-Финской ССР, созванного Карело-Финским филиалом Академии наук СССР и Карело-Финским отделением ВНИОРХ 11-13 марта 1953 г. / Отв. ред. проф. Ю. И. Полянский.* Петрозаводск: Госиздат КФССР, 1954. 196 с.
- Озера Карелии: природа, рыбы и рыбное хозяйство (справочник) / Редкол. Б. М. Александров и др.* Петрозаводск: Госиздат КАССР, 1959. 619 с.
- Озерецковский Н. Я.* Путешествие по озерам Ладожскому, Онежскому и вокруг Ильмена. СПб., 1812. 559 с.
- Первозванский В. Я.* Рыбы водоемов района Костомукшского железорудного месторождения. Петрозаводск: Карелия, 1986. 216 с.
- Потапова О. И.* Крупная ряпушка озер Карелии. СПб.: Наука, 1978. 133 с.
- Правдин И. Ф.* Сиги водоемов Карело-Финской ССР. М.: Наука, 1954. 324 с.
- Природные ресурсы Карелии и пути их рационального использования / Редкол. Ю. А. Смирнов и др.* Петрозаводск: Карелия, 1973. 142 с.
- Промысловые рыбы СССР. Атлас / ВНИРО; ред. А. С. Берг и др.* М.: Пищепромиздат, 1949. 788 с.

Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды / Редкол. А. Н. Громцев и др. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2003. 262 с.

Смирнов А. Ф. Рыболовство на Сямозере // Тр. Карел. пед. ин-та. 1939. Т. 1. С. 127–168.

Смирнов Ю. А. Лосось Онежского озера. Л.: Наука, 1971. 143 с.

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

Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В. Виды-вселенцы в водных экосистемах Карелии // Вопр. ихтиологии. 2009. Т. 49, № 3. С. 372–379.

Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В., Кучко Я. А., Комулайнен С. Ф., Савосин Е. С., Барышев И. А. Состояние пресноводных водоемов Карелии с товарным выращиванием радужной форели в садках. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2018. 128 с.

Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В., Савосин Д. С. Круглоротые и рыбы пресных вод Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2016. 224 с.

Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В. Состояние популяций корюшки *Osmerus eperlanus* Сямозера и Выгозера, сформировавшихся в результате саморасселения // Вопр. ихтиологии. 2012. Т. 52, № 2. С. 1–17.

Стерлигова О. П., Павлов В. Н., Ильмаст Н. В. и др. Экосистема Сямозера (биологический режим и использование). Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2002. 120 с.

Сямозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования / Науч. ред. О. И. Потапова, В. А. Соколова. Петрозаводск: Карелия, 1977. 266 с.

Терещенко В. Г., Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В. Многолетняя динамика структурных и системных характеристик рыбного населения эвтрофируемого Сямозера // Биология внутренних вод. 2004. № 3. С. 93–102.

Титова В. Ф. Многотычинковый сиг Сямозера. Петрозаводск: Карелия, 1973. 97 с.

Труды Сямозерской комплексной экспедиции / Отв. ред. С. В. Григорьев. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1959. Т. 1. 238 с.; 1962. Т. 2. 270 с.

Шустов Ю. А. Экологические аспекты поведения молоди лососевых рыб в речных условиях. СПб.: Наука, 1995. 161 с.

Шустов Ю. А. Экология молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 1983. 152 с.

Bakhmet I. N., Sazhin A., Maximovich N., Ekimov D. In situ long-term monitoring of cardiac activity of two bivalve species from the White Sea, the blue mussel *Mytilus kjedulis* and horse mussel *Modiolus modiolus* // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 2019. Vol. 99. P. 833–840. doi: 10.1017/S0025315418000681

References

Aleksandrov B. M. et al. (eds.). Lakes of Karelia: Nature, fish and fisheries (a reference book). Petrozavodsk: Gosizdat KASSR; 1959. 619 p. (In Russ.).

Bakhmet I. N., Sazhin A., Maximovich N., Ekimov D. In situ long-term monitoring of cardiac activity of two

bivalve species from the White Sea, the blue mussel *Mytilus kjedulis* and horse mussel *Modiolus modiolus*. J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 2019;99:833–840. doi: 10.1017/S0025315418000681

Balagurova M. V. Biological principles of organization of fishery in Saymozero group of lakes in Karelia. Moscow-Leningrad: AN SSSR; 1963. 88 p. (In Russ.).

Baryshev I. A. Macrozoobenthos of rivers of Eastern Fennoscandia. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2023. 334 p. (In Russ.).

Berg A. S. et al. (eds.). Atlas of commercial fish of the USSR. Moscow: Pishchepromizdat; 1949. 788 p. (In Russ.).

Grigor'ev S. V. (ed.). Proceedings of the Lake Sямозеро complex expedition. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR; 1959. Vol. 1. 238 p.; 1962. Vol. 2. 270 p. (In Russ.).

Gromtsev A. N. et al. (eds.). Biotic diversity of Karelia: Conditions of formation, communities and species. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2003. 262 p. (In Russ.).

Il'mast N. V., Sterligova O. P. Fish. *Zelenyi poyas Fennoskandii = Green Belt of Fennoscandia*. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2014. P. 92–96. (In Russ.).

Kitaev S. P. Ecological bases of bioproductivity of lakes in different natural zones. Moscow: Nauka; 1984. 207 p. (In Russ.).

Kitaev S. P. Fundamentals of limnology for hydrobiologists and ichthyologists. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2007. 320 p. (In Russ.).

Komulainen S. F. Ecology of phytoplankton in small rivers of Eastern Fennoscandia. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2004. 182 p. (In Russ.).

Nemova N. N. et al. (eds.). Biota of northern lakes under man-induced impact. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2012. 230 p. (In Russ.).

Nesterenko I. M. (ed.). Biological resources of the Kostomuksha region, ways of their development and protection. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR; 1977. 191 p. (In Russ.).

Ozeretskovskii N. Ya. A journey on Lakes Ladoga and Onega and around Lake Ilmen. St. Petersburg; 1812. 559 p. (In Russ.).

Pervozvanskii V. Ya. Fish from the water bodies in the area of the Kostomuksha iron ore deposit. Petrozavodsk: Kareliya; 1986. 216 p. (In Russ.).

Polyanskii Yu. I. (ed.). Materials of the Meeting on increasing the productivity of small inland water bodies of the KFSSR. Materials of the Meeting on the problem of increasing the fish productivity of inland water bodies of the Karelian-Finnish SSR, organized by the Karelian-Finnish Branch of the USSR Academy of Sciences and the Karelian-Finnish Branch of the All-Union Research Institute of Fishing Industry, March 11–13, 1953. Petrozavodsk: Gosizdat KFSSR; 1954. 196 p. (In Russ.).

Potapova O. I. Large vendace in lakes of Karelia. St. Petersburg: Nauka; 1978. 133 p. (In Russ.).

Potapova O. I., Sokolova V. A. (eds.). Lake Sямозеро and prospects of commercial fishing. Petrozavodsk: Kareliya; 1977. 266 p. (In Russ.).

Pravdin I. F. Whitefish in water bodies of the Karelian-Finnish SSR. Moscow: Nauka; 1954. 324 p. (In Russ.).

Reshetnikov Yu. S. (ed.). Changes in the structure of the fish population of an eutrophicated water body. Moscow: Nauka; 1982. 248 p. (In Russ.).

Shustov Yu. A. Ecology of Atlantic salmon fry. Petrozavodsk: Kareliya; 1983. 152 p. (In Russ.).

Shustov Yu. A. Ecological aspects of juvenile salmon fish behavior in river conditions. St. Petersburg: Nauka; 1995. 161 p. (In Russ.).

Smirnov A. F. Fishing on Lake Syamozero. *Tr. Karel. ped. in-ta = Proceedings of the Karelian Pedagogical Institute*. 1939;1:127–168. (In Russ.).

Smirnov Yu. A. (ed.). Salmon spawning rivers of Lake Onega. Leningrad: Nauka; 1978. 102 p. (In Russ.).

Smirnov Yu. A. et al. (eds.). Natural resources of Karelia and ways of their rational use. Petrozavodsk: Kareliya; 1973. 142 p. (In Russ.).

Smirnov Yu. A. Salmon of Lake Onega. Leningrad: Nauka; 1971. 143 p. (In Russ.).

Smirnov Yu. A. Freshwater salmon (ecology, reproduction, and use). Leningrad: Nauka; 1979. 156 p. (In Russ.).

Sterligova O. P., Il'mast N. V., Kuchko Ya. A., Komulainen S. F., Savosin E. S., Baryshev I. A. State of freshwater reservoirs in Karelia with commercial rearing of rainbow trout in cages. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2018. 128 p. (In Russ.).

Sterligova O. P., Il'mast N. V., Savosin D. S. Cyclostomes and fishes of fresh waters of Karelia. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2016. 224 p. (In Russ.).

Sterligova O. P., Il'mast N. V. Species-colonizers in the water systems of Karelia. *J. Ichthyol.* 2009; 49(4):331–338. doi: 10.1134/S0032945209040055

Sterligova O. P., Il'mast N. V. State of populations of smelt *Osmerus eperlanus* from Vygozero and Syamozero that formed as a result of self-dispersion. *J. Ichthyol.* 2012;52(4):261–267. doi: 10.1134/S0032945212020142

Sterligova O. P., Pavlov V. N., Il'mast N. V. et al. Lake Syamozero ecosystem (biological regime and use). Petrozavodsk: KarRC RAS; 2002. 120 p. (In Russ.).

Tereshchenko V. G., Sterligova O. P., Il'mast N. V. Long-term dynamics of structural and systemic characteristics of the fish population of eutrophicated Lake Syamozero. *Biologiya vnutrennikh vod = Inland Water Biology.* 2004;3:93–102. (In Russ.).

Titova V. F. Densely-rakered whitefish of Lake Syamozero. Petrozavodsk: Kareliya; 1973. 97 p. (In Russ.).

Veselov A. E., Kalyuzhin S. M. Ecology, behavior and distribution of Atlantic salmon fry. Petrozavodsk: Kareliya; 2001. 160 p. (In Russ.).

Zelinskii Yu. P. Structure and differentiation of populations and forms of Atlantic salmon. Moscow: Nauka; 1985. 203 p. (In Russ.).

Поступила в редакцию / received: 05.05.2023; принята к публикации / accepted: 12.05.2023.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Стерлигова Ольга Павловна

д-р биол. наук, главный научный сотрудник лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных

e-mail: o.sterligova@yandex.ru

Ильмаст Николай Викторович

д-р биол. наук, доцент, директор ИБ КарНЦ РАН, главный научный сотрудник, заведующий лабораторией экологии рыб и водных беспозвоночных

e-mail: ilmast@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Sterligova, Olga

Dr. Sci. (Biol.), Chief Researcher, Laboratory for Ecology of Fish and Aquatic Invertebrates

Ilmast, Nikolai

Dr. Sci. (Biol.), Associate Professor, Director, IB KarRC RAS, Chief Researcher, Head of Laboratory for Ecology of Fish and Aquatic Invertebrates

УДК 061.62 : 636.93 : 591.1 (470.22)

НАУЧНАЯ ШКОЛА ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ФИЗИОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РАН – ОТ ПРАКТИЧЕСКИХ ЗАДАЧ К ТЕОРЕТИЧЕСКИМ РАЗРАБОТКАМ

В. А. Илюха^{1,2*}, Н. Н. Тютюнник¹, С. Н. Калинина^{1,2}

¹ Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910), *ilyukha.62@mail.ru

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

В статье рассмотрены основные этапы становления научной школы экологической физиологии животных Института биологии КарНЦ РАН, вклад различных ученых в ее развитие. Показаны специфика развития школы и основные научные достижения ее членов за полувековой период, рассмотрены современные направления исследований и перспективы развития школы. Формирование научной школы экологической физиологии животных связано с именем доктора ветеринарных наук, заслуженного деятеля науки КАССР и РСФСР, профессора В. А. Берестова, возглавившего в 1972 г. лабораторию физиологии пушных зверей. Изначально работа лаборатории носила прикладной характер для решения практических задач, стоящих перед звероводством. Второй этап развития научной школы связан с деятельностью Н. Н. Тютюнника. В 1987 году в связи с углублением и расширением исследований, направленных на изучение адаптаций животных к различным факторам среды, лаборатория физиологии пушных зверей была преобразована в лабораторию экологической физиологии животных. С 2008 г. заведующим лабораторией становится д. б. н. В. А. Илюха, а с 2017 г. – к. б. н. С. Н. Калинина. В настоящее время внимание сотрудников направлено на изучение физиологии млекопитающих, обитающих в природе, а также на проведение экспериментов с изучением влияния светового фактора в лабораторных условиях.

Ключевые слова: звероводство; пушные звери; экологическая физиология

Для цитирования: Илюха В. А., Тютюнник Н. Н., Калинина С. Н. Научная школа экологической физиологии животных Института биологии Карельского научного центра РАН – от практических задач к теоретическим разработкам // Труды Карельского научного центра РАН. 2023. № 3. С. 125–139. doi: 10.17076/eco1782

**V. A. Ilyukha^{1,2*}, N. N. Tyutyunnik¹, S. N. Kalinina^{1,2}, SCIENCE SCHOOL
IN ANIMAL ECOLOGICAL PHYSIOLOGY AT THE INSTITUTE OF BIOLOGY
OF THE KARELIAN RESEARCH CENTER RAS – FROM PRACTICAL TASKS
TO THEORETICAL DEVELOPMENTS**

¹ Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
(11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *ilyukha.62@mail.ru

² Petrozavodsk State University (33 Lenin Ave., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia)

The article discusses the main stages in the history of the science school in ecological physiology of animals at the Institute of Biology of the Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences and the contributions of individual scientists to its development. The specifics of its development and the main scientific achievements of members of the school over a half-century period are recounted. Current research areas and prospects for the future are considered. The emergence of the science school in ecological physiology of animals is associated with the name of Doctor of Veterinary Sciences, Honored Scientist, Professor V. A. Berestov, who in 1972 headed the Laboratory for Physiology of Fur Animals. Initially, it dealt with applied tasks related to problems in fur farming. The second stage in the history of the science school is associated with the work of N. N. Tyutyunnik. In 1987, as research was deepened and expanded to cover the adaptations of animals to various environmental factors, the Laboratory for Physiology of Fur Animals was transformed into the Laboratory for Animal Ecophysiology. Since 2008 the Laboratory was headed by V. A. Ilyukha, Dr. Sci. in Biology, and since 2017 by S. N. Kalinina, Cand. Sci. in Biology. Currently, the laboratory staff study the physiology of mammals living in the wild as well as conduct experiments to study the effects of the light factor in the laboratory.

Keywords: fur farming; fur animals; ecological physiology

For citation: Ilyukha V. A., Tyutyunnik N. N., Kalinina S. N. Science school in animal ecological physiology at the Institute of Biology of the Karelian Research Center RAS – from practical tasks to theoretical developments. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2023. No. 3. P. 125–139. doi: 10.17076/eco1782

Введение

Возникновение и развитие научных школ происходит по-разному, но, как правило, оно связано с идеями, развиваемыми определенной личностью и подхваченными другими исследователями [Шноль, 2009], или с необходимостью создания новых знаний, обусловленной практическими задачами. При этом изначальный коллектив единомышленников перерастает в нечто большее, чем группа людей, занимающихся общей научной проблемой. Школа экологической физиологии животных Института биологии Карельского научного центра РАН, как и многие физиологические школы, развивавшиеся в медицинских и сельскохозяйственных НИИ [Ланге, 1978], возникла изначально для решения прикладных задач, связанных в развитии в республике пушного звероводства. Однако, несмотря на то что до сих пор живы те, кто участвовал в ее становлении на начальных этапах, имеются лишь фрагментарные сведения об истории ее становления и развития. Данная статья направлена на то, чтобы устранить указанный пробел.

История возникновения и начальный этап становления научной школы экологической физиологии животных

Научная школа экологической физиологии животных является самой молодой в Институте биологии Карельского научного центра РАН. Ее формирование связано с именем доктора ветеринарных наук, заслуженного деятеля науки КАССР и РСФСР, профессора Вячеслава Алексеевича Берестова, благодаря активности которого в Институте биологии Карельского филиала АН СССР в 1972 г. создана лаборатория физиологии пушных зверей [Ильина, 2021]. В 1973 году на долевой основе финансирования был согласован проект строительства Научного опорного пункта лаборатории и его оснащения современным научным оборудованием на базе зверосовхоза «Кондопожский» (директор зверохозяйства В. М. Сычев). В дальнейшем, с целью укрепления научного сотрудничества и решения актуальных проблем в области звероводства, Карелзверопромом и Академией наук СССР в 1983 году совместно было построено 4-этажное здание, на одном

из этажей которого разместились лаборатории зоологии и физиологии пушных зверей (рис. 1).

Изначально работы носили прикладной характер, связанный с интенсивным развитием в Советском Союзе и КАССР звероводства и необходимостью решения практических задач, стоящих перед отраслью. Для восстановления экономики страны в послевоенный период нужна была валюта. Сейчас ее основным источником является добыча нефти и газа, а в тот период их заменяла пушнина. В середине 1960-х в систему Зверопрома входят 7 трестов («Дальзверопром» – 23 совхоза; «Карелзверопром» – 20; «Лензверопром» – 8; «Сахалинзверопром» – 7; «Калининградзверопром» – 6; «Калининзверопром» – 5; «Татзверопром» – 9 совхозов), Калмыцкое объединение – 3 совхоза, 32 совхоза прямого подчинения, 39 кролиководческих хозяйств, подчиненных одновременно региональным сельскохозяйственным органам, НИИ пушного звероводства и кролиководства с опытно-производственным хозяйством и Опытным проектно-конструкторским бюро. Зверосовхозы Российской Федерации заготавливают ежегодно 62–65 % от общего производства клеточной пушнины в стране.

Исследования лаборатории были направлены на решение теоретических и практических задач клеточного пушного звероводства. Актуальность этих исследований заключалась в необходимости разработки целой систе-

мы слежения за физиологическим состоянием животных и поиска средств направленного воздействия на организм для коррекции нарушенного метаболизма, предотвращения и своевременного устранения неблагополучия на зверофермах, стимуляции роста и развития, повышения продуктивности пушных зверей.

В этот период сложились и основные направления исследований, некоторые из них развивались и в последующие годы:

- исследование особенностей и направленности ряда ферментативных реакций у пушных зверей на уровне сывороточных ферментов, органов и тканей [Берестов, Кожевникова, 1981; Осташкова, 1984; Унжаков, 1997];

- изучение лейкоцитов крови и костного мозга у норок различных генотипов в постнатальном онтогенезе [Узенбаева, 1980; Берестов, Узенбаева, 1983];

- исследование активности ферментов пищеварительного тракта [Олейник, 1985, 1997];

- оценка содержания витаминов [Ильина, 1997];

- изучение уровня гормонов эндокринной функции гонад и щитовидной железы в онтогенезе и на разных этапах репродуктивного цикла [Сироткина, 1989; Рендаков, 2003];

- исследование гуморальных факторов неспецифического иммунитета в норме и при патологии [Мельник, 1976; Малинина, 1982; Берестов, Узенбаева, 1983];



Рис. 1. В новом лабораторном здании на ул. Красноармейской установлено новое оборудование, проводится обработка образцов биологического материала (1985 г.)

Fig. 1. A new equipment was installed in the new laboratory building in Krasnoarmeiskaya Street, processing of biological material samples in progress (1985)

– раскрытие механизмов заболеваний пушных зверей различной этиологии [Берестов, 1978; Берестов, Мельников, 1982; Аникиев и др., 1984, 1988].

Наряду с традиционными физиолого-биохимическими методами осуществлялись попытки внедрить передовые для того времени биофизические методы исследований – в лаборатории работал А. И. Кяйвяряйнен, руководивший впоследствии группой биофизики Института биологии [Борисова, 2021].

Следует отметить, что каждое направление исследований завершалось защитой диссертаций и выпуском монографий. За период руководства лабораторией В. А. Берестова девять его учеников защитили диссертации на соискание степени кандидата биологических наук – Г. Г. Петрова (1971), Н. Н. Тютюнник (1974), Э. Л. Мельник (1976), Л. Б. Узенбаева (1980), Н. В. Тюрнина (1981), Г. М. Малинина (1982), С. П. Изотова (1982), В. В. Осташкова (1984), В. М. Олейник (1985). Для звероводов-практиков выпускались соответствующие рекомендации. С большим интересом была воспринята звероводами разных стран монография В. А. Берестова «Лабораторные методы оценки состояния пушных зверей» [1981].

Уже на этом начальном этапе формирования школы стало понятно, что объекты исследования, пушные звери, сильно отличаются по своей физиологии как от традиционных лабораторных, так и от давно одомашненных сельскохозяйственных животных. Первой особенностью

являлась специфика кормления (состав кормов, частота приема пищи, требования к консистенции). Оказалось, что даже для хищных млекопитающих нужен не только белок. В природе песец питается не только белковой пищей, но и ягодами, накапливая при этом значительные жировые запасы. Енотовидные собаки, накопив к зиме достаточное количество жира, даже в условиях клеточного содержания впадали в спячку. Второй особенностью было то, что никто не изучал, какие же показатели являются «нормальными» для животных, содержащихся в клетке. Понятно, что ограниченное пространство (и связанная с этим гиподинамия) накладывало свой отпечаток на многие физиологические системы. Кроме того, в результате селекции были выведены многочисленные цветковые формы (окрасы) норок, песцов и лисиц, что сказывалось не только на морфометрических характеристиках животных, но и меняло их физиологические функции. Так, например, у белых норок хедлунд наблюдалась глухота, из-за которой страдали материнские качества самок, а для норок сапфирового окраса обнаружена патология, сходная с синдромом Чедиака – Хигаши у человека.

В. А. Берестов всегда позиционировал себя как ветеринар и физиолог, а на биохимических научных мероприятиях лабораторию чаще представляла Л. К. Кожевникова. В 1973 году была проведена Первая всесоюзная научная конференция по биологии и патологии пушных зверей, а в 1984 году – Выездное заседание Отделения физиологии АН СССР (рис. 2).



Рис. 2. Выездное заседание Отделения физиологии АН СССР (1984 г.)

Fig. 2. Field meeting of the staff members of the Department of Physiology of the Academy of Sciences of the USSR (1984)

Таким образом, сотрудниками лаборатории за период с 1972 по 1987 г. были разработаны лабораторные методы оценки здоровья пушных зверей, изучены особенности их обмена веществ, пищеварения, гормонального, иммунного и витаминного статуса, что явилось важным вкладом в частную физиологию и биохимию хищных млекопитающих. Уже на первом этапе Вячеслав Алексеевич заботился о формировании научной школы – подбирал учеников, сотрудничал с Петрозаводским госуниверситетом, чтобы в лабораторию шла молодежь, пытался внедрять современные методы исследований, которые наряду со спецификой объекта давали интересные научные результаты, организовывал всесоюзные конференции. В 1985 г. коллективу лаборатории присуждено 1-е место по результатам социалистического соревнования (рис. 3).

От изучения пушных зверей к экологической физиологии животных

Второй этап развития научной школы связан с деятельностью Н. Н. Тютюнника. В 1987 году в связи с углублением и расширением исследований, направленных на изучение адаптаций животных к различным факторам среды, лаборатория физиологии пушных зверей была преобразована в лабораторию экологической физиологии животных. Основные научные исследования Н. Н. Тютюнника связаны с изучением влияния факторов среды

на организм млекопитающих, познанием структурных и функциональных механизмов адаптивных процессов. Разработка этого направления крайне важна в отношении хищных пушных зверей и грызунов, разводимых в неволе, где условия жизни значительно отличаются от природных. Неотъемлемой частью этих исследований является поиск средств обеспечения оптимального функционирования организма.

Под научным руководством Н. Н. Тютюнника были проведены комплексные исследования новых видов кормов и кормовых добавок, изучался минеральный состав волосяного покрова [Берестов и др., 1984], гормональный, энзиматический и витаминный статус пушных зверей в норме и патологии. Выявлены закономерности адаптивных перестроек в организме хищных пушных зверей в ответ на воздействие различных факторов среды. Многолетние исследования явились основой для разработки системы мониторинга за состоянием здоровья животных, введенных в зоокультуру, и его оптимизации, в том числе с использованием ряда биологически активных веществ [Тютюнник, Кожевникова, 1996]. Н. Н. Тютюнник является автором более 300 научных и научно-методических работ. Он получил три авторских свидетельства и три патента, разработал ряд методических пособий и рекомендаций, направленных на совершенствование способов кормления и оптимизацию физиологического состояния пушных зверей.



Рис. 3. Коллектив лаборатории в 1985 году. Верхний ряд: Л. Б. Узенбаева, С. П. Изотова, В. В. Осташкова, Х. И. Мелдо, Л. Н. Муравья, Т. Н. Ильина, Л. Н. Сироткина, Е. Ю. Черкашина, Е. А. Косенкова; нижний ряд: А. П. Анисимова, Н. Н. Тютюнник, Г. Г. Петрова, В. А. Берестов, Л. К. Кожевникова, А. Р. Унжаков, Г. М. Малинина
Fig. 3. Staff of the Laboratory in 1985. Top row: L. B. Uzenbaeva, S. P. Izotova, V. V. Ostashkova, Kh. I. Meldo, L. N. Murav'ya, T. N. Il'ina, L. N. Sirotkina, E. Yu. Cherkashina, E. A. Kosenkova; bottom row: A. P. Anisimova, N. N. Tyutyunnik, G. G. Petrova, V. A. Berestov, L. K. Kozhevnikova, A. R. Unzhakov, G. M. Malinina

Идеи методологии и стратегии физиолого-биохимического мониторинга за состоянием организма пушных зверей, введенных в зоокультуру, имеющие важное значение для выявления доклинических признаков заболевания, отражены в книге «Haematology and Clinical Chemistry of Fur Animals», изданной в 1989 г. совместно с коллегами из Финляндии и Дании [Berestov et al., 1989]. В этот период предложены пути регуляции физиологического состояния и продуктивности животных при использовании природных метаболитов (янтарная кислота) и препаратов иммунологического профиля воздействия (мидийный гидролизат – МИГИ-К, шунгистим) и другие [Tyutyunnik et al., 1996; Узенбаева и др., 1998; Тютюнник и др., 1999]. Исследовалась возможность коррекции физиологического состояния пушных зверей и оптимизации репродуктивной функции биологически активными препаратами метаболического и иммунологического профиля действия. Выявлены причины возникновения стрессовых состояний у пушных зверей в условиях промышленного разведения, разработаны способы их предотвращения и коррекции вредного влияния. Обоснован метод стимуляции лактации с помощью триптофана – предшественника серотонина и нейролептиков.

Наряду с исследованиями прикладного характера все больше внимания уделялось изучению механизмов физиологических адаптаций.

В результате выполненных исследований показано, что пушные звери различного экогенеза, разводимые в неволе, представляют удачную экспериментальную модель для изучения и оценки влияния на организм не только факторов, воздействующих в процессе эволюционного развития, но и новых, связанных с технологией разведения [Унжаков, 1997; Тютюнник и др., 1998, 2002, 2005; Кожевникова и др., 2000, 2004; Илюха, 2001; Ильина, 2006; Ильина и др., 2008б].

В 1991 и 1998 гг. на базе Института биологии сотрудниками лаборатории проведены международные симпозиумы «Физиологические основы повышения продуктивности хищных пушных зверей», в работе которых принимали участие ученые из России, Украины, Белоруссии, Финляндии, Дании, Норвегии, Польши, Германии (рис. 4). Они явились началом создания общего проекта по изысканию способов оптимизации состояния зверей, разводимых на фермах, в рамках которого проведены совместные исследования в Финляндии на экспериментальной звероферме Университета г. Куопио и в Польше на базе Краковской с/х академии. Тематика последующих симпозиумов (2005 и 2009 гг.) была посвящена физиологическим основам повышения продуктивности млекопитающих и обсуждению современных проблем и методов экологической физиологии и патологии животных, введенных в зоокультуру.



Рис. 4. Первый международный симпозиум «Физиологические основы повышения продуктивности хищных пушных зверей» в Петрозаводске, 1991 г. Участники симпозиума перед зданием Карелзверопрома

Fig. 4. First international symposium *Physiological Bases for Increasing the Productivity of Predatory Fur Animals* in Petrozavodsk, 1991. The participants of the Symposium in front of the Karelzveroprom building

С 2008 г. заведующим лабораторией становится д. б. н. Виктор Александрович Илюха, а с 2017 г. – к. б. н. Светлана Николаевна Сергина (Калинина). В этот период внимание сотрудников направлено на изучение физиологии млекопитающих, обитающих в природе, а также на проведение экспериментов с изучением влияния светового фактора в лабораторных условиях. Во-первых, это было обусловлено тем, что появилась необходимость дифференцировать влияние содержания в специфических условиях от того, что наблюдается в природе (выяснить, является ли наблюдаемый феномен видоспецифической особенностью или же он привнесен условиями содержания). В ряде случаев получены парадоксальные, но вполне объяснимые результаты. Так, оказалось, что у содержащихся на сбалансированных рационах в условиях неволи хищников уровень жирорастворимых витаминов в печени ниже, чем у их диких сородичей [Ильина и др., 2009; Baishnikova et al., 2021]. Кроме того, непровольная domestикация в условиях клеточного содержания (работники в ходе разведения отбраковывают агрессивных животных) приводит к существенному изменению иммунной и пищеварительной функций [Kalinina et al., 2022a]. Ряд физиологических функций, например, адаптивные реакции к гипоксии, остались у клеточных животных такими же, как у их диких предков.

Во-вторых, еще на начальных этапах разведения пушных зверей было показано, что световой фактор играет ключевую роль в регуляции сезонной цикличности многих физиологических функций. Для ускорения созревания меха в звероводстве стали применять имплантируемый препарат, содержащий гормон мелатонин, введение которого имитирует наступление коротких осенних дней. Распространение звероводства в регионах, где эти животные никогда не обитали, поставило «естественный эксперимент» по влиянию специфического фотопериода на физиологические функции.

В-третьих, Карелия является регионом, где многие виды млекопитающих обитают на северной границе своего ареала. Удачными моделями для изучения зимней спячки являются летучие мыши [Antonova et al., 2018, 2022; Ilyina et al., 2022; Suominen et al., 2022]. Среди новых направлений исследований, получивших развитие в этот период, следует отметить изучение антиоксидантной защиты тканей и органов млекопитающих.

В настоящее время работа лаборатории связана с исследованием физиолого-биохимических путей адаптации млекопитающих к природным и антропогенным факторам среды,

выявлением закономерностей функционирования различных органов и систем в процессе приспособления, разработкой теории формирования адаптивных стратегий животных на основе комплексных исследований экологии, поведения, физиологии, морфологии и биохимии.

Исследования школы направлены на:

- проведение сравнительно-видового и онтогенетического анализа становления физиологических функций у природно адаптированных к гипоксии-реоксигенации млекопитающих различных систематических групп [Sergina et al., 2015; Унжаков, Тютюнник, 2016а, б; Ильина и др., 2017; Antonova et al., 2017а, б, 2018];

- исследование влияния разных световых режимов на состояние физиологических систем организма млекопитающих, роли мелатонина и его рецепторов в ответных реакциях на измененные фотопериодические условия [Ильина и др., 2005, 2008а; 2012; Khizhkin et al., 2010, 2017, 2018; Vinogradova et al., 2010; Morozov et al., 2015; Хижкин и др., 2016; Sergina et al., 2016; Night..., 2020; Антонова и др., 2021, 2022; Kalinina et al., 2021; Uzenbaeva et al., 2021; Михеева и др., 2022; Baishnikova et al., 2022];

- анализ морфофункциональных особенностей лейкоцитов крови у млекопитающих из природных популяций и разводимых в зоокультуре [Узенбаева и др., 2007, 2011а, б; Kizhina et al., 2017а, б, 2018, 2022, 2023];

- изучение влияния биологически активных веществ на различные функциональные системы организма с целью оптимизации физиологического состояния и повышения устойчивости млекопитающих в условиях domestикации [Унжаков и др., 2014; Баишникова и др., 2018; Baishnikova et al., 2018];

- исследования в области экологической токсикологии [Kalinina et al., 2022b].

Вопрос, в чем отличие школы экологической физиологии животных от других исследовательских групп, занимающихся сходной научной проблематикой, является не праздным, хотя ответить на него достаточно сложно. Во-первых, это те модельные объекты, которые использовались в самом начале становления школы и используются в настоящее время. Дикие животные, будучи введенными в зоокультуру достаточно давно, до настоящего времени не утратили физиологических особенностей своих диких предков. Несмотря на более чем вековую историю содержания в клетках, норки и песцы остались хищниками с особенностями пищеварения, характерными для хищников. Во-вторых, подходы к объектам исследования для решения практических и теоретических за-

дач. Уже изначально закладывалась идея о том, что если для детальной оценки состояния здоровья человека применяется клиническая диагностика, то для оценки состояния здоровья животных тоже возможна разработка аналогичных методов. В-третьих, понимание того, что изучение влияния экологического фактора не должно ограничиваться только экспериментами на лабораторных животных, а вариабельность физиологических показателей, с которой обычно борются физиологи и биохимики, в большинстве случаев является благом для исследователя, поскольку позволяет определить весь диапазон «нормы реакции». В-четвертых, мало выявить причину неблагополучия, нужно еще найти способы ее предотвратить или вылечить.

Заключение

Завершая краткий исторический очерк, необходимо отметить, что за 50-летний период существования лаборатории экологической физиологии животных Карельского научного центра РАН в ней работало около 90 человек (рис. 5, 6). За эти годы успешно защищены 3 докторских (В. М. Олейник, 1997; Н. Н. Тютюнник, 2002; В. А. Илюха, 2004) и 17 кандидатских диссертаций (Г. Г. Петрова, 1971; Э. Л. Мельник, 1976; Л. Б. Узенбаева, 1980; Н. В. Турнина, 1981; С. П. Изотова, 1982; Г. М. Малинина, 1982; В. В. Осташкова, 1984; Л. Н. Сироткина, 1989;

Т. Н. Ильина, 1997; А. Р. Унжаков, 1997; Н. Л. Рендаков, 2003; Л. В. Сидорова, 2003; С. Н. Калинина, 2009; А. Г. Кижина, 2011; Е. А. Хижкин, 2011; И. В. Баишникова, 2012; Е. П. Антонова, 2016), опубликованы 13 монографий, 9 сборников научных статей и 8 учебных пособий. Несомненным достижением школы является открытие в 2005 году подготовки в Институте биологии аспирантов по специальности «Физиология человека и животных».

Члены школы уделяли и в настоящее время уделяют большое внимание подготовке будущей смены. Долгое время в ПетрГУ преподавали Н. Н. Тютюнник и В. А. Илюха, а Е. А. Хижкин, А. Г. Кижина и С. Н. Калинина преподают физиологические дисциплины в настоящее время. И. В. Баишникова является председателем ГАК по специальности «зоотехния». Е. А. Хижкин, А. Г. Кижина и И. В. Баишникова руководят выпускными квалификационными работами студентов ПетрГУ. Е. А. Хижкин, А. Г. Кижина и Е. П. Антонова проводят экскурсии для школьников и студентов, знакомя их с деятельностью лаборатории. Е. П. Антонова – лидер среди сотрудников лаборатории по популяризации знаний, она регулярно выступает с научными и научно-популярными докладами перед школьниками и студентами различных образовательных учреждений, публикует научно-популярные статьи, с февраля 2022 г. ведет группу «Молодые ученые КарНЦ РАН» в социальной сети «ВКонтакте».



Рис. 5. Празднование 45-летия лаборатории, 2017 г.

Fig. 5. Celebration of the 45th Anniversary of the Laboratory, 2017



Рис. 6. Современный коллектив лаборатории, 2023 г. Слева направо: Э. Ф. Печорина, Э. В. Панова, И. А. Зайцева, Е. П. Антонова, Е. А. Хижкин, Т. Н. Ильина, А. Г. Кижина, А. В. Морозов, С. Н. Калинина, А. Р. Унжаков, И. В. Баишникова

Fig. 6. Current staff of the Laboratory, 2023. From left to right: E. F. Pechorina, E. V. Panova, I. A. Zaitseva, E. P. Antonova, E. A. Khizhkin, T. N. Il'ina, A. G. Kizhina, A. V. Morozov, S. N. Kalinina, A. R. Unzhakov, I. V. Baishnikova

Литература

Аникиева Л. В., Берестов А. А., Берестов В. А., Гурьянова С. Д., Осташкова В. В. Дифиллоботриоз песцов. Петрозаводск: Карелия, 1988. 142 с.

Аникиева Л. В., Берестов В. А., Куликов В. А., Осташкова В. В. Токсаскаридоз песцов. Петрозаводск: Карелия, 1984. 110 с.

Антонова Е. П., Володина А. Д., Илюха В. А. Влияние экзогенного мелатонина на антиоксидантную защиту печени и тонкого кишечника сирийского хомяка (*Mesocricetus auratus*) // Acta Biomedica Scientifica. 2021. Т. 6, № 4. С. 265–272. doi: 10.29413/ABS.2021-6.4.24

Антонова Е. П., Илюха В. А., Морозов А. В. Мелатонин как регулятор активности пищеварительных ферментов у сирийского хомяка (*Mesocricetus auratus*) – роль базового светового режима // Экспериментальная и клиническая фармакология. 2022. Т. 85, № 3. С. 3–7. doi: 10.30906/0869-2092-2022-85-3-3-7

Баишникова И. В., Узенбаева Л. Б., Илюха В. А., Кижина А. Г., Печорина Э. Ф., Ильина Т. Н. Лейкоциты крови и морфометрические параметры лимфоцитов при различных дозах витаминов А и Е у американских норок (*Neovison vison*) // Труды Карельского научного центра РАН. 2018. № 12. С. 125–132. doi: 10.17076/eb906

Берестов В. А. Внутренние незаразные болезни пушных зверей. Петрозаводск: Карелия, 1978. 158 с.

Берестов В. А., Кожевникова Л. К. Ферменты крови пушных зверей. Л.: Наука, 1981. 184 с.

Берестов В. А. Лабораторные методы оценки состояния пушных зверей. Петрозаводск: Карелия, 1981. 151 с.

Берестов В. А., Мельников В. Д. Токсоплазмоз пушных зверей. Петрозаводск: Карелия, 1982. 112 с.

Берестов В. А., Тюрина Н. В., Тютюнник Н. Н. Минеральный состав волосяного покрова норки и песцов. Петрозаводск: Карелия, 1984. 159 с.

Берестов В. А., Узенбаева Л. Б. Фагоцитарная реакция крови у норки и песцов (сравнительная характеристика). Л.: Наука, 1983. 111 с.

Борисова А. Г. Александр Иванович Кяйвяряйнен (1946–2009) // Труды Карельского научного центра РАН. 2021. № 11. С. 120–123.

Ильина Т. Н., Виноградова И. А., Илюха В. А., Хижкин Е. А., Анисимов В. Н., Хавинсон В. Х. Влияние геропротекторов на возрастные изменения антиоксидантной системы печени крыс при различных световых режимах // Успехи геронтологии. 2008а. Т. 21, № 3. С. 386–393.

Ильина Т. Н., Виноградова И. А., Хижкин Е. А., Илюха В. А., Узенбаева Л. Б., Унжаков А. Р., Баишникова И. В., Кижина А. Г., Анисимов В. Н. Влияние освещения в пренатальный и постнатальный периоды на некоторые физиологические показатели самцов крыс // Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова. 2012. Т. 98, № 6. С. 714–723.

Ильина Т. Н., Данилов П. И., Илюха В. А. Некоторые физиологические, биохимические и этологические особенности американской норки (*Mustela vison* Schreber, 1777), сформировавшиеся в процес-

се естественной ферализации в биоценозе Карелии // Информационный вестник ВОГиС. 2009. Т. 13, № 3. С. 588–597.

Ильина Т. Н., Илюха В. А., Баишникова И. В., Белкин В. В., Сергина С. Н., Антонова Е. П. Система антиоксидантной защиты в тканях полуводных млекопитающих // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2017. Т. 53, № 1. С. 251–256.

Ильина Т. Н. Метаболизм тиамина в организме норки (*Mustela vison* Schr.) и песцов (*Alopex lagopus* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1997. 17 с.

Ильина Т. Н., Руоколайнен Т. Р., Баишникова И. В. Возрастные изменения содержания витаминов А и Е в печени и сердце крыс при различных режимах освещенности и влиянии геропротекторов // Медицинский академический журнал. 2005. Т. 5, № 3. С. 27–29.

Ильина Т. Н., Руоколайнен Т. Р., Белкин В. В. Содержание токоферола в тканях млекопитающих различного экогенеза // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2008б. Т. 44, № 6. С. 577–581.

Ильина Т. Н. Содержание витаминов А и Е в тканях органов и крови песцов под влиянием алиментарного голодания // Сельскохозяйственная биология. 2006. № 6. С. 110–113.

Ильина Т. Н. У истоков звероводческой науки в Карелии // Кролиководство и звероводство. 2021. № 2. С. 4–7. doi: 10.52178/00234885_2021_2_4

Илюха В. А. Супероксиддисмутаза и каталаза в органах млекопитающих различного экогенеза // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2001. Т. 37, № 3. С. 183–186.

Кожевникова Л. К., Тютюнник Н. Н., Унжаков А. Р., Мелдо Х. И. Видовая специфичность изоферментных профилей лактатдегидрогеназы органов грызунов различного экогенеза // Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова. 2004. Т. 90, № 2. С. 187–192.

Кожевникова Л. К., Тютюнник Н. Н., Унжаков А. Р., Мелдо Х. И. Изоферменты лактатдегидрогеназы при сезонных адаптациях хищных пушных зверей // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2000. Т. 36, № 1. С. 24–29.

Ланге К. А. Развитие и организация физиологической науки в СССР: очерки. М.: Наука, 1978. 302 с.

Малинина Г. М. Влияние возраста, сезона года и генотипа на активность лизоцима, бета-лизинов и комплемента сыворотки крови норок: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1982. 24 с.

Мельник Э. Л. Изучение факторов естественной резистентности у американской норки и голубого песца: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1976. 18 с.

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

Олейник В. М. Особенности пищеварения у норок и песцов клеточного разведения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1985. 24 с.

Олейник В. М. Характеристика ферментного спектра пищеварительного тракта у хищных млекопитающих: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1997. 34 с.

Осташкова В. В. Возрастная и сезонная динамика активности сывороточных ферментов у песцов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1984. 21 с.

Рендаков Н. Л. Возрастная и сезонная динамика тиреоидных гормонов и катепсинов В и D у песцов (*Alopex lagopus* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2003. 21 с.

Сироткина Л. Н. Гормональная функция половых желез норок и песцов в постнатальном онтогенезе и на разных стадиях репродуктивного цикла: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1989. 17 с.

Тютюнник Н. Н., Кожевникова Л. К. Биохимическое тестирование как способ оценки физиологического состояния пушных зверей, разводимых в промышленных комплексах // Сельскохозяйственная биология. 1996. № 2. С. 39–50.

Тютюнник Н. Н., Кожевникова Л. К., Мелдо Х. И., Кондрашова М. К., Бадовская Л. А., Унжаков А. Р. Оптимизация физиологического состояния и продуктивности норок янтарной кислотой // Сельскохозяйственная биология. 1999. № 4. С. 52–57.

Тютюнник Н. Н., Кожевникова Л. К., Унжаков А. Р., Мелдо Х. И. Изменения изоферментного спектра лактатдегидрогеназы органов норок при вирусном плазмозитозе // Ветеринария. 1998. № 4. С. 24–27.

Тютюнник Н. Н., Кожевникова Л. К., Унжаков А. Р., Мелдо Х. И. Изоферментные спектры лактатдегидрогеназы органов норок и песцов в постнатальном развитии // Онтогенез. 2002. Т. 33, № 3. С. 218–224.

Тютюнник Н. Н., Кожевникова Л. К., Унжаков А. Р., Мелдо Х. И. Изоферментные спектры лактатдегидрогеназы органов пушных зверей различного экогенеза // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2005. Т. 41, № 3. С. 240–246.

Узенбаева Л. Б., Голубева А. Г., Илюха В. А., Тютюнник Н. Н. Особенности структуры лейкоцитов крови норок различных генотипов // Вестник ВОГиС. 2007. Т. 11, № 1. С. 155–161.

Узенбаева Л. Б., Илюха В. А., Тютюнник Н. Н., Мелдо Х. И., Бойков Ю. А. Мидиевый гидролизат при алеутской болезни норок // Ветеринария. 1998. № 12. С. 21–23.

Узенбаева Л. Б., Кижина А. Г., Илюха В. А., Тютюнник Н. Н. Аномальные цитоплазматические гранулы в лейкоцитах крови у норок сапфирового окраса (цитологическое и цитохимическое исследование) // Морфология. 2011а. Т. 140, № 6. С. 60–64.

Узенбаева Л. Б., Трапезов О. В., Кижина А. Г., Илюха В. А., Трапезова Л. И., Тютюнник Н. Н. Влияние мутаций, затрагивающих окраску меха, на структуру лейкоцитов крови у американской норки (*Mustela vison* Schreber, 1777) // Генетика. 2011б. Т. 47, № 1. С. 1–8.

Узенбаева Л. Б. Характеристика фагоцитарной реакции у норок и песцов клеточного разведения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1980. 26 с.

Унжаков А. Р. Изоферментные спектры лактатдегидрогеназы в тканях норок (*Mustela vison* Schr.) и песцов (*Alopex lagopus* L.) как индикаторы их физиологического состояния: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1997. 17 с.

Унжаков А. Р., Тютюнник Н. Н. Изоферментные спектры лактатдегидрогеназы в тканях енотовидных собак *Nyctereutes procyonoides* в осенний период // Биофизика. 2016а. Т. 61, № 4. С. 758–765.

Унжаков А. Р., Тютюнник Н. Н. Изоферментные спектры лактатдегидрогеназы в тканях млекопитающих семейства куньих // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2016б. Т. 52, № 6. С. 398–404.

Унжаков А. Р., Тютюнник Н. Н., Узенбаева Л. Б., Баишникова И. В., Антонова Е. П., Чернобровкина Н. П., Робонен Е. В., Илюха В. А. Физиологическое состояние щенков американской норки (*Mustela vison*) при действии экстракта из обогащенной L-аргинином хвои // Труды Карельского научного центра РАН. 2014. № 5. С. 222–227.

Хижкин Е. А., Сергина С. Н., Илюха В. А., Виноградова И. А. Роль мелатонина в регуляции возрастных изменений антиоксидантных ферментов у млекопитающих. Петрозаводск: ПетрГУ, 2016. 85 с.

Шноль С. Э. Герои, злодеи, конформисты отечественной науки. М.: URSS, 2009. 720 с.

Antonova E. P., Belkin V. V., Ilyukha V. A., Khizhkin E. A., Kalinina S. N. Seasonal changes in body mass and activity of digestive enzymes in *Eptesicus nilssonii* (Mammalia: Chiroptera: Vespertilionidae) during hibernation // J. Evol. Biochem. Physiol. 2022. Vol. 58, no. 4. P. 1055–1064. doi: 10.1134/S002209302204010X

Antonova E. P., Ilyukha V. A., Komov V. T., Khizhkin E. A., Sergina S. N., Gremyachikh V. A., Kamshilova T. B., Belkin V. V., Yakimova A. E. The mercury content and antioxidant system in insectivorous animals (Insectivora, Mammalia) and rodents (Rodentia, Mammalia) of various ecogenesis conditions // Biol. Bull. 2017a. Vol. 44, no. 10. P. 1272–1277. doi: 10.1134/S1062359017100028

Antonova E., Ilyukha V., Sergina S., Khizhkin E., Belkin V., Yakimova A., Morozov A. Antioxidant defenses in three vesper bats (Chiroptera: Vespertilionidae) during hibernation // Turk. J. Zool. 2017b. Vol. 41. P. 1005–1009. doi: 10.3906/zoo-1702-53

Antonova E. P., Ilyukha V. A., Sergina S. N., Unzhakov A. R., Belkin V. V. Lactate dehydrogenase isozymes in the tissues of hibernating bats (Chiroptera) // Biophysics. 2018. Vol. 63, no. 1. P. 116–121. doi: 10.1134/S0006350918010037

Baishnikova I., Ilyina T., Ilyukha V., Tirronen K. Species- and age-dependent distribution of retinol and α -tocopherol in the Canidae family during the cold season // Biol. Commun. 2021. Vol. 66, no. 3. P. 269–279. doi: 10.21638/spbu03.2021.304

Baishnikova I., Ilyina T., Khizhkin E., Ilyukha V. Prolonged light deprivation modulates the age-related changes in α -tocopherol level in rats // J. Evol. Biochem. Physiol. 2022. Vol. 58, no. 5. P. 1592–1603. doi: 10.1134/S0022093022050271

Baishnikova I., Sergina S., Ilyina T. Effect of vitamin E supplementation on α -tocopherol status and tissue antioxidants in American minks (*Neovison vison*) // Turk.

J. Vet. Anim. Sci. 2018. Vol. 42, no. 6. P. 642–648. doi: 10.3906/vet-1803-82

Berestov V. A., Blomstedt L., Brandt A., Juokslahti T., Jørgensen G., Kozhevnikova L. K., Tyurnina N. W., Valtonen M. Haematology and clinical chemistry of fur animals. Finland, 1989. 159 p.

Ilyina T. N., Baishnikova I. V., Belkin V. V. Retinol and α -tocopherol content in the liver and skeletal muscle of bats (Chiroptera) during Hibernation and Summer Activity // J. Evol. Biochem. Physiol. 2022. Vol. 58. P. 1697–1707. doi: 10.1134/S0022093022060035

Kalinina S. N., Ilyukha V. A., Trapezov O. V., Morozov A. V., Trapezova L. I., Nekrasova M. A., Stepanova M. A., Sysoeva E. A. Activity of digestive enzymes in the American mink (*Neovison vison*) selected for tameness and defensive aggression toward humans // J. Evol. Biochem. Physiol. 2022a. Vol. 58, no. 1. P. 64–72. doi: 10.1134/S0022093022010069

Kalinina S. N., Ilyukha V. A., Uzenbaeva L. B., Antonova Ye. P., Bruler Ye. S., Okulova I. I. Melanin in the pineal gland of species in the family Canidae // Neurosci. Behav. Physiol. 2021. Vol. 51, no. 9. P. 1312–1316. doi: 10.1007/s11055-021-01195-y

Kalinina S., Ilyukha V., Uzenbaeva L., Khizhkin E., Antonova E. Morphologic changes in the pineal gland of rats exposed to continuous darkness // Biol. Rhythm Res. 2016. Vol. 47, no. 5. P. 691–701. doi: 10.1080/09291016.2016.1183842

Kalinina S., Panchenko D., Ilyukha V., Canfield A., Baishnikova I., Antonova E., Nikerova K. Elements and antioxidants in wild boar from northwestern Russia // Eur. J. Wildl. Res. 2022b. Vol. 68. P. 22. doi: 10.1007/s10344-022-01570-1

Khizhkin E. A., Ilyukha V. A., Ilyina T. N., Unzhakov A. R., Vinogradova I. A., Anisimov V. N. Antioxidant system and energy provision of the rat heart during aging depend on illumination regimen and are resistant to exogenous melatonin // Bull. Exp. Biol. Med. 2010. Vol. 149, no. 3. P. 354–358. doi: 10.1007/s10517-010-0945-9

Khizhkin E. A., Ilyukha V. A., Vinogradova I. A., Antonova E. P., Morozov A. V. Circadian rhythms of antioxidant enzyme's activity in young and adult rats under light deprivation conditions // Adv. Gerontol. 2018. Vol. 31(2). P. 211–222. doi: 10.1134/S2079057018040069

Khizhkin E., Ilyukha V., Vinogradova I., Uzenbaeva L., Ilyina T., Yunash V., Morozov A., Anisimov V. Physiological and biochemical mechanisms of lifespan regulation in rats kept under various light conditions // Curr. Aging Sci. 2017. Vol. 10, no. 1. P. 49–55. doi: 10.2174/1874609809666160921115550

Kizhina A. G., Ilyukha V. A., Rossinskaya R. I. The effect of vitamin C on blood lymphocytes of American mink (*Neovison vison*): variation with sex and genotype // Braz. Arch. Biol. Technol. 2023. Vol. 66. e23210340. doi: 10.1590/1678-4324-2023210340

Kizhina A., Pechorina E., Mikheeva V. Effect vitamin C supplementation on some leukocyte parameters in American mink (*Neovison vison*) with abnormal granulogenesis // Tissue and Cell. 2022. Vol. 77. e101870. doi: 10.1016/j.tice.2022.101870

Kizhina A., Uzenbaeva L., Antonova E., Belkin V., Ilyukha V., Khizhkin E. Hematological parameters in

hibernating *Eptesicus nilssonii* (Mammalia: Chiroptera) collected from the North European part of Russia // *Acta Chiropterol.* 2018. Vol. 20, no. 1. P. 273–283. doi: 10.3161/15081109ACC2018.20.1.021

Kizhina A. G., Uzenbaeva L. B., Ilyukha V. A., Trapezova L. I., Tyutyunnik N. N., Trapezov O. V. Selection for behavior and hemopoiesis in American mink (*Neovison vison*) // *J. Vet. Behav. Clin. Appl. Res.* 2017a. Vol. 17. P. 38–43. doi: 10.1016/j.jveb.2016.09.004

Kizhina A. G., Uzenbaeva L. B., Ilyukha V. A., Tyutyunnik N. N. Morphological abnormalities of blood and bone marrow leukocytes and age-related changes of different leukocyte counts in American minks (*Neovison vison*) // *Turk. J. Vet. Anim. Sci.* 2017b. Vol. 41. P. 570–577. doi: 10.3906/vet-1610-82

Morozov A. V., Khizhkin E. A., Svechkina E. B., Ilyukha V. A., Vinogradova I. A., Anisimov V. N., Khavinson V. K. Effects of geroprotectors on age-related changes in proteolytic digestive enzyme activities at different lighting conditions // *Bull. Exp. Biol. Med.* 2015. Vol. 159, no. 6. P. 761–763. doi: 10.1007/s10517-015-3069-4

Night Shift Work // IARC Monographs on the identification of carcinogenic hazards to humans. Lyon (FR): International Agency for Research on Cancer, 2020. Vol. 124.

Sergina S., Antonova E., Ilyukha V., Łapiński S., Lis M., Niedbała P., Unzhakov A., Belkin V. Biochemical adaptations to dive-derived hypoxia/reoxygenation in semi-aquatic rodents // *Comp. Biochem. Physiol. B.* 2015. Vol. 190. P. 37–45. doi: 10.1016/j.cbpb.2015.08.012

Suominen K. M., Kotila M., Blomberg A. S., Pihlström H., Ilyukha V., Lilley T. M. Northern bat *Eptesicus nilssonii* (Keyserling and Blasius, 1839) // Hackländer K., Zachos F.E. (eds) Handbook of the Mammals of Europe. Handbook of the Mammals of Europe. Springer, 2022. P. 1–27. doi: 10.1007/978-3-319-65038-8_45-1

Tyutyunnik N. N., Kozhevnikova L. K., Meldo H. I., Unzhakov A. R., Kondrashova M. N., Badovskaja L. A. Succinic acid as a stimulator of physiological processes and productivity in farm mink // *Scientifur.* 1996. Vol. 20, no. 1. P. 85–91.

Uzenbaeva L. B., Kizhina A. G., Kalinina S. N., Khizhkin E. A., Ilyukha V. A., Pechorina E. P., Fokina V. O. Effect of lighting regimes and the melatonin receptor antagonist luzindole on the composition of peripheral blood leukocytes of Wistar rats in postnatal ontogenesis // *Adv. Gerontol.* 2021. Vol. 11. P. 164–172. doi: 10.1134/S2079057021020156

Vinogradova I. A., Bukalev A. V., Ilyukha V. A., Lotosh T. A., Anisimov V. N., Semenchenko A. V., Zabezinski M. A., Khizhkin E. A. Circadian disruption induced by light-at-night accelerates aging and promotes tumorigenesis in young but not in old rats // *Aging.* 2010. Vol. 2, no. 2. P. 82–92. doi: 10.18632/aging.100120

References

Anikieva L. V., Berestov A. A., Berestov V. A., Gur'yanova S. D., Ostashkova V. V. Diphyllbothriasis of Arctic foxes. Petrozavodsk: Karelia; 1988. 142 p. (In Russ.)

Anikieva L. V., Berestov V. A., Kulikov V. A., Ostashkova V. V. Toxascaridosis of Arctic foxes. Petrozavodsk: Karelia; 1984. 110 p. (In Russ.)

Antonova E. P., Belkin V. V., Ilyukha V. A., Khizhkin E. A., Kalinina S. N. Seasonal changes in body mass and activity of digestive enzymes in *Eptesicus nilssonii* (Mammalia: Chiroptera: Vespertilionidae) during hibernation. *J. Evol. Biochem. Physiol.* 2022;58(4): 1055–1064. doi: 10.1134/S002209302204010X

Antonova E. P., Ilyukha V. A., Komov V. T., Khizhkin E. A., Sergina S. N., Gremyachikh V. A., Kamshilova T. B., Belkin V. V., Yakimova A. E. The mercury content and antioxidant system in insectivorous animals (Insectivora, Mammalia) and rodents (Rodentia, Mammalia) of various ecogenesis conditions. *Biol. Bull.* 2017;44(10): 1272–1277. doi: 10.1134/S1062359017100028

Antonova E. P., Ilyukha V. A., Morozov A. V. Melatonin as a regulator of the activity of digestive enzymes in the Syrian hamster (*Mesocricetus auratus*) – the role of the basic light regime. *Eksperimental'naya i klinicheskaya farmakologiya = Experimental and Clinical Pharmacology.* 2022;85(3):3–7. doi: 10.30906/0869-2092-2022-85-3-3-7 (In Russ.)

Antonova E., Ilyukha V., Sergina S., Khizhkin E., Belkin V., Yakimova A., Morozov A. Antioxidant defenses in three vesper bats (Chiroptera: Vespertilionidae) during hibernation. *Turk. J. Zool.* 2017;41:1005–1009. doi: 10.3906/zoo-1702-53

Antonova E. P., Ilyukha V. A., Sergina S. N., Unzhakov A. R., Belkin V. V. Lactate dehydrogenase isozymes in the tissues of hibernating bats (Chiroptera). *Biophysica.* 2018;63(1):116–121. doi: 10.1134/S0006350918010037

Antonova E. P., Volodina A. D., Ilyukha V. A. Effect of exogenous melatonin on the antioxidant defense system in the liver and small intestine of the Syrian hamster (*Mesocricetus auratus*). *Acta Biomedica Scientifica.* 2021;6(4):265–272. doi: 10.29413/ABS.2021-6.4.24 (In Russ.)

Baishnikova I., Ilyina T., Ilyukha V., Tirronen K. Species- and age-dependent distribution of retinol and α -tocopherol in the Canidae family during the cold season. *Biol. Commun.* 2021;66(3):269–279. doi: 10.21638/spbu03.2021.304

Baishnikova I., Ilyina T., Khizhkin E., Ilyukha V. Prolonged light deprivation modulates the age-related changes in α -tocopherol level in rats. *J. Evol. Biochem. Physiol.* 2022;58(5):1592–1603. doi: 10.1134/S0022093022050271

Baishnikova I., Sergina S., Ilyina T. Effect of vitamin E supplementation on α -tocopherol status and tissue antioxidants in American minks (*Neovison vison*). *Turk. J. Vet. Anim. Sci.* 2018;42(6):642–648. doi: 10.3906/vet-1803-82

Baishnikova I. V., Uzenbayeva L. B., Ilyukha V. A., Kizhina A. G., Pechorina E. F., Ilyina T. N. Blood leukocytes and morphometric parameters of lymphocytes at different doses of vitamins A and E in American mink (*Neovison vison*). *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS.* 2018;12:125–132. doi: 10.17076/eb906 (In Russ.)

Berestov V. A., Blomstedt L., Brandt A., Juokslahti T., Jørgensen G., Kozhevnikova L. K., Tyurnina N. W.,

Valtonen M. Haematology and clinical chemistry of fur animals. Finland; 1989. 159 p.

Berestov V. A. Internal non-contagious diseases of fur animals. Petrozavodsk: Karelia; 1978. 158 p. (In Russ.)

Berestov V. A., Kozhevnikova L. K. Blood enzymes of fur animals. Leningrad: Nauka; 1981. 184 p. (In Russ.)

Berestov V. A. Laboratory methods for assessing the state of fur animals. Petrozavodsk: Karelia; 1981. 151 p. (In Russ.)

Berestov V. A., Melnikov V. D. Toxoplasmosis of fur animals. Petrozavodsk: Karelia; 1982. 112 p. (In Russ.)

Berestov V. A., Tyurnina N. V., Tyutyunnik N. N. Mineral composition of the hairline of minks and Arctic foxes. Petrozavodsk: Karelia; 1984. 159 p. (In Russ.)

Berestov V. A., Uzenbaeva L. B. Phagocytic reaction of blood in minks and Arctic foxes (comparative characteristics). Leningrad: Nauka; 1983. 111 p. (In Russ.)

Borisova A. G. Alexander Ivanovich Kyaivaryainen (1946–2009). *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2021;11:120–123. (In Russ.)

Ilyina T. N. At the origins of fur science in Karelia. *Krolikovodstvo i zverovodstvo = Rabbit Breeding and Fur Farming International Interdisciplinary Journal*. 2021;2:4–7. (In Russ.) doi: 10.52178/00234885_2021_2_4

Ilyina T. N., Baishnikova I. V., Belkin V. V. Retinol and α -tocopherol content in the liver and skeletal muscle of bats (*Chiroptera*) during Hibernation and Summer Activity. *J. Evol. Biochem. Physiol.* 2022;58:1697–1707. doi: 10.1134/S0022093022060035

Ilyina T. N., Danilov P. I., Ilyukha V. A. Some physiological, biochemical and ethological features of the American mink (*Mustela vison* Schreber, 1777), formed during natural fertilization in the biocenosis of Karelia. *Informatsionnyi vestnik VOGiS = Information Bulletin of Vavilov Society for Geneticists and Breeding Scientists*. 2009;13(3):588–597. (In Russ.)

Ilyina T. N., Ilyukha V. A., Baishnikova I. V., Belkin V. V., Sergina S. N., Antonova E. P. Antioxidant defense system in tissues of semiaquatic mammals. *J. Evol. Biochem. Physiol.* 2017;53(4): 282–288. doi: 10.1134/S0022093017040044

Ilyina T. N. Metabolism of thiamine in the body of minks (*Mustela vison* Schr.) and Arctic foxes (*Alopex lagopus* L.): Summary of PhD (Cand. of Biol) thesis. St. Petersburg; 1997. 17 p. (In Russ.)

Ilyina T. N., Ruokolainen T. R., Baishnikova I. V. Age-related changes in the content of vitamins A and E in the liver and heart of rats under different illumination conditions and the influence of geroprotectors. *Meditinskii akademicheskii zhurnal = Medical Academic Journal*. 2005;5(3):27–29. (In Russ.)

Ilyina T. N., Ruokolainen T. R., Belkin V. V. The content of tocopherol in the tissues of mammals of various ecogenesis. *J. Evol. Biochem. Physiol.* 2008;44(6): 577–581. (In Russ.)

Ilyina T. N. The content of vitamins A and E in the tissues of the organs and blood of Arctic foxes under the influence of alimentary starvation. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya = Agricultural Biology*. 2006;6:110–113. (In Russ.)

Ilyina T. N., Vinogradova I. A., Ilyukha V. A., Khizhkin E. A., Anisimov V. N., Khavinson V. Kh. The influences of geroprotectors on age-related changes of antioxidant system in rats liver under different light condition. *Adv. Gerontol.* 2008;21(3): 386–393. (In Russ.)

Ilyina T. N., Vinogradova I. A., Khizhkin E. A., Ilyukha V. A., Uzenbayeva L. B., Unzhakov A. R., Baishnikova I. V., Kizhina A. G., Anisimov V. N. Influence of prenatal and postnatal illumination on male rat physiological parameters. *Russian Journal of Physiology*. 2012;98(6):714–723. (In Russ.)

Ilyukha V. A. Superoxide dismutase and catalase in the organs of mammals of different ecogenesis. *J. Evol. Biochem. Physiol.* 2001;37(3):183–186. (In Russ.)

Kalinina S. N., Ilyukha V. A., Trapezov O. V., Morozov A. V., Trapezova L. I., Nekrasova M. A., Stepanova M. A., Syssoeva E. A. Activity of digestive enzymes in the American mink (*Neovison vison*) selected for tameness and defensive aggression toward humans. *J. Evol. Biochem. Physiol.* 2022;58(1):64–72. doi: 10.1134/S0022093022010069

Kalinina S. N., Ilyukha V. A., Uzenbaeva L. B., Antonova Ye. P., Bruler Ye. S., Okulova I. I. Melanin in the pineal gland of species in the family Canidae. *Neurosci. Behav. Physiol.* 2021;51(9):1312–1316. doi: 10.1007/s11055-021-01195-y

Kalinina S., Ilyukha V., Uzenbaeva L., Khizhkin E., Antonova E. Morphologic changes in the pineal gland of rats exposed to continuous darkness. *Biol. Rhythm Res.* 2016;47(5):691–701. doi: 10.1080/09291016.2016.1183842

Kalinina S., Panchenko D., Ilyukha V., Canfield A., Baishnikova I., Antonova E., Nikerova K. Elements and antioxidants in wild boar from northwestern Russia. *Eur. J. Wildl. Res.* 2022;68:22. doi: 10.1007/s10344-022-01570-1

Khizhkin E. A., Ilyukha V. A., Ilyina T. N., Unzhakov A. R., Vinogradova I. A., Anisimov V. N. Antioxidant system and energy provision of the rat heart during aging depend on illumination regimen and are resistant to exogenous melatonin. *Bull. Exp. Biol. Med.* 2010;149(3): 354–358. doi: 10.1007/s10517-010-0945-9

Khizhkin E. A., Ilyukha V. A., Vinogradova I. A., Antonova E. P., Morozov A. V. Circadian rhythms of antioxidant enzyme's activity in young and adult rats under light deprivation conditions. *Adv. Gerontol.* 2018;31(2): 211–222. doi: 10.1134/S2079057018040069

Khizhkin E., Ilyukha V., Vinogradova I., Uzenbaeva L., Ilyina T., Yunash V., Morozov A., Anisimov V. Physiological and biochemical mechanisms of lifespan regulation in rats kept under various light conditions. *Curr Aging Sci.* 2017;10(1):49–55. doi: 10.2174/1874609809666160921115550

Kizhina A. G., Ilyukha V. A., Rossinskaya R. I. The effect of vitamin C on blood lymphocytes of American mink (*Neovison vison*): variation with sex and genotype. *Braz. Arch. Biol. Technol.* 2023;66:23210340. doi: 10.1590/1678-4324-2023210340

Khizhkin E. A., Sergina S. N., Ilyukha V. A., Vinogradova I. A. The role of melatonin in the regulation of age-related changes in antioxidant enzymes in mammals. Petrozavodsk: PetrSU; 2016. 85 p. (In Russ.)

Kizhina A., Pechorina E., Mikheeva V. Effect vitamin C supplementation on some leukocyte parameters in American mink (*Neovison vison*) with abnormal granulogenesis. *Tissue and Cell*. 2022;77:101870. doi: 10.1016/j.tice.2022.101870

Kizhina A., Uzenbaeva L., Antonova E., Belkin V., Ilyukha V., Khizhkin E. Hematological parameters in hibernating *Eptesicus nilssonii* (Mammalia: Chiroptera) collected from the North European part of Russia. *Acta Chiropterol*. 2018;20(1):273–283. doi: 10.3161/15081109ACC2018.20.1.021

Kizhina A. G., Uzenbaeva L. B., Ilyukha V. A., Trapezova L. I., Tyutyunnik N. N., Trapezov O. V. Selection for behavior and hemopoiesis in American mink (*Neovison vison*). *J. Vet. Behav. Clin. Appl Res*. 2017;17:38–43. doi: 10.1016/j.jveb.2016.09.004

Kizhina A. G., Uzenbaeva L. B., Ilyukha V. A., Tyutyunnik N. N. Morphological abnormalities of blood and bone marrow leukocytes and age-related changes of different leukocyte counts in American minks (*Neovison vison*). *Turk. J. Vet. Anim. Sci*. 2017;41:570–577. doi: 10.3906/vet-1610-82

Kozhevnikova L. K., Tyutyunnik N. N., Unzhakov A. R., Meldo H. I. Lactate dehydrogenase isoenzymes during seasonal adaptations of predatory fur animals. *J. Evol. Biochem. Physiol*. 2000;36(1):24–29. (In Russ.)

Kozhevnikova L. K., Tyutyunnik N. N., Unzhakov A. R., Meldo Kh. I. Species specificity of isozyme profiles of lactate dehydrogenase in rodent organs of different ecogenesis. *Russian Journal of Physiology*. 2004;90(2):187–192. (In Russ.)

Lange K. A. Development and organization of physiological science in the USSR: Essays. Moscow: Nauka; 1978. 302 p. (In Russ.)

Malinina G. M. Influence of age, season of the year and genotype on the activity of lysozyme, beta-lysins and complement of mink blood serum: Summary of PhD (Cand. of Biol) thesis. Leningrad; 1982. 24 p. (In Russ.)

Mel'nik E. L. Study of natural resistance factors in the American mink and blue fox: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Leningrad; 1976. 18 p. (In Russ.)

Mikheeva (Fokina) V. O., Kizhina A. G., Antonova E. P., Ilyukha V. A. Influence of daylight hours and melatonin on the morphofunctional organization of leukocytes in Syrian hamsters (*Mesocricetus auratus*). *Trudy Kareli'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2022;7:38–48. (In Russ.) doi: 10.17076/eb1496 (In Russ.)

Morozov A. V., Khizhkin E. A., Svechkin E. B., Ilyukha V. A., Vinogradova I. A., Anisimov V. N., Khavinson V. K. Effects of geroprotectors on age-related changes in proteolytic digestive enzyme activities at different lighting conditions. *Bull. Exp. Biol. Med*. 2015;159(6):761–763. doi: 10.1007/s10517-015-3069-4

Night Shift Work. *IARC Monographs on the identification of carcinogenic hazards to humans*. Vol. 124. Lyon (FR): International Agency for Research on Cancer; 2020.

Oleinik V. M. Characteristics of the enzyme spectrum of the digestive tract in carnivorous mammals: DSc (Dr. of Biol.) thesis. St. Petersburg; 1997. 34 p. (In Russ.)

Oleinik V. M. Peculiarities of digestion in minks and Polar foxes of cell breeding: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Leningrad; 1985. 24 p. (In Russ.)

Ostashkova V. V. Age and seasonal dynamics of the activity of serum enzymes in Polar foxes: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Leningrad; 1984. 21 p. (In Russ.)

Rendakov N. L. Age and seasonal dynamics of thyroid hormones and cathepsins B and D in Arctic foxes (*Alopex lagopus* L.): Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Petrozavodsk; 2003. 21 p. (In Russ.)

Sergina S., Antonova E., Ilyukha V., Łapiński S., Lis M., Niedbała P., Unzhakov A., Belkin V. Biochemical adaptations to dive-derived hypoxia/reoxygenation in semiaquatic rodents. *Comp. Biochem. Physiol. B*. 2015;190:37–45. doi: 10.1016/j.cbpb.2015.08.012

Shnol' S. E. Heroes, villains, conformists of domestic science. Moscow: URSS; 2009. 720 p. (In Russ.)

Sirotkina L. N. Hormonal function of the sex glands of minks and Arctic foxes in postnatal ontogenesis and at different stages of the reproductive cycle: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Leningrad; 1989. 17 p. (In Russ.)

Suominen K. M., Kotila M., Blomberg A. S., Pihlström H., Ilyukha V., Lilley T. M. Northern bat *Eptesicus nilssonii* (Keyserling and Blasius, 1839). *Hackländer K., Zaches F. E. (eds.) Handbook of the Mammals of Europe*. Handbook of the Mammals of Europe. Springer; 2022. P. 1–27. doi: 10.1007/978-3-319-65038-8_45-1

Tyutyunnik N. N., Kozhevnikova L. K. Biochemical testing as a way to assess the physiological state of fur animals bred in industrial complexes. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya = Agricultural Biology*. 1996;2:39–50. (In Russ.)

Tyutyunnik N. N., Kozhevnikova L. K., Meldo H. I., Kondrashova M. K., Badovskaya L. A., Unzhakov A. R. Optimization of the physiological state and productivity of minks with succinic acid. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya = Agricultural Biology*. 1999;4:52–57. (In Russ.)

Tyutyunnik N. N., Kozhevnikova L. K., Unzhakov A. R., Meldo Kh. I. Changes in the isoenzyme spectrum of lactate dehydrogenase in mink organs during viral plasmacytosis. *Veterinariya = Veterinary*. 1998;4:24–27. (In Russ.)

Tyutyunnik N. N., Kozhevnikova L. K., Unzhakov A. R., Meldo Kh. I. Isoenzyme spectra of lactate dehydrogenase in mink and arctic fox organs in postnatal development. *Ontogenez = Ontogenesis*. 2002;33(3):218–224. (In Russ.)

Tyutyunnik N. N., Kozhevnikova L. K., Unzhakov A. R., Meldo Kh. I. Isoenzyme spectra of lactate dehydrogenase in the organs of fur animals of various ecogenesis. *J. Evol. Biochem. Physiol*. 2005;41(3):240–246. (In Russ.)

Tyutyunnik N. N., Kozhevnikova L. K., Meldo H. I., Unzhakov A. R., Kondrashova M. N., Badovskaja L. A. Succinic acid as a stimulator of physiological processes and productivity in farm mink. *Scientifur*. 1996;20(1):85–91.

Uzenbaeva L. B. Characteristics of the phagocytic reaction in minks and Arctic foxes of cell breeding: Summary of PhD (Cand. of Biol) thesis. Leningrad; 1980. 26 p. (In Russ.)

Uzenbayeva L. B., Golubeva A. G., Ilyukha V. A., Tyutyunnik N. N. Features of the structure of blood leukocytes in minks of various genotypes. *Vestnik VOGiS*. 2007;11(1):155–161. (In Russ.)

Uzenbaeva L. B., Ilyukha V. A., Tyutyunnik N. N., Meldo H. I., Boykov Yu. A. Mussel hydrolysate in Aleutian mink disease. *Veterinariya = Veterinary*. 1998;12:21–23. (In Russ.)

Uzenbaeva L. B., Kizhina A. G., Ilyukha V. A., Tyutyunnik N. N. Morphology and cytochemistry of abnormal cytoplasmic granules in blood leukocytes in sapphire minks (cytological and cytochemical study). *Morphologiya = Morphology*. 2011;140(6):60–64. (In Russ.)

Uzenbaeva L. B., Kizhina A. G., Kalinina S. N., Khizhkin E. A., Ilyukha V. A., Pechorina E. P., Fokina V. O. Effect of lighting regimes and the melatonin receptor antagonist luzindole on the composition of peripheral blood leukocytes of Wistar rats in postnatal ontogenesis. *Adv. Gerontol.* 2021;11:164–172. doi: 10.1134/S2079057021020156

Uzenbayeva L. B., Trapezov O. V., Kizhina A. G., Ilyukha V. A., Trapezova L. I., Tyutyunnik N. N. Effect of mutations affecting coat color on the blood lymphocyte structure in the American mink (*Mustela vison* Schreber, 1777). *Russian Journal of Genetics*. 2011;47(1):76–82. doi: 10.1134/S1022795411010182

Unzhakov A. R. Isoenzyme spectra of lactate dehydrogenase in tissues of minks (*Mustela vison* Schr.) and Arctic foxes (*Alopex lagopus* L.) as indicators of their physiological state: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. St. Petersburg; 1997. 17 p. (In Russ.)

Unzhakov A. R., Tyutyunnik N. N. Isoenzyme spectra of lactate dehydrogenase in tissues of mustelid mammals. *J. Evol. Biochem. Physiol.* 2016;52(6):398–404. (In Russ.)

Unzhakov A. R., Tyutyunnik N. N. The isozyme spectra of lactate dehydrogenase in the tissues of the raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* in the autumn. *Biophysics*. 2016;61(4):640–646. doi: 10.1134/S0006350916040254

Unzhakov A. R., Tyutyunnik N. N., Uzenbaeva L. B., Baishnikova I. V., Antonova E. P., Chernobrovkina N. P., Robonen E. V., Ilyukha V. A. Physiological condition of American mink (*Mustela vison*) puppies under the action of an extract from needles enriched with L-arginine. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2014;5:222–227. (In Russ.)

Vinogradova I. A., Bukalev A. V., Ilyukha V. A., Lotosh T. A., Anisimov V. N., Semenchenko A. V., Zabezhinski M. A., Khizhkin E. A. Circadian disruption induced by light-at-night accelerates aging and promotes tumorigenesis in young but not in old rats. *Aging*. 2010;2(2):82–92. doi: 10.18632/aging.100120

Поступила в редакцию / received: 10.05.2023; принята к публикации / accepted: 13.05.2023.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Илюха Виктор Александрович

д-р биол. наук, доцент, главный научный сотрудник лаборатории экологической физиологии животных ИБ КарНЦ РАН; профессор кафедры безопасности жизнедеятельности и здоровьесберегающих технологий Института физической культуры спорта и туризма ПетрГУ

e-mail: ilyukha.62@mail.ru

Тютюнник Николай Николаевич

д-р с.-х. наук

e-mail: tyutyunnik41@mail.ru

Калинина Светлана Николаевна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник, руководитель лаборатории экологической физиологии животных ИБ КарНЦ РАН; доцент кафедры физиологии человека и животных, патофизиологии Медицинского института ПетрГУ

e-mail: cvetnick@yandex.ru

CONTRIBUTORS:

Ilyukha, Viktor

Dr. Sci. (Biol.), Associate Professor, Chief Researcher at the Laboratory of Animal Ecophysiology, Institute of Biology KarRC RAS; Professor of Life Safety and Health-Saving Technologies Department, Institute of Physical Education, Sport and Tourism, PetrSU

Tyutyunnik, Nikolai

Dr. Sci. (Agr.)

Kalinina, Svetlana

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Head of Laboratory of Animal Ecophysiology, Institute of Biology KarRC RAS; Associate Professor of Human and Animal Physiology, Pathophysiology Department, Institute of Medicine, PetrSU

УДК 581.9(470.22)

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В ИНСТИТУТЕ ЛЕСА КарНЦ РАН: ТРАДИЦИИ ИЗУЧЕНИЯ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ РАСТЕНИЙ И ГРИБОВ

А. В. Кравченко*, **А. М. Крышень**, **О. О. Предтеченская**,
А. В. Руоколайнен, **М. А. Фадеева**

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

Сотрудники Института леса (ИЛ) КарНЦ РАН внесли существенный вклад в изучение разнообразия сосудистых растений, афиллофороидных и шляпочных грибов и лишайников Республики Карелия и сопредельных областей. Исследования сосудистых растений и различных групп грибов проводятся с момента создания ИЛ в 1957 г. и успешно продолжают в настоящее время, постоянно ставятся новые задачи и круг интересов территориально расширяется на весь северо-запад России. С 1985 г. активно развивается лишенофлористическое направление. В ИЛ работали видные ученые, доктора биологических наук М. Л. Раменская, В. И. Шубин, В. И. Крутов и другие, внесшие огромный вклад в изучение биоразнообразия Восточной Фенноскандии и лесной зоны европейской части России в целом. Велика роль этих специалистов, их учеников и последователей не только в познании видового разнообразия Карелии и смежных регионов, но и в решении различных вопросов охраны природы и рационального использования природных ресурсов, особенно лесных. Сотрудники ИЛ играют ведущую роль в формировании системы особо охраняемых природных территорий (ООПТ) Карелии, чему особенно способствовало то обстоятельство, что первая в республике ООПТ, природный заповедник «Кивач», долгое время входил в состав ИЛ в ранге сектора. Сотрудники ИЛ участвовали в инвентаризации флоры и микобиоты, а также в подготовке научных обоснований многих перспективных ООПТ, исследования на которых продолжаются и после их учреждения. Ботаники и микологи ИЛ подготовили первое (неофициальное) издание региональной Красной книги (1985 г.), а впоследствии участвовали как ведущие авторы в подготовке трех ее официальных изданий (1995–2020 гг.).

Ключевые слова: сосудистые растения; грибы; лишайники; гербарий; Красная книга; особо охраняемые природные территории

Для цитирования: Кравченко А. В., Крышень А. М., Предтеченская О. О., Руоколайнен А. В., Фадеева М. А. Флористические исследования в Институте леса КарНЦ РАН: традиции изучения видового разнообразия растений и грибов // Труды Карельского научного центра РАН. 2023. № 3. С. 140–158. doi: 10.17076/eco1785

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

A. V. Kravchenko*, A. M. Kryshen, O. O. Predtechenskaya, A. V. Ruokolainen, M. A. Fadeeva. FLORISTIC RESEARCH AT THE FOREST RESEARCH INSTITUTE OF THE KARELIAN RESEARCH CENTRE RAS: TRADITIONS OF STUDYING THE SPECIES DIVERSITY OF PLANTS AND FUNGI

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

Employees of the Forest Research Institute (FRI) KarRC RAS have contributed greatly to the study of the biodiversity of vascular plants, aphylloroid, sac and basidial fungi and lichens of the Republic of Karelia. Studies of vascular plants and various groups of fungi have been carried out since the FRI foundation in 1957 and are continuing successfully at present, with new tasks being set and the geographic range of interests expanding to cover the entire Northwest Russia. The lichenofloristic research component appeared at FRI later (in 1985) and is also developing. Prominent scientists such as V. I. Krutov, M. L. Ramenskaya, and V. I. Shubin, Doctors of Biological Sciences who worked at the FRI, made a huge contribution to the study of the biodiversity of Karelia, Eastern Fennoscandia, and the forest zone of European Russia as a whole. The role of these scientists and their students or successors is great not only in advancing the knowledge of the species diversity of Karelia and adjacent regions, but also in treating various issues of nature protection and sustainable use of natural resources, especially forest resources. The Institute's employees have played a leading role in building the system of protected areas (PAs) in Karelia, especially considering that the republic's first PA, Kivach Strict Nature Reserve, used to be a FRI unit for quite long. Botanists and mycologists from FRI participated in compiling the inventory of the flora and mycobiota and in preparing scientific substantiation papers for many planned PAs. Research continues in the PAs after their designation. Employees of the FRI prepared the first (unofficial) edition of the regional Red Data Book and then participated as leading authors in the preparation of three official editions of the Red Data Book. At present, many direct students (postgraduates) or successors of the pioneers in the study of the species diversity of vascular plants and fungi V. I. Krutov, M. L. Ramenskaya, and V. I. Shubin continue to work productively at the Institute.

Keywords: vascular plants; fungi; lichens; herbarium; PTZ; Red Data Book; protected areas

For citation: Kravchenko A. V., Kryshen A. M., Predtechenskaya O. O., Ruokolainen A. V., Fadeeva M. A. Floristic research at the Forest Research Institute of the Karelian Research Centre RAS: traditions of studying the species diversity of plants and fungi. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2023. No. 3. P. 140–158. doi: 10.17076/eco1785

Funding. The studies were funded from the federal budget through state assignment to KarRC RAS (Forest Research Institute KarRC RAS).

Введение

В Институте леса (ИЛ) Карельского научного центра РАН долгое время работали и продолжают работать специалисты, которые внесли большой, а некоторые и ключевой вклад в изучение видового разнообразия тех или иных групп растений и грибов в Республике Карелия. Это касается прежде всего микологического направления, так как специалисты по грибам непосредственно связаны с лесной тематикой – лесопатологическим обследованием лесов и вырубок и разработкой методов защиты древесных растений от микозов, изучением микориз древесных

растений в естественных условиях и при проведении лесохозяйственных мероприятий в целях повышения продуктивности древостоев и приживаемости семян, оценкой недревесных ресурсов леса (съедобные грибы) и др. Еще одно направление в изучении разнообразия растительного мира – его объектом являются сосудистые растения – не связано исключительно с лесом, но именно оно имеет в ИЛ богатые традиции.

Не для всех направлений флористических и микологических исследований в ИЛ прослеживается непрерывная преемственность поколений исследователей, но по некоторым позициям, особенно в отношении изучения шляпоч-

ных грибов, в ИЛ КарНЦ РАН есть несомненные признаки научной школы.

В настоящем очерке кратко приводятся основные сведения о традициях изучения в Институте леса разнообразия растительного мира – сосудистых растений, шляпочных и афиллофороидных грибов, лишайников – и цитируются наиболее важные работы (монографии, первые сводки и т. п.); детальные сведения о прочих публикациях можно найти на официальном сайте института (<http://forestry.krc.karelia.ru>), а также в списках литературы наиболее поздних по времени опубликования источников.

Сосудистые растения

При создании в 1957 г. Института леса на базе Отдела леса Карельского филиала АН СССР (КФ АН СССР) одним из его структурных подразделений стал сектор лесной геоботаники, который возглавлял сначала М. И. Виликайнен (работал в филиале АН СССР с 1952 г., в ИЛ с 1957 по 1976 г.), а с 1959 г. – М. Л. Раменская (в ИЛ с 1957 по 1964 г.) [Крутов и др., 2006; Ученые..., 2012]. М. И. Виликайнен, хотя и обозначил свои интересы флорой еловых лесов [Виликайнен, 1953], конечно, рассматривал еловую ценофлору в контексте всей региональной флоры и в одной из публикаций [Виликайнен, 1957] сделал первый после Ю. Д. Цинзерлинга [1932] обзор предшествующих флористических исследований в Карелии.

Наиболее ярким представителем классической ботанической школы в КарНЦ РАН является, несомненно, М. Л. Раменская, перешедшая в Институт леса из Института биологии, где она была сотрудником сектора ботаники и растениеводства. Признано, что Раменская внесла самый весомый вклад в познание флоры Карелии [Зайкова и др., 1995; Марианна..., 2015 и др.]. Ею собран обширный гербарный материал, который она начала собирать в республике еще в 1946 г., когда была приглашена на временную работу для геоботанического обследования территории заповедника «Кивач» (в то время он являлся сектором Карело-Финской научно-исследовательской базы АН СССР), и продолжила сборы после трудоустройства на постоянной основе в Институте биологии. Уже работая в ИЛ, Раменская завершила свои многолетние исследования растительного покрова Карелии, обобщив их в двух классических монографиях [Раменская, 1958, 1960]. По совокупности этих работ в 1966 г. М. Л. Раменской была присуждена ученая степень доктора биологических наук [Зайкова и др., 1995].

В 1960-е годы филиал Академии наук переживал тяжелые времена: в 1963 г. он был расформирован, ИЛ передавался из ведомства в ведомство, пока в 1967 г. не был восстановлен в составе Карельского филиала АН СССР с прежним названием – Институт леса КФ АН СССР. Вследствие этих перемещений существенно изменились направления исследований, которые приобрели «явную региональную и практическую направленность» [Крутов и др., 2006, с. 101]. М. Л. Раменская же, хоть и участвовала в бюджетных темах по составлению карты растительности Карелии, по типологии лесных культур, по классификации вырубков, основное внимание уделяла комплексному исследованию растительности Карелии, которое позднее было обобщено в типологии лесных ландшафтов как пространственно-целостных природных образований. Несмотря на то что сама М. Л. Раменская представляла типологию лесных ландшафтов как основу для планирования лесохозяйственной деятельности [Раменская, Шубин, 1975], эту работу признали сугубо теоретической, отвлекающей от решения практических задач, и в результате в 1964 г. крупнейший знаток флоры Карелии М. Л. Раменская была из ИЛ уволена [Зайкова и др., 1995]. После этого она до выхода на пенсию продуктивно работала в Полярно-альпийском ботаническом саду [Марианна..., 2015]. Здесь ею были подготовлены еще две важные и широко цитируемые монографии, касающиеся флоры уже всего Карело-Мурманского региона [Раменская, Андреева, 1982; Раменская, 1983].

После Раменской флористические исследования в ИЛ ограничивались нецеленаправленным сбором гербария М. И. Виликайненом (им собрано около 500 листов) и дендрологом К. А. Андреевым (в ИЛ с 1959 по 1991 г.) [Кравченко, 2021].

В 1975–1980 годах в ИЛ функционировала группа охраны природы, создание которой было связано с существенным развитием в стране исследований природоохранной направленности. Для Карелии актуальной задачей была разработка научного обоснования для составления региональной Красной книги, расширения сети особо охраняемых природных территорий, для учреждения которых требуется и флористическая информация. Флористические исследования стали проводить геоботаники Н. А. Белоусова (в ИЛ с 1977 по 1998 г.) и Н. И. Ронконен (в ИЛ с 1953 по 1983 г.). Опубликованы были только научно-популярные брошюры «Растительный мир Валаама» [Андреев и др., 1982] и «Валаам – феномен природы» [Кучко и др., 1988], а также информация



Флористические исследования на вырубках Карелии, 1960-е годы. Крайняя слева Н. И. Ронконен, крайняя справа М. Л. Раменская

Floristic surveys in cut-over sites in Karelia, 1960s. N. I. Ronkonen – far left, M. L. Ramenskaya – far right

о редких древесных видах [Андреев, 1981, 1984]. К. А. Андреев также опубликовал несколько работ, в которых приводятся списки интродуцентов, в том числе данные о возможности семенного размножения (т. е. дичания) некоторых видов [Андреев, 1977; Андреев, Кучко, 1990]. Флористические исследования несколько активизировались с приходом в ИЛ в 1981 г. геоботаника А. В. Кравченко. После очень долгого перерыва (со времен Раменской!) сотрудниками ИЛ была опубликована новая статья строго флористического содержания [Ронконен, Кравченко, 1983].

В середине 1980-х годов природоохранное направление в КФ АН СССР стало настолько важным, а флористические исследования настолько востребованными, что назрела необходимость привлечения дополнительных ботанических сил. Это привело к появлению в 1990-х годах неформальной группы флористов (А. В. Кравченко, М. В. Каштанов, А. М. Крышень, О. В. Рудковская, В. В. Тимофеева). Проводившиеся практически на всей территории Карелии интенсивные работы, а также ставшее возможным знакомство с богатейшей коллекцией карельской флоры, хранящейся в гербарии Университета г. Хельсинки (Н), позволили существенно дополнить список встречающихся в регионе сосудистых видов растений [Кравченко, 1997], оценить встречаемость каждого вида в биогеографических провинци-

ях (флористических районах) [Кравченко и др., 2000], а впоследствии и обобщить всю имеющуюся флористическую информацию [Кравченко, 2007].

Активно развивалось популярное в то время направление урбанофлористика. В первую очередь привлекла внимание формирующаяся флора молодого города Костомукши [Кравченко и др., 2003]. Под руководством А. В. Кравченко аспиранты О. А. Рудковская (в ИЛ с 1993 г.) и В. В. Тимофеева (в ИЛ с 1996 г.) провели масштабные исследования в городах Карелии и защитили диссертации «Флора малых городов южной Карелии (состав, анализ)» [Тимофеева, 2006] и «Особенности формирования флоры на урбанизированной территории в условиях средней тайги на примере г. Петрозаводска, Карелия» [Рудковская, 2007]. Оба исследователя продуктивно изучают флору региона и в настоящее время. Позднее к исследованию флоры и растительности антропогенных местообитаний подключилась Е. Э. Костина (Лейбонен) (в ИЛ с 2007 г.), объектами ее исследований стали песчано-гравийные карьеры и отвалы Костомукшского ГОКа [Костина и др., 2021].

В 1990-е годы в ИЛ по совместительству работала доцент кафедры ботаники и физиологии растений ПетрГУ Е. П. Гнатюк, которая участвовала и в выполнении флористических исследований, и в обобщении флористи-

ческой информации. Особенно плодотворным было использование методов сравнительной флористики при анализе локальных флор [Гнатюк, Крышень, 2001; Гнатюк и др., 2003а, 2004 и др.], в том числе в целях флористического районирования Карелии [Гнатюк и др., 2003б].

А. М. Крышнем флористические исследования проводились при изучении флоры и растительности лесных питомников [Крышень, 1993] и вырубок. В обобщающей монографии о рубках Карелии [Крышень, 2006] специальная глава посвящена флоре вырубок и ее всестороннему анализу, при этом методические аспекты анализа ценофлор представлены в специальной публикации [Гнатюк, Крышень, 2005]. Следующим этапом было исследование лесных ценофлор в рамках разработки эколого-динамической модели ценофлорного разнообразия лесов на автоморфных почвах. К этим исследованиям активно подключились аспирантки А. М. Крышня Н. В. Геникова и Е. Э. Костина, работающие в ИЛ с 2007 г. Анализ ценофлор сосняков и ельников на автоморфных почвах обобщен в кандидатской диссертации Н. В. Гениковой [2012] и в ряде статей [Геникова и др., 2010, 2012, 2019].

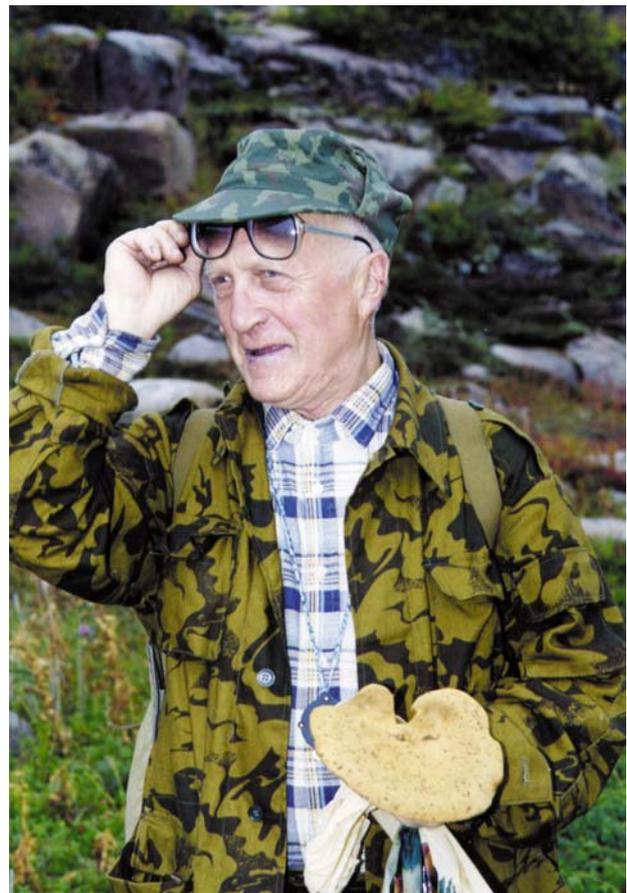
На протяжении многих лет сотрудниками ИЛ с особым вниманием изучается флора бассейна Белого моря. К настоящему времени получены сведения о видовом составе более чем 100 островов. Выявлены особенности основных параметров островных флор, зависящие от размера и изолированности острова, состава слагающих горных пород, интенсивности антропогенного влияния [Кравченко и др., 2005; Kravchenko et al., 2022 и др.]. Нередко работы проводились совместно с коллегами из Финляндии [Pirainen et al., 2003 и др.]. М. Л. Раменская выделяла карельское побережье и острова Белого моря в особый флористический район, обособленность и уникальность которого подтвердили Е. П. Гнатюк и А. М. Крышень [2001] с применением методов сравнительной флористики.

В настоящее время активное изучение флоры сосудистых растений Карелии и смежных регионов продолжается с акцентом на изменение в составе флоры на фоне изменения климата и антропогенного влияния и с вниманием к проблеме инвазивных видов [Бахмет и др., 2021].

Шляпочные грибы

Систематическое изучение особенностей плодоношения шляпочных (агарикоидных)

грибов и вопросов микосимбиотрофии в Карело-Финском филиале АН СССР началось с приходом в Отдел леса в 1951 г. В. И. Шубина. В 1956 году он защитил кандидатскую диссертацию на тему «Влияние различных способов обработки почвы на микофлору и лесовосстановление» [Шубин, 1956], а впоследствии и докторскую диссертацию «Макромицеты-симбиотрофы лесных фитоценозов таежной зоны Европейской части СССР» [Шубин, 1990а]. С 1970-х годов микологические исследования в ИЛ существенно расширились с созданием под руководством В. И. Шубина лаборатории восстановления и защиты леса. В этом же году на опорном пункте «Вендюры» (Кондопожский р-н) были заложены постоянные пробные площади в сосновых и березовых молодняках, где начались ежегодные наблюдения за плодоношением шляпочных макромицетов с периодическим картированием мест появления плодовых тел. Целью этого уникального эксперимента, продолжавшегося более 40 лет, была оценка влияния погодных условий и лесохозяйственных мероприятий (внесение



Владимир Иванович Шубин
Vladimir Ivanovich Shubin

удобрений в различных дозах, рубки ухода) на видовой состав, динамику урожайности грибов и развитие почвенного мицелия. Большое внимание также уделялось морфолого-анатомическому строению микориз для идентификации грибов.

Больше всего данных по видовому составу грибов имеется для территории заповедника «Кивач». Заповедник с момента его организации являлся структурным подразделением Карельского научно-исследовательского института (КНИИ), предшественника КФ АН СССР, в том числе входил в состав ИЛ с 1957 по 1965 г., после чего был переведен в ведение Главного управления охотничьего хозяйства и заповедников при Совмине СССР. Изучение биоты грибов «Кивача» начато в 1931 г. сотрудницей КНИИ М. В. Фрейндлинг [Предтеченская, 2022]. Результаты исследований опубликованы в «Известиях Карело-Финского филиала АН СССР» [Фрейндлинг, 1949]. В последующие годы данные по видовому составу и экологии шляпочных грибов на территории заповедника публиковались В. И. Шубиным [1971]. Значительный вклад в изучение шляпочных макромицетов заповедника внес энтомолог Е. Б. Яковлев (в ИЛ с 1976 по 2006 г.), долгие годы изучавший двукрылых насекомых, обитающих в плодовых телах грибов [Яковлев, 1988, 1989, 1995 и др.] и составлявший аннотированные списки грибов для Летописи природы заповедника «Кивач» в 1985–1993 гг. Эти материалы в сочетании с опубликованными данными и данными, хранящимися в архиве заповедника, обобщены в монографии о микобиоте заповедника [Бондарцева и др., 2001] с участием в коллективе авторов сотрудников ИЛ В. И. Крутова и Е. Б. Яковлева.

Широко известны первая сводка о грибах Карело-Мурманского региона [Шубин, Крутов, 1979], а также монографии о шляпочных макромицетах таежных лесов [Шубин, 1988, 1990б]. Получены и обобщены данные об особенностях микобиоты коренных и производных лесов [Крутов и др., 2013], а также о динамике микобиоты на участках с разной интенсивностью лесопользования [Tikkanen et al., 2017]. Материалы по микобиоте Карелии содержатся также в коллективной монографии сотрудников ИЛ [Крутов и др., 2014]. Не одно переиздание выдержали научно-популярные справочники о шляпочных грибах [Шубин, 1965–1992; Шубин, Предтеченская, 2009].

Сотрудниками ИЛ довольно подробно изучена микобиота городских парков и других зеленых насаждений г. Петрозаводска. Исследования начаты в 1989 г. Е. Б. Яковлевым [Yakov-

lev, 1993] и продолжены Л. А. Савельевым и А. В. Кикеевой [2018, 2020].

Под руководством В. И. Шубина защищено пять кандидатских диссертаций, в том числе диссертация О. О. Предтеченской «Пространственное распределение и биомасса мицелия шляпочных макромицетов в почвах сосновых и березовых лесов» [1998]. В настоящее время ученица В. И. Шубина О. О. Предтеченская (в ИЛ с 1989 г.) продолжает масштабные работы по изучению видового состава шляпочных грибов в Карелии [Предтеченская, Руоколайнен, 2014; Предтеченская, 2015 и др.]. Она также участвовала в инвентаризации грибов в заповеднике «Пасвик» в Мурманской обл. [Химич и др., 2016].

Дереворазрушающие и патогенные грибы

После создания крупным ученым-энтомологом В. Я. Шиперовичем сектора лесопатологии главными задачами микологического направления были выявление видового состава сумчатых, ржавчинных и анаморфных микромицетов и роли фитопатогенных грибов – возбудителей болезней хвойных пород в лесных питомниках и культурах, изучение влияния широтной зональности, лесорастительных условий и погодных факторов на динамику проявления наиболее распространенных болезней леса. По материалам исследований многолетний лидер этого направления В. И. Крутов (в ИЛ с 1960 по 2012 г.) защитил кандидатскую диссертацию «Обоснование системы защиты сосны обыкновенной от грибных болезней в лесных питомниках и культурах таежной зоны Европейского Севера СССР» [Крутов, 1987] и докторскую диссертацию «Грибные болезни хвойных пород в искусственных ценозах таежной зоны Карело-Кольского региона» [Крутов, 1994]. Исследования В. И. Крутова внесли значительный вклад в развитие лесной фитопатологии, микологии и лесозащиты на Севере и Северо-Западе России; их результаты вошли в рекомендации, учебники и справочные пособия по лесозащите [Крутов и др., 1998а; Крутов, Минкевич, 2002 и др.].

В середине 1980-х годов возникла необходимость фитопатологической оценки последствий возрастающего антропогенного воздействия на лесные экосистемы Карелии. Под руководством В. И. Крутова изучено влияние рекреации на фитосанитарное состояние экосистем Валаамского архипелага [Кучко и др., 1989], исследованы леса вокруг Костомукшского ГОКа, а также леса заповедников «Кивач» и «Костомукшский».

Материалы исследований опубликованы в серии статей и коллективных монографиях,

среди которых «Грибные сообщества лесных экосистем» [2000], «Грибы и насекомые – консорты лесообразующих пород Карелии» [Крутов и др., 2014]. В содружестве с учеными из ведущих учреждений РАН (БИН, Институт лесоведения) опубликован «Атлас-определитель дереворазрушающих грибов лесов Русской равнины» [Стороженко и др., 2014, 2016].

Последние 15 лет жизни научные интересы В. И. Крутова были связаны с изучением биоты афиллофороидных грибов. С конца 1990-х к исследованию в этом направлении подключилась А. В. Руоколайнен (в ИЛ с 1997 г.), которая вскоре защитила кандидатскую диссертацию «Афиллофороидные грибы зеленых насаждений г. Петрозаводска и его окрестностей» [Руоколайнен, 2006а].

В ходе изучения биоразнообразия афиллофороидных грибов охарактеризованы субстратно-экологическая приуроченность и встречаемость каждого вида в биогеографических провинциях региона. Составлен первый список афиллофороидных грибов Республики Карелия, включающий 478 видов [Крутов

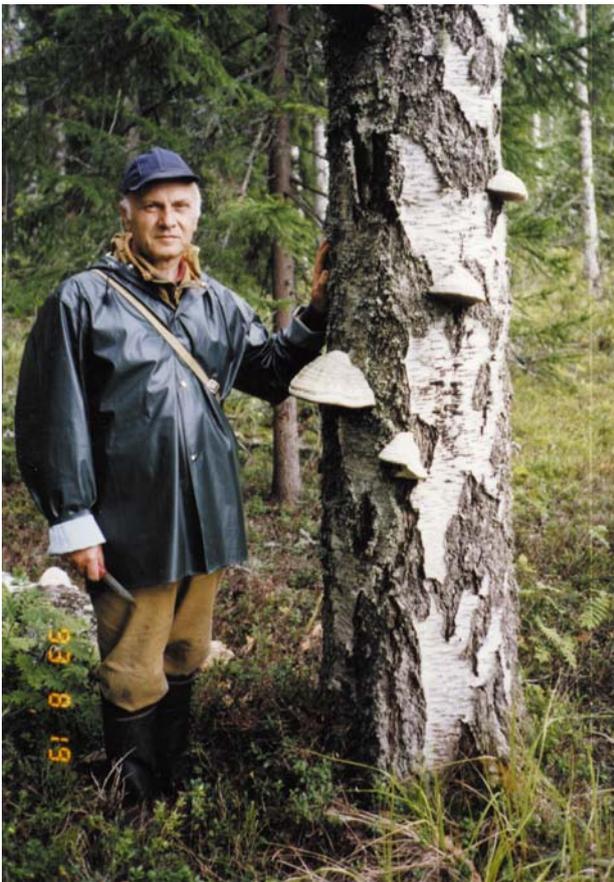
и др., 2008]. Продолжавшиеся многолетние интенсивные исследования при участии специалистов БИН РАН и ИЭРиЖ УрО РАН позволили существенно расширить его, и в настоящий момент в Карелии зарегистрировано 626 видов афиллофороидных грибов [Большаков и др., 2022].

Для многих существующих и планируемых ООПТ были составлены первые сводки афиллофороидных грибов [Бондарцева и др., 2000, 2001 и др.]. В. И. Крутов и А. В. Руоколайнен участвовали в инвентаризации грибов в заповеднике «Пасвик» в Мурманской обл. [Крутов и др., 2012; Химич и др., 2016], А. В. Руоколайнен – в заповеднике «Пинежский» и заказнике «Кожозерский» в Архангельской обл. [Руоколайнен, 2006б; Ежов и др., 2011 и др.].

Лишайники

Формально первой лихенофлористической статьей, подготовленной специалистом из Карелии, является небольшое сообщение геоботаника Т. Г. Вороновой (в ИЛ с 1972 по 1985 г.) об эпифитах сосны обыкновенной, выявленных в ходе изучения внеарусной растительности 30–100-летних сосняков в Гирвасском и Шуйско-Виданском лесхозах (среднетаежная подзона). На 14 пробных площадях на стволах и в кронах деревьев были отмечены 7 обычных видов эпифитов сосны [Воронова, 1974].

Планомерные исследования лишайников начали проводиться с 1985 г. И. А. Душак (в ИЛ с 1976 по 1989 г.) в рамках бюджетных и хозяйственных тем по изучению влияния рекреации на лесные экосистемы. Наиболее полные данные получены на Валаамском архипелаге и обобщены в статье «Лишайники Валаама» [Душак, 1988], в которой приводится систематический список лишайников, включающий 160 видов, а также анализируется видовой состав лишайников, встречающихся в различных типах леса. В 1986 г. ею же начато изучение воздействия аэротехногенного загрязнения Костомукшского горно-обогатительного комбината (введен в строй в 1982 г.) на эпифитные лишайники лесных экосистем, при этом фоновые пробные площадки были заложены на условно «чистой» территории заповедника «Костомукшский». В 1989 г. эстафету по изучению лишайников принимает сотрудник лаборатории охраны природы ИЛ М. А. Фадеева (Поташева) (в ИЛ с 1985 г.). Результаты многолетних исследований изложены в ее кандидатской диссертации «Лишайники сосновых лесов северо-запада Карелии в условиях атмосферного загряз-



Виталий Иванович Крутов
Vitalii Ivanovich Krutov

нения» [Фадеева, 1999], а также в серии статей [Фадеева, Голубкова, 1998 и др.], включая те, в которых приведены первые данные о лишенофлоре заповедника «Костомукшский» [Фадеева, Дубровина, 1995 и др.].

Параллельно М. А. Фадеева с коллегами обобщают всю доступную информацию о лишайниках Карелии и публикуют первую региональную сводку «Предварительный список лишайников Карелии и обитающих на них грибов», включающую сведения о 1013 видовых и внутривидовых таксонах с указанием распространения по биогеографическим провинциям [Фадеева и др., 1997]. Эта сводка стала основным и востребованным источником о лишайниках Карелии, что послужило основанием для подготовки и публикации второго, дополненного и исправленного, «Конспекта лишайников и лишенофильных грибов Республики Карелия» [Фадеева и др., 2007], включающего 1256 видовых и внутривидовых таксонов, в том числе 1097 – собственно лишайников (лихенизированных грибов), 137 – лишенофильных грибов и 22 вида нелихенизированных сапротрофных грибов.

С 1995 г. в ИЛ проводится изучение разнообразия лишайников на петроглифах Онежского озера и Белого моря, их роли в биодеструкции древних наскальных гравировок [Фадеева, Сони́на, 2001, 2007 и др.]. Еще одно направление связано с изучением разнообразия лишайников на памятниках деревянного зодчества Музея-заповедника «Кижь» [Фадеева и др., 2012]. Изучались также особенности динамики лишайникового покрова на вырубках в средней тайге [Фадеева, Кравченко, 2018] и на зарастающих древесно-кустарничковой растительностью лугах в северной тайге.

С конца 1980-х годов в ИЛ существенно активизируются и продолжают в настоящее время исследования, направленные на охрану растительного мира. Интенсивные лишенофлористические исследования проводятся преимущественно на существующих и планируемых ООПТ Карелии, но также эти работы выполнялись в Архангельской [Фадеева, 2006], Калужской [Фадеева, Кравченко, 2009] и Мурманской [Фадеева и др., 2011; Урбанавичус, Фадеева, 2018 и др.] областях.

Гербарные коллекции

Классические флористические исследования традиционно сопровождаются сбором гербарного материала, подтверждающего наличие того или иного вида на обследуемой территории, это особенно важно для крити-

ческих или трудных (либо невозможных) для определения в полевых условиях видов. Автономные коллекции растений и грибов стали формироваться с самого начала создания ИЛ, но если быть более точными, с созданием его предшественника КНИИ. Поэтому, хотя Гербарий Карельского научного центра РАН (РТЗ) как отдельное подразделение (уникальная научная установка) учрежден недавно, в 2017 г., временем его появления как коллекции растений и грибов предложено считать 1931 г., когда в секцию лесного хозяйства и лесной промышленности КНИИ, созданного годом ранее, был включен только что учрежденный государственный лесной заповедник «Кивач». Сотрудники заповедника в том числе собирали гербарий растений и грибов [Кравченко, 2021; Предтеченская, 2022].

Гербарий состоит из четырех отделов, три из которых – фанерогамный, микологический и лишенологический – традиционно курируют сотрудники ИЛ.

В самом большом фанерогамном отделе хранится свыше 65 тыс. образцов сосудистых растений, происходящих преимущественно из Карелии. Достаточно многочисленные сборы, сделанные главным образом на существующих или перспективных ООПТ, имеются из Архангельской, Вологодской и Мурманской обл. (приблизительно по 2,5 тыс. образцов). Основные коллекторы – А. В. Кравченко, О. Л. Кузнецов, В. В. Тимофеева, О. А. Рудковская, М. В. Каштанов, А. М. Крышень, М. А. Фадеева [подробнее см.: Кравченко, 2021].

Отдел лишайников и близких к ним грибов насчитывает свыше 10 тыс. образцов, собранных на территории Карелии, а также в Архангельской, Вологодской, Калужской, Ленинградской и Мурманской обл. Основные коллекторы – М. А. Фадеева, А. В. Кравченко.

В отделе грибов хранится свыше 4000 образцов шляпочных грибов, в том числе сборы (около 500 образцов) М. В. Фрейндлинг середины XX в. с территории заповедника «Кивач» [Предтеченская, 2022]. Активно пополняемая коллекция афиллофороидных грибов содержит свыше 3000 образцов, собранных в Карелии, а также в Архангельской, Вологодской, Ленинградской, Мурманской обл., на Украине, в Финляндии и Швеции. Особо выделена коллекция фитопатогенных грибов, собранная В. И. Крутовым. Основные коллекторы – А. В. Руоколайнен, М. В. Фрейндлинг, О. О. Предтеченская, В. И. Крутов, В. М. Коткова, В. И. Шубин.

Необходимо отметить, что в гербарии КарНЦ РАН хранятся самые репрезентативные

в России коллекции встречающихся в Республике Карелия видов сосудистых растений, шляпочных грибов, афиллофороидных грибов и лишайников.

Формирование системы охраняемых природных территорий

Важнейшим прикладным результатом проведённых в ИЛ флористических исследований следует признать учреждение многих охраняемых природных территорий (ООПТ) федерального и регионального значения в Республике Карелия и в смежных регионах, так как в научных обоснованиях для их создания флористическая часть традиционно занимает одно из ключевых мест. Работа по формированию в республике сети ООПТ велась с самого начала образования ИЛ, чему содействовал факт, что первый и единственный на тот момент государственный природный заповедник «Кивач» долгое время был частью ИЛ. Довольно обширные обобщающие материалы, необходимые для развития сети ООПТ, получены при проработке специально поставленной бюджетной темы «Выявление на территории Карельской АССР уникальных природных объектов, требующих специальной охраны (1976–1980 гг., рук. К. А. Андреев) [Выявление..., 1980].

С конца 1980-х годов исследования природоохранной направленности ещё более активизируются, и в этот период разработана сеть перспективных ООПТ [Белоусова и др., 1992; Сазонов и др., 1996 и др.], которая продолжает оптимизироваться и уточняться [Сазонов, Кравченко, 2003; Научное..., 2009 и др.]. Ботаники и микологи активно участвуют в инвентаризации флоры, грибов и лишайников существующих и перспективных ООПТ; по материалам исследований опубликованы десятки работ, из которых заслуживают упоминания по крайней мере сводки по федеральным ООПТ – заповедникам и национальным паркам. Сотрудниками ИЛ получены данные о флоре заповедника «Костомукшский» [Кравченко, Белоусова, 1990 и др.], национальных парков «Водлозерский» [Кравченко, 1995 и др.], «Калевальский» [Кравченко и др., 1998 и др.] и «Паанаярви» [Кравченко, Кузнецов, 2008 и др.], шляпочных грибах заповедников «Кивач» [Грибы..., 2001 и др.] и «Костомукшский» [Предтеченская, 2015], национального парка «Водлозерский» [Предтеченская, Руоколайнен, 2014], афиллофороидных грибах заповедников «Кивач» [Бондарцева и др., 2001 и др.] и «Костомукшский» [Лосицкая и др., 1999; Руоколайнен, 2015 и др.], национальных

парков «Водлозерский» [Предтеченская, Руоколайнен, 2014, «Калевальский» [Крутов и др., 1998б; Руоколайнен, Коткова, 2014 и «Паанаярви» [Коткова, Руоколайнен, 2003 и др.], лишайниках заповедника «Костомукшский» [Фадеева, Дубровина, 1995 и др.], национального парка «Калевальский» [Fadееva, 2002 и др.].

Ботаники и микологи ИЛ привлекались различными государственными учреждениями к работе в нескольких регионах страны, преимущественно для ботанического обследования территории существующих или проектируемых ООПТ: в Архангельской обл. – государственного природного заповедника «Пинежский» (А. В. Руоколайнен), национального парка «Водлозерский» (А. В. Кравченко, О. А. Рудковская, В. В. Тимофеева), природного заказника «Кожозерский» (А. В. Кравченко, А. М. Крышень, А. В. Руоколайнен, В. В. Тимофеева, М. А. Фадеева), в Вологодской обл. – государственного природного заповедника «Дарвинский» (В. В. Тимофеева), в Мурманской обл. – государственного природного заповедника «Пасвик» (А. В. Кравченко, В. И. Крутов, О. О. Предтеченская, А. В. Руоколайнен, М. А. Фадеева), природного парка «Кораблекк», природных заказников «Воръема», «Кайта», «Пазовский» и нескольких памятников природы (А. В. Кравченко, М. А. Фадеева), в Калужской обл. – национального парка «Угра» (М. А. Фадеева, А. В. Кравченко). По результатам этих исследований опубликовано несколько десятков работ, в том числе по заповеднику «Пасвик» [Руоколайнен и др., 2011; Фадеева и др., 2011; Химич и др., 2015, 2016; Урбанавичюс, Фадеева, 2018; Кравченко, 2020], заповеднику «Пинежский» [Ежов и др., 2011], национальному парку «Водлозерский» [Кравченко, 1995 и др.; Предтеченская, Руоколайнен, 2014], национальному парку «Угра» [Фадеева, Кравченко, 2009], природному заказнику «Кожозерский» [Кравченко, 2006; Руоколайнен, 2006а; Фадеева, 2006].

Составление списков нуждающихся в охране видов

Помимо вопросов, касающихся ООПТ, внимание в упомянутой выше бюджетной теме [Выявление..., 1980] уделено также видам растений (и животных), нуждающимся в охране. Полученные данные использованы при подготовке региональной Красной книги. Для самой первой, научно-популярной и неофициальной, Красной книги Карелии [1985] разделы о растительном мире составлены сотрудниками ИЛ: о сосудистых растениях – К. А. Андреевым, Н. А. Белоусовой и Н. И. Ронконен, о грибах –

В. И. Шубиним. В первом официальном издании Красной книги [1995], как и в последующих [Красная..., 2007, 2020б], разделы, посвященные растительному миру, также подготовили преимущественно сотрудники ИЛ: сосудистые растения – А. В. Кравченко, А. М. Крышень, О. А. Рудковская, шляпочные грибы – В. И. Шубин, О. О. Предтеченская, дереворазрушающие грибы – В. И. Крутов, А. В. Руоколайнен, лишайники – М. А. Фадеева. В сотрудничестве со специалистами из смежных регионов РФ, а также Финляндии составлена имеющая рекомендательный характер Красная книга Восточной Фенноскандии [Red..., 1998], в которой принимали участие А. В. Кравченко (сосудистые растения) и М. А. Фадеева (лишайники). Флористы и микологи ИЛ участвовали также в подготовке Красных книг Архангельской [2020а] (М. А. Фадеева), Мурманской [2014] (А. В. Кравченко, М. А. Фадеева) и Рязанской [2011] (А. В. Кравченко) областей.

Другое применение результатов

Начиная со второго по счету выпуска Государственного доклада о состоянии окружающей среды Республики Карелия [1994] и в последующих [Государственный..., 1995–2022] ботаники и микологи ИЛ неизменно являются основными или единственными авторами разделов, посвященных сосудистым растениям (А. В. Кравченко, О. А. Рудковская, В. В. Тимофеева), грибам (А. В. Кикеева, В. И. Крутов, О. О. Предтеченская, А. В. Руоколайнен, Л. А. Савельев, В. И. Шубин) и лишайникам (М. А. Фадеева).

Ботаниками и микологами ИЛ (А. В. Кравченко, В. И. Крутов, О. О. Предтеченская, М. А. Фадеева, В. И. Шубин) написано несколько десятков статей в энциклопедию Карелии [Карелия..., 2007–2011].

Авторы выражают признательность Е. Б. Яковлеву за ценные комментарии.

Литература

- Андреев К. А. Интродукция деревьев и кустарников в Карелии. Петрозаводск: Карелия, 1977. 144 с.
- Андреев К. А. Редкие деревья Карелии. Петрозаводск: Карелия, 1981. 104 с.
- Андреев К. А. Редкие хвойные на островах Онежского залива, пути их адаптации и необходимость охраны // Проблемы охраны природы в бассейне Белого моря. Мурманск: Кн. изд-во, 1984. С. 86–90.
- Андреев К. А., Белоусова Н. А., Ронконен Н. И. Растительный мир Валаама. Петрозаводск: Карелия, 1982. 66 с.
- Андреев К. А., Кучко А. А. Интродуцированная флора Приладожья, ее сохранение и использование в озеленении // Озеленение и садоводство в Карелии. Петрозаводск: Карел. науч. центр АН СССР, 1990. С. 5–21.
- Бахмет О. Н., Кравченко А. В., Кузнецов О. Л., Михайлова Н. В., Полевой А. В. Инвазивные растения и животные Карелии. Петрозаводск: ПИН; Марков Н. А., 2021. 223 с.
- Белоусова Н. А., Сазонов С. В., Кучко А. А., Кравченко А. В. Состояние и перспективы развития системы охраняемых природных территорий Карелии // Охраняемые природные территории и памятники природы Карелии. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 1992. С. 6–17.
- Большаков С. Ю., Волобуев С. В., Ежов О. Н., Паломоных Е. А., Потапов К. О. Афиллофороидные грибы европейской части России: аннотированный список видов / Отв. ред. С. Ю. Большаков, С. В. Волобуев. СПб.: СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2022. 578 с.
- Бондарцева М. А., Крутов В. И., Лосицкая В. М. Афиллофороидные грибы особо охраняемых природных территорий Республики Карелия // Грибные сообщества лесных экосистем. М.; Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. С. 42–75.
- Бондарцева М. А., Крутов В. И., Лосицкая В. М., Яковлев Е. Б., Скороходова С. Б. Грибы заповедника «Кивач» (аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедников. Вып. 93. М., 2001. 90 с.
- Виликайнен М. И. Еловые леса Карело-Финской ССР и характеристика их флористического состава: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1953. 22 с.
- Виликайнен М. И. О флоре еловых лесов Карелии // Тр. Карел. филиала АН СССР. 1957. Вып. VII. С. 5–14.
- Воронова Т. Г. Эпифиты сосны обыкновенной // Лесные растительные ресурсы Карелии. Петрозаводск: КФ АН СССР, 1974. С. 106–107.
- Выявление на территории Карельской АССР уникальных природных объектов, требующих специальной охраны. Заключительный отчет по теме № 54. Петрозаводск, 1980. 229 с. (Архив КарНЦ РАН).
- Геникова Н. В. Структура и динамика лесных растительных сообществ на автоморфных песчаных почвах на территории Карелии: Дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2012. 21 с.
- Геникова Н. В., Гнатюк Е. П., Крышень А. М. Анализ ценофлоры лесов на автоморфных песчаных почвах в Карелии // Ботанический журнал. Т. 97, № 11. 2012. С. 1424–1435.
- Геникова Н. В., Гнатюк Е. П., Крышень А. М., Лейбонен Е. Э. Разнообразие сосудистых растений лесных сообществ на автоморфных песчаных почвах // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Сер. Естественные и технические науки. 2010. № 8(113). С. 11–13.
- Геникова Н. В., Гнатюк Е. П., Крышень А. М. Ценофлора ельников черничных Восточной Фенноскандии // Ботанический журнал. 2019. Т. 104, № 5. С. 699–716. doi: 10.1134/S0006813619050041
- Гнатюк Е. П., Кравченко А. В., Крышень А. М. Сравнительный анализ локальных флор и флоры-

стическое районирование Карелии // Развитие сравнительной флористики в России: вклад школы А.И. Толмачева: Материалы VI раб. совещ. по сравнит. флористике (Сыктывкар 2003). Сыктывкар, 2004. С. 63–69.

Гнатюк Е. П., Кравченко А. В., Крышень А. М. Сравнительный анализ локальных флор южной Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2003а. Вып. 4. С. 19–29.

Гнатюк Е. П., Кравченко А. В., Крышень А. М. Флористическое районирование: состояние и перспективы // Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2003б. С. 98–105.

Гнатюк Е. П., Крышень А. М. Исследование пространственной дифференциации флоры Средней Карелии с помощью статистических методов // Труды Карельского научного центра РАН. 2001. Вып. 2. С. 43–58.

Гнатюк Е. П., Крышень А. М. Методы исследования ценофлор (на примере растительных сообществ вырубок Карелии). Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2005. 68 с.

Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 1994–2021 гг. Петрозаводск, 1995–2022.

Грибные сообщества лесных экосистем / Ред. В. Г. Стороженко и др. М.; Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. 317 с.

Душак И. А. Лишайники Валаама // Флористические исследования в Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1988. С. 124–140.

Ежов О. Н., Ершов Р. В., Руоколайнен А. В., Змитрович И. В. Афиллофоровые грибы заповедника «Пинежский». Екатеринбург: УрО РАН, 2011. 148 с.

Зайкова В. А., Кравченко А. В., Боч М. С., Похилько А. А., Ронконен Н. И., Филиппова Л. Н., Чехонина М. В., Шубин В. И. Марианна Леонтьевна Раменская – исследователь растительного покрова Северо-Запада европейской части России // Флористические исследования в Карелии. Вып. 2. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 1995. С. 7–19.

Карелия: энциклопедия: в 3 т. / Гл. ред. А. Ф. Титов. Петрозаводск: ПетроПресс, 2007. Т. 1: А–Й. 400 с.; 2009. Т. 2: К–П. 464 с.; 2011. Т. 3: Р–Я. 384 с.

Костина Е. Э., Крышень А. М., Геникова Н. В. Анализ видового состава сосудистых растений на отвалах и карьерах на территории Республики Карелия // Бот. журнал. 2021. Т. 106, № 12. С. 1147–1166. doi: 10.31857/S000681362112005X

Коткова (Лосицкая) В. М., Руоколайнен А. В. Особенности биоты афиллофоровых грибов национального парка «Паанаярви» и его окрестностей // Труды Карельского научного центра РАН. Природа национального парка «Паанаярви». 2003. Вып. 3. С. 59–63.

Кравченко А. В. Гербарий Карельского научного центра Российской академии наук. Сосудистые растения // Труды Карельского научного центра РАН. 2021. № 1. С. 121–132. doi: 10.17076/bg1223

Кравченко А. В. Дополнения к флоре Карелии. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 1997. 60 с.

Кравченко А. В. Конспект флоры Карелии. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2007. 403 с.

Кравченко А. В. Материалы к флоре национального парка «Водлозерский» // Природное и культурное наследие Водлозерского национального парка. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 1995. С. 133–151.

Кравченко А. В. Сосудистые растения заповедника «Пасвик» и смежной территории Мурманской области. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2020. 281 с.

Кравченко А. В. Флора сосудистых растений // Природа и историко-культурное наследие Кожозерья. Архангельск: УрО РАН, 2006. С. 124–178.

Кравченко А. В., Белоусова Н. А. Флора заповедника «Костомукшский» и возможности использования некоторых декоративных видов при озеленении городов и поселков Карельской АССР // Озеленение и садоводство в Карелии. Петрозаводск: Карел. науч. центр АН СССР, 1990. С. 32–43.

Кравченко А. В., Гнатюк Е. П., Каштанов М. В., Крышень А. М. Сосудистые растения планируемого национального парка «Калевальский» // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия в приграничных с Финляндией районах Республики Карелия. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 1998. С. 63–74.

Кравченко А. В., Гнатюк Е. П., Крышень А. М. Основные тенденции формирования флоры молодого таежного города (на примере г. Костомукши, Республика Карелия) // Труды Карельского научного центра РАН. 2003. № 4. С. 59–74.

Кравченко А. В., Гнатюк Е. П., Кузнецов О. Л. Распространение и встречаемость сосудистых растений по флористическим районам Карелии. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2000. 76 с.

Кравченко А. В., Кузнецов О. Л. Сосудистые растения национального парка «Паанаярви» // Труды Карельского научного центра РАН. 2008. № 12. С. 45–63.

Кравченко А. В., Тимофеева В. В., Гнатюк Е. П. О своеобразии систематической и географической структуры флоры островов Онежского залива Белого моря // Труды Карельского научного центра РАН. 2005. Вып. 7. С. 77–91.

Красная книга Карелии: редкие и нуждающиеся в охране растения и животные / Науч. ред. А. Д. Волков. Петрозаводск: Карелия, 1985. 182 с.

Красная книга Архангельской области / Ред. В. В. Ануфриев и др. Архангельск: САФУ, 2020а. 490 с.

Красная книга Карелии / Сост. А. В. Артемьев и др. Петрозаводск: Карелия, 1995. 286 с.

Красная книга Мурманской области / Отв. ред. Н. А. Константинова. Кемерово: Азия-Принт, 2014. 578 с.

Красная книга Республики Карелия / Науч. ред. Э. В. Ивантер, О. Л. Кузнецов. Петрозаводск: Карелия, 2007. 368 с.

Красная книга Республики Карелия / Ред. О. Л. Кузнецов. Белгород: Константа, 2020б. 448 с.

Красная книга Рязанской области: официальное научное издание / Отв. ред. В. П. Иванчев, М. В. Казакова. Изд. 2-е, перераб. и доп. Рязань: Голос губернии, 2011. 626 с.

Крутов В. И. Грибные болезни хвойных пород в искусственных ценозах таежной зоны Карело-Кольского региона: дис. ... докт. биол. наук. СПб.; Пушкин: Карел. науч. центр РАН, 1994. 442 с.

Крутов В. И. Обоснование системы защиты сосны обыкновенной от грибных болезней в лесных питомниках и культурах таежной зоны Европейского Севера СССР: дис. ... канд. биол. наук. Л., 1987. 329 с.

Крутов В. И., Волков А. Д., Предтеченская О. О. Институт леса // Академическая наука в Карелии: 1946–2006. Т. 2. М.: Наука, 2006. С. 94–152.

Крутов В. И., Коткова В. М., Бондарцева М. А., Руоколайнен А. В. Характеристика биоты афиллофороидных грибов биогеографических провинций Республики Карелия // Труды Карельского научного центра РАН. 2008. № 12. С. 93–102.

Крутов В. И., Минкевич И. И. Грибные болезни древесных пород: учебное пособие для студентов лесных вузов и слушателей факультетов повышения квалификации по специальности «Лесное и лесопарковое хозяйство». Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2002. 196 с.

Крутов В. И., Минкевич И. И., Горбунова В. Н. Грибные болезни (микозы) деревьев и кустарников: Учебное пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 1998. 88 с.

Крутов В. И., Руоколайнен А. В., Коткова В. М., Исаева Л. Г., Химич Ю. Р. Афиллофоровые грибы ООПТ российской части Зеленого пояса Фенноскандии // Грибные сообщества лесных экосистем. Т. 3. М.; Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. С. 117–146.

Крутов В. И., Руоколайнен А. В., Предтеченская О. О., Шубин В. И., Фадеева М. А. Микобиота коренных и производных лесов Восточной Фенноскандии: видовое разнообразие, субстратно-биотопическая приуроченность и функциональное значение // Биологическое разнообразие лесных экосистем / Отв. ред. А. С. Исаев. М.: Наука, 2013. С. 329–372.

Крутов В. И., Шубин В. И., Предтеченская О. О., Руоколайнен А. В., Коткова В. М., Полевой А. В., Хумала А. Э., Яковлев Е. Б. Грибы и насекомые – консорты лесообразующих древесных пород Карелии / Отв. ред. А. В. Полевой. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2014. 216 с.

Крутов В. И., Lindgren M., Лосицкая В. М. Дереворазрушающие (ксилотрофные) базидиальные грибы и фитосанитарное состояние древостоев // Материалы инвентаризации природных комплексов и экологическое обоснование национального парка «Калевальский». Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 1998. С. 31–33.

Крышень А. М. Растительные сообщества выруб Карелии. М.: Наука, 2006. 262 с.

Крышень А. М. Сорная растительность лесных питомников Карелии (взаимоотношения сорных растений и их влияние на сеянцы *Pinus sylvestris* L.): Дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1993. 265 с.

Кучко А. А., Лазарева И. П., Морозова Р. М., Белоусова Н. А., Курхинен Ю. П. Валаам – феномен природы. Петрозаводск: Карелия, 1988. 108 с.

Кучко А. А., Белоусова Н. А., Кравченко А. В., Крутов В. И., Лазарева И. П., Морозова Р. М. Экосистемы Валаама и их охрана. Петрозаводск: Карелия, 1989. 199 с.

Лосицкая В. М., Бондарцева М. А., Крутов В. И. Афиллофоровые грибы как индикаторы состояния сосновых древостоев промышленной зоны города Костомукши (Карелия) // Микология и фитопатология. 1999. Т. 33, вып. 5. С. 331–337.

Марианна Леонтьевна Раменская (жизнь, научная деятельность, избранные переводы) / Авт.-сост. А. Г. Андреев и др. Апатиты: КНЦ РАН, 2015. 204 с.

Научное обоснование развития сети особо охраняемых природных территорий в Республике Карелия / Громцев А. Н. и др.; Карельский науч. центр РАН. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. 110 с.

Предтеченская О. О. Агарикоидные макромицеты заповедника «Костомукшский» // Труды Государственного природного заповедника «Костомукшский». 30-летние научные исследования в заповеднике «Костомукшский». Вып. 1. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2015. С. 20–24.

Предтеченская О. О. Гербарий Карельского научного центра Российской академии наук. Коллекция грибов М. В. Фрейндлинг // Труды Карельского научного центра РАН. 2022. № 1. С. 105–116. doi: 10.17076/bg1533

Предтеченская О. О. Пространственное распределение и биомасса мицелия макромицетов в почвах сосновых и березовых лесов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1998. 22 с.

Предтеченская О. О., Руоколайнен А. В. Грибы НП «Водлозерский» (Республика Карелия) // Грибные сообщества лесных экосистем / Под ред. В. Г. Стороженко, А. В. Руоколайнен. Т. 4. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2014. С. 76–88.

Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л.: Наука, 1983. 216 с.

Раменская М. Л. Луговая растительность Карелии. Петрозаводск: Госиздат. КАССР, 1958. 400 с.

Раменская М. Л. Определитель высших растений Карелии. Петрозаводск: Госиздат. КАССР, 1960. 485 с.

Раменская М. Л., Андреева В. Н. Определитель высших растений Мурманской области и Карелии. Л.: Наука, 1982. 435 с.

Раменская М. Л., Шубин В. И. Природное районирование в связи с вопросами лесовосстановления // Лесовосстановление в Карельской АССР и Мурманской области. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1975. С. 180–198.

Ронконен Н. И., Кравченко А. В. Флористические особенности Валаама // Природные комплексы Валаама и воздействие на них рекреации. Петрозаводск: КФ АН СССР, 1983. С. 33–59.

Рудковская О. А. Особенности формирования флоры на урбанизированных территориях в условиях средней тайги (на примере г. Петрозаводска, Карелия): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2007. 26 с.

Руоколайнен А. В. Афиллофороидные грибы ГПЗ «Костомукшский» // Труды Государственного природного заповедника «Костомукшский».

30-летние научные исследования в заповеднике «Костомукшский». Вып. 1. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2015. С. 25–32.

Руоколайнен А. В. Афиллофороидные грибы г. Петрозаводска и его окрестностей: Дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2006а. 230 с.

Руоколайнен А. В. Афиллофороидные грибы // *Природа и историко-культурное наследие Кожозерья*. Архангельск: УРО РАН, 2006б. С. 57–74.

Руоколайнен А. В., Коткова В. М. Афиллофоровые грибы национального парка «Калевальский» и его окрестностей // *Труды Карельского научного центра РАН*. 2014. № 6. С. 89–95.

Руоколайнен А. В., Крутов В. И., Химич Ю. Р. Афиллофоровые и фитопатогенные макро- и микромицеты лесов заповедника «Пасвик» (Мурманская область) // *Труды Карельского научного центра РАН*. 2011. № 2. С. 29–34.

Савельев Л. А., Кикеева А. В. Агарикоидные базидиомицеты зеленых насаждений города Петрозаводска (Республика Карелия) // *Лесотехнический журнал*. 2018. № 1. С. 50–68. doi: 10.12737/article_5ab0dfbcc7a318.62767680

Савельев Л. А., Кикеева А. В. Дополнения к биоте макромицетов г. Петрозаводска // *Труды Карельского научного центра РАН*. 2020. № 1. С. 100–108. doi: 10.17076/bg981

Сазонов С. В., Кравченко А. В., Кучко А. А. Принципы сохранения природного наследия региона // *Культурное и природное наследие России*. Вып. 1. М., 1996. С. 213–218.

Сазонов С. В., Кравченко А. В. Система охраняемых природных территорий Карелии: современное состояние и перспективы развития // *Лесные ресурсы, лесное хозяйство и лесопромышленный комплекс Карелии на рубеже XXI века*. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2003. С. 66–82.

Стороженко В. Г., Крутов В. И., Руоколайнен А. В., Коткова В. М., Бондарцева М. А. Атлас-определитель дереворазрушающих грибов лесов Русской равнины. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2014. 195 с.; изд. 2-е. М.: Аквариус, 2016. 200 с.

Тимофеева В. В. Флора малых городов южной Карелии (состав, анализ): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2006. 16 с.

Урбанавичюс Г. П., Фадеева М. А. Лихенофлора заповедника «Пасвик»: разнообразие, распространение, экология, охрана. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2018. 173 с.

Ученые Карельского научного центра Российской академии наук: биографический словарь / Отв. ред. Ю. В. Савельев. (3-е доп. и перераб. изд.). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. 419 с.

Фадеева М. А. Лишайники сосновых лесов северо-запада Карелии в условиях атмосферного загрязнения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1999. 27 с.

Фадеева М. А. Лишайники // *Природа и историко-культурное наследие Кожозерья*. Архангельск: УРО РАН, 2006. С. 75–102.

Фадеева М. А., Голубкова Н. С., Витикайнен О., Ахти Т. Конспект лишайников и лихенофильных грибов Республики Карелия. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2007. 194 с.

Фадеева М. А., Голубкова Н. С., Витикайнен О., Ахти Т. Предварительный список лишайников Карелии и обитающих на них грибов. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 1997. 100 с.

Фадеева М. А., Голубкова Н. С. К вопросу о состоянии изученности лихенофлоры Республики Карелия // *Нов. сист. низш. раст.* 1998. Т. 32. С. 127–131.

Фадеева М. А., Дудорева Т. А., Урбанавичюс Г. П., Ахти Т. Лишайники заповедника «Пасвик» (аннотированный список видов). Апатиты: КНЦ РАН, 2011. 80 с.

Фадеева М. А., Кистерная М. В., Козлов В. А. Мониторинг памятников деревянного зодчества музея-заповедника «Кижы» в связи с воздействием биодеструкторов лишайниковой природы // *Изучение, охрана и рациональное использование растительного покрова Арктики и сопредельных территорий: Матер. XII Перфильевских научных чтений, посвящ. 130-летию со дня рождения Ивана Александровича Перфильева (1992–1942)*. Архангельск, 29–31 мая 2012 г. Архангельск, 2012. С. 74–77.

Фадеева М. А., Кравченко А. В. Лихенобиота вырубок южной Карелии // *Грибные сообщества лесных экосистем*. Т. 5. М.; Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2018. С. 122–135.

Фадеева М. А., Кравченко А. В. Первые итоги инвентаризации лишайников национального парка «Угра» // *Природа и история Поюгорья*. Т. 5. Калуга: изд-во науч. лит. Н. Р. Бочкаревой, 2009. С. 84–90.

Фадеева (Поташева) М. А., Дубровина Н. Н. Лишайники промышленной зоны Костомукши и заповедника «Костомукшский» // *Флористические исследования в Карелии*. Вып. 2. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 1995. С. 63–84.

Фадеева М. А., Сони́на А. В. Лихенологические исследования Онежских петроглифов в связи с оценкой их состояния // *Труды Первой Российской школы лихенологической школы*. Апатиты, 06–12.08.2000. Петрозаводск: Петрозавод. гос. ун-т, 2001. С. 238–250.

Фадеева М. А., Сони́на А. В. Методические подходы к изучению роли лишайников в разрушении памятников древнего наскального искусства // *Актуальные проблемы геоботаники: III Всероссийская школа-конф. Ч. II*. Петрозаводск, 2007. С. 351–355.

Фрейндлинг М. В. Материалы к флоре шляпочных грибов заповедника «Кивач» Карело-Финской ССР // *Известия Карело-Финского филиала АН СССР*. 1949. № 4. С. 84–97.

Химич Ю. Р., Змитрович И. В., Руоколайнен А. В. Афиллофороидные грибы заповедника «Пасвик» // *Микология и фитопатология*. 2015. Т. 49, № 4. С. 234–241.

Химич Ю. Р., Руоколайнен А. В., Предтеченская О. О. Грибы заповедника «Пасвик». Рязань: Голос губернии, 2016. 40 с.

Цинзерлинг Ю. Д. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР // *Труды Геоморфол. ин-та. Сер. физ.-геогр.* Вып. 4. Л., 1932 [1934]. 376 с.

Шубин В. И. Влияние различных способов обработки почвы на микрофлору и лесовозобновление: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1956. 15 с.

Шубин В. И. Грибы карельских лесов. Петрозаводск: Карел. кн. изд-во, 1965. 91 с.

Шубин В. И. Грибы северных лесов. Петрозаводск: Карелия, 1976. 144 с. (переиздания: 1983. 166 с.; 1992. 150 с.)

Шубин В. И. Макромицеты-симбиотрофы лесных фитоценозов европейской таежной зоны: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1990а. 38 с.

Шубин В. И. Макромицеты лесных фитоценозов таежной зоны и их использование. Л.: Наука, 1990б. 197 с.

Шубин В. И. Микоризные грибы северо-запада европейской части СССР: экологическая характеристика. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1988. 211 с.

Шубин В. И. Плодоношение и урожайность съедобных грибов в спелых лесах южной Карелии // Лесные растительные ресурсы южной Карелии. Петрозаводск: Карелия, 1971. С. 111–123.

Шубин В. И., Крутов В. И. Грибы Карелии и Мурманской области (эколого-систематический список). Л.: Наука, 1979. 107 с.

Шубин В. И., Предтеченская О. О. Грибы съедобные, ядовитые, охраняемые (Справочник грибника). Петрозаводск: Карелия, 2009. 128 с.

Яковлев Е. Б. Плодоношение грибов и сезонная активность двукрылых насекомых в сосновых и осиновых молодняках. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1988. 67 с.

Яковлев Е. Б. Плодоношение и поврежденность съедобных грибов в лесах заповедника «Кивач» // Принципы и методы рационального использования дикорастущих полезных растений. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1989. С. 147–162.

Яковлев Е. Б. Двукрылые Палеарктики, связанные с грибами и миксомицетами. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 1995. 128 с.

Fadeeva M. A. Lichens // Natural complexes, flora and fauna of the proposed Kalevala National Park. The Finnish Environment. 2002. Vol. 577. P. 34–35, 60–62.

Kravchenko A., Timofeeva V., Fadeeva M. Richness and scarcity of the flora of White Sea islands // Integration processes in the Russian and international research domain: experience and prospects. KnE Social Sciences. 2022. P. 76–82. doi: 10.18502/kss.v7i3.10426

Piirainen M. A., Kravchenko A. V., Uotila P. I. Human impact on the flora in the archipelago of the Onezhskiy Bay of the White Sea Proceeding of International scientific conference 'Nature and historical and cultural heritage of Northern Fennoscandia', June 3–4, 2003, city of Petrozavodsk. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2003. P. 35–45.

Red Data Book of East Fennoscandia. Helsinki, 1998. 351 p.

Tikkanen O.-P., Predtechenskaya O., Ruokolainen A., Heikkilä R. Recovery of functional groups of fungi and wood-decaying species of conservation concern after variable intensity for-est utilization // Europ. J. Forest Res. 2017. Vol. 136, iss. 5–6. P. 827–837. doi: 10.1007/s10342-017-1073-0

Yakovlev E. B. Mushrooms and insects associated with them in Petrozavodsk city parks // Aquilo. Ser. Bot. 1993. Vol. 31. P. 131–136.

References

Andreev A. G. et al. (eds.) Marianna Leontievna Rasmenskaya (life, scientific activity, selected translations). Apatity: KNTs RAN; 2015. 204 p. (In Russ.)

Andreev K. A. Introduction of trees and shrubs in Karelia. Petrozavodsk: Kareliya; 1977. 144 p. (In Russ.)

Andreev K. A. Rare conifers on the islands of the Onega Bay, ways of their adaptation and the need for protection. *Problemy okhrany prirody v basseine Belogo morya = Problems of nature conservation in the White Sea basin*. Murmansk: Kn. izd-vo; 1984. P. 86–90. (In Russ.)

Andreev K. A. Rare trees of Karelia. Petrozavodsk: Kareliya; 1981. 104 p. (In Russ.)

Andreev K. A., Belousova N. A., Ronkonen N. I. Flora of Valaam. Petrozavodsk: Kareliya; 1982. 66 p. (In Russ.)

Andreev K. A., Kuchko A. A. Introduced flora of the Ladoga region, its conservation and use in landscaping. *Ozelenenie i sadovodstvo v Karelii = Gardening in Karelia*. Petrozavodsk: Karel. nauch. tsentr AN SSSR; 1990. P. 5–21. (In Russ.)

Anufriev V. V. et al. (eds.). The Red Data Book of the Arkhangelsk Region. Arkhangel'sk: SAFU; 2020. 490 p. (In Russ.)

Artem'ev A. V. et al. The Red Data Book of Karelia. Petrozavodsk: Kareliya; 1995. 286 p. (In Russ.)

Bakhmet O. N., Kravchenko A. V., Kuznetsov O. L., Mikhailova N. V., Polevoi A. V. Invasive plants and animals of Karelia. Petrozavodsk: PIN; Markov N. A.; 2021. 223 p. (In Russ.)

Belousova N. A., Sazonov S. V., Kuchko A. A., Kravchenko A. V. Status and development prospects of the system of protected natural areas in Karelia. *Okhranyaemye prirodnye territorii i pamyatniki prirody Karelii = Protected natural areas and natural monuments of Karelia*. Petrozavodsk: KarRC RAS; 1992. P. 6–17. (In Russ.)

Bol'shakov S. Yu., Volobuev S. V., Ezhov O. N., Palomozhnykh E. A., Potapov K. O. Aphylophoroid fungi of the European part of Russia: an annotated list of species. St. Petersburg: SPbGETU «LETI»; 2022. 578 p. (In Russ.)

Bondartseva M. A., Krutov V. I., Lositskaya V. M. Aphylophoroid fungi of specially protected natural areas of the Republic of Karelia. *Gribnye soobshchestva lesnykh ekosistem = Fungal communities of forest ecosystems*. Moscow-Petrozavodsk: KarRC RAS; 2000. P. 42–75. (In Russ.)

Bondartseva M. A., Krutov V. I., Lositskaya V. M., Yakovlev E. B., Skorokhodova S. B. Fungi of the Kivach Reserve (annotated list of species). *Flora i fauna zapovednikov = Flora and fauna of strict nature reserves*. Iss. 93. Moscow; 2001. 90 p. (In Russ.)

Dushak I. A. Lichens of Valaam. *Floristicheskie issledovaniya v Karelii = Floristic Research in Karelia*. Petrozavodsk: KB AS USSR; 1988. P. 124–140. (In Russ.)

Ezhov O. N., Ershov R. V., Ruokolainen A. V., Zmitrovich I. V. Aphylophoroid fungi of the Pinezhsky Reserve. Ekaterinburg: UrO RAN; 2011. 148 p. (In Russ.)

Fadeeva M. A. Lichens. *Natural complexes, flora and fauna of the proposed Kalevala National Park. The Finnish Environment*. 2002;577:34–35, 60–62.

Fadeeva M. A. Lichens of pine forests of the North-West of Karelia exposed to atmospheric pollution: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. St. Petersburg; 1999. 27 p. (In Russ.)

Fadeeva M. A. Lichens. *Priroda i istoriko-kul'turnoe nasledie Kozhozer'ya = Nature and historical and cultural heritage of Kozhozerye*. Arkhangel'sk: UrO RAN; 2006. P. 75–102. (In Russ.)

Fadeeva M. A., Dudoreva T. A., Urbanavichyus G. P., Akhti T. Lichens of the Pasvik Strict Nature Reserve (annotated list of species). Apatity: KSC RAS; 2011. 80 p. (In Russ.)

Fadeeva M. A., Golubkova N. S. On the state of knowledge of the lichen flora in the Republic of Karelia. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii = Novitates Systematicae Plantarum non Vascularium*. 1998;32:127–131. (In Russ.)

Fadeeva M. A., Golubkova N. S., Vitikainen O., Akhti T. A preliminary list of lichens of Karelia and fungi living on them. Petrozavodsk: KarRC RAS; 1997. 100 p. (In Russ.)

Fadeeva M. A., Golubkova N. S., Vitikainen O., Akhti T. A compendium of lichens and lichenophilous fungi of the Republic of Karelia. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2007. 194 p. (In Russ.)

Fadeeva M. A., Kisternaya M. V., Kozlov V. A. Monitoring of wooden architecture monuments of the Kizhi Museum-Reserve in connection with the impact of biodestructors of lichen nature. *Izuchenie, okhrana i ratsional'noe ispol'zovanie rastitel'nogo pokrova Arktiki i sopredel'nykh territorii: Mater. XII Perfil'evskikh nauchnykh chtenii, posvyashch. 130-letiyu so dnya rozhdeniya Ivana Aleksandrovicha Perfil'eva (1992–1942) = Study, protection and rational use of the vegetation cover of the Arctic and adjacent territories: Proceed. XII Perfiliev scientific readings dedicated to the 130th Anniversary of the birth of Ivan Aleksandrovich Perfiliev (1992–1942)*. Arkhangel'sk, May 29–31, 2012. Arkhangel'sk; 2012. P. 74–77. (In Russ.)

Fadeeva M. A., Kravchenko A. V. Lichenobiota of fellings areas in southern Karelia. *Gribnye soobshchestva lesnykh ekosistem = Fungal communities in forest ecosystems*. Vol. 5. Moscow-Petrozavodsk: KarRC RAS; 2018. P. 122–135. (In Russ.)

Fadeeva M. A., Kravchenko A. V. The first results of the lichens inventory in the Ugra National Park. *Priroda i istoriya Pougor'ya = Nature and history of the Pougorye*. Vol. 5. Kaluga: izd-vo nauch. lit. N. R. Bochkarevoi; 2009. P. 84–90. (In Russ.)

Fadeeva (Potasheva) M. A., Dubrovina N. N. Lichens of the industrial zone of Kostomuksha and the Kostomukshsky Reserve. *Floristicheskie issledovaniya v Karelii = Floristic Research in Karelia*. Iss. 2. Petrozavodsk: KarRC RAS; 1995. P. 63–84. (In Russ.)

Fadeeva M. A., Sonina A. V. Lichenological studies of the Onega petroglyphs in connection with the assessment of their condition. *Trudy Pervoi Rossiiskoi likhenologicheskoi shkoly. Apatity, 06–12.08.2000 = Proceedings of the First Russian Lichenological School. Apatity, Aug. 06–12, 2000*. Petrozavodsk: PetrSU; 2001. P. 238–250. (In Russ.)

Fadeeva M. A., Sonina A. V. Methodological approaches to the study of the lichens role in the de-

struction of monuments of ancient rock art. *Aktual'nye problemy geobotaniki: III Vserossiiskaya shkola-konf. = Topical issues of geobotany. III All-Russian school-conf.* Part II. Petrozavodsk; 2007. P. 351–355. (In Russ.)

Freindling M. V. Materials to the Agaricomycetes of the Kivach Nature Reserve in the Karelo-Finnish SSR. *Izvestiya Karelo-Finskogo filiala AN SSSR = Transactions of Karelo-Finnish Branch AS of the USSR*. 1949;4:84–97. (In Russ.)

Genikova N. V. Structure and dynamics of forest plant communities on automorphic sandy soils in Karelia: PhD (Cand. of Biol.) thesis. St. Petersburg; 2012. 21 p. (In Russ.)

Genikova N. V., Gnatyuk E. P., Kryshen' A. M. Analysis of forest cenoflora on automorphic sandy soils in Karelia. *Bot. Zhurn.* 2012;97(11):1424–1435. (In Russ.)

Genikova N. V., Gnatyuk E. P., Kryshen' A. M. Coenoflora of bilberry spruce forests in Eastern Fennoscandia. *Bot. Zhurn.* 2019;104(5):699–716. doi: 10.1134/S0006813619050041 (In Russ.)

Genikova N. V., Gnatyuk E. P., Kryshen' A. M., Leibonen E. E. Diversity of vascular plants of forest communities on automorphic sandy soils. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Estestvennye i tekhnicheskie nauki = Proceedings of PetrSU. Ser. Natural and Technical Sciences*. 2010;8(113):11–13. (In Russ.)

Gnatyuk E. P., Kravchenko A. V., Kryshen' A. M. A comparative analysis of local floras and floristic zoning of Karelia. *Razvitie sravnitel'noi floristiki v Rossii: vklad shkoly A.I. Tolmacheva: Materialy VI rab. soveshch. po sravnit. floristike (Syktyvkar 2003) = Development of comparative floristry in Russia: contribution of the school of A. I. Tolmachev: Proceedings of the VI Working meeting on comparative floristry (Syktyvkar, 2003)*. Syktyvkar; 2004. P. 63–69. (In Russ.)

Gnatyuk E. P., Kravchenko A. V., Kryshen' A. M. A comparative analysis of local floras of southern Karelia. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2003;4: 19–29. (In Russ.)

Gnatyuk E. P., Kravchenko A. V., Kryshen' A. M. Floristic zoning: Status and prospects. *Raznoobrazie bioty Karelii: usloviya formirovaniya, soobshchestva, vidy = Diversity of biota of Karelia: Formation conditions, communities, species*. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2003. P. 98–105. (In Russ.)

Gnatyuk E. P., Kryshen' A. M. Study of the spatial differentiation of flora in middle Karelia with the use of statistical methods. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2001;2:43–58. (In Russ.)

Gnatyuk E. P., Kryshen' A. M. Methods for studying coenofloras (on the example of plant communities in clearings in Karelia). Petrozavodsk: KarRC RAS; 2005. 68 p. (In Russ.)

Gromtsev A. N. et al. (eds.). Scientific justification for the development of a network of specially protected natural areas in the Republic of Karelia. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2009. 110 p. (In Russ.)

Identification in the territory of the Karelian ASSR of unique natural objects that require special protection. Final report on research topic No. 54. Petrozavodsk; 1980. 229 p. (Archive of KarRC RAS). (In Russ.)

Ivanter E. V., Kuznetsov O. L. (eds.). The Red Data Book of the Republic of Karelia. Petrozavodsk: Kareliya; 2007. 368 p. (In Russ.)

Ivanter V. P., Kazakova M. V. (eds.). The Red Data Book of the Ryazan Region: Official scientific publication. 2nd ed., rev. and enl. Ryazan': Golos gubernii; 2011. 626 p. (In Russ.)

Khimich Yu. R., Ruokolainen A. V., Predtechenskaya O. O. Fungi of the Pasvik Strict Nature Reserve. Ryazan': Golos gubernii; 2016. 40 p. (In Russ.)

Khimich Yu. R., Zmitrovich I. V., Ruokolainen A. V. Aphylloroid fungi of the Pasvik Strict Nature Reserve. *Mikologiya i fitopatologiya = Mycology and Phytopathology*. 2015;49(4):234–241. (In Russ.)

Konstantinova N. A. (ed.). The Red Data Book of the Murmansk Region. Kemerovo: Aziya-Print; 2014. 578 p. (In Russ.)

Kostina E. E., Kryshen' A. M., Genikova N. V. Analyses of vascular plants species composition on the rock dumps and quarries in the territory of the Republic of Karelia. *Bot. Zhurn.* 2021;106(12):1147–1166. doi: 10.31857/S000681362112005X (In Russ.)

Kotkova (Lositskaya) V. M., Ruokolainen A. V. Features of the aphylloroid fungi biota of the Paanajarvi National Park and the surrounding area. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN. Priroda natsional'nogo parka "Paanayarvi" = Transactions of Karelian Research Centre RAS. Nature of the Paanajarvi National Park*. 2003;3:59–63. (In Russ.)

Kravchenko A. V. Additions to the flora of Karelia. Petrozavodsk: KarRC RAS; 1997. 60 p. (In Russ.)

Kravchenko A. V. A compendium of the Karelian flora. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2007. 403 p. (In Russ.)

Kravchenko A. V. Flora of vascular plants. *Priroda i istoriko-kul'turnoe nasledie Kozhozer'ya = Nature and historical and cultural heritage of Kozhozerye*. Arkhangel'sk: UrO RAN; 2006. P. 124–178. (In Russ.)

Kravchenko A. V. Herbarium of the Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences. Vascular plants. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2021;1:121–132. doi: 10.17076/bg1223 (In Russ.)

Kravchenko A. V. Materials for the flora of the Vodlozersky National Park. *Prirodnoe i kul'turnoe nasledie Vodlozerskogo natsional'nogo parka = Natural and cultural heritage of the Vodlozersky National Park*. Petrozavodsk: KarRC RAS; 1995. P. 133–151. (In Russ.)

Kravchenko A. V. Vascular plants of the Pasvik Strict Nature Reserve and the adjacent territory of the Murmansk Region. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2020. 281 p. (In Russ.)

Kravchenko A. V., Belousova N. A. Flora of the Kostomukshsky Reserve and the possibilities of using some ornamental species in landscaping cities and towns of the Karelian ASSR. *Ozelenenie i sadovodstvo v Karelii = Gardening in Karelia*. Petrozavodsk: KarRC AS USSR; 1990. P. 32–43. (In Russ.)

Kravchenko A. V., Gnatyuk E. P., Kashtanov M. V., Kryshen' A. M. Vascular plants of the planned Kalevsky

National Park. *Inventarizatsiya i izuchenie biologicheskogo raznoobraziya v prigranichnykh s Finlyandiei raionakh Respubliki Kareliya = Inventory and study of biological diversity in the regions of the Republic of Karelia bordering with Finland*. Petrozavodsk: KarRC RAS; 1998. P. 63–74. (In Russ.)

Kravchenko A. V., Gnatyuk E. P., Kryshen' A. M. Main trends in the formation of the flora of a young city in taiga (case study of Kostomuksha, Republic of Karelia). *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2003;4:59–74. (In Russ.)

Kravchenko A. V., Gnatyuk E. P., Kuznetsov O. L. Distribution and occurrence of vascular plants in the floristic regions of Karelia. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2000. 76 p. (In Russ.)

Kravchenko A. V., Kuznetsov O. L. Vascular plants of the Paanajarvi National Park. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2008;12:45–63. (In Russ.)

Kravchenko A., Timofeeva V., Fadeeva M. Richness and scarcity of the flora of White Sea islands. *Integration processes in the Russian and international research domain: experience and prospects. KnE Social Sciences*. 2022:76–82. doi: 10.18502/kss.v7i3.10426

Kravchenko A. V., Timofeeva V. V., Gnatyuk E. P. On the peculiarities of the taxonomic and geographical structure of the flora on islands on the gulf of Onega, White Sea. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2005;7:77–91. (In Russ.)

Krutov V. I. Fungal diseases of conifers in artificial cenoses of the taiga zone of the Karelian-Kola region: DSc (Dr. of Biol.) thesis. St. Petersburg-Pushkin; 1994. 442 p. (In Russ.)

Krutov V. I. Justification of the system of protection of Scots pine from fungal diseases in forest nurseries and cultures of the taiga zone of the European North of the USSR: PhD (Cand. of Biol.) thesis. Leningrad; 1987. 329 p. (In Russ.)

Krutov V. I., Kotkova V. M., Bondartseva M. A., Ruokolainen A. V. Characteristics of the biota of aphylloroid fungi in the biogeographic provinces of the Republic of Karelia. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2008;12:93–102. (In Russ.)

Krutov V. I., Lindgren M., Lositskaya V. M. Wood-destroying (xylotrophic) basidial fungi and phytosanitary state of forest stands. *Materialy inventarizatsii prirodnykh kompleksov i ekologicheskoe obosnovanie natsional'nogo parka «Kaleval'skii» = Inventory materials of natural complexes and ecological justification of the Kalevsky National Park*. Petrozavodsk: KarRC RAS; 1998. P. 31–33. (In Russ.)

Krutov V. I., Minkevich I. I. Fungal diseases of tree species: A textbook for students of forestry universities and students of faculties of advanced training in the specialty 'Forestry and forest and park management'. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2002. 196 p. (In Russ.)

Krutov V. I., Minkevich I. I., Gorbunova V. N. Fungal diseases (mycoses) of trees and shrubs: A textbook. Petrozavodsk: PetrGU; 1998. 88 p. (In Russ.)

Krutov V. I., Ruokolainen A. V., Kotkova V. M., Isaeva L. G., Khimich Yu. R. Aphyllorphoroid fungi of protected areas of the Russian part of the Green Belt of Fennoscandia. *Gribnye soobshchestva lesnykh ekosistem = Fungal communities of forest ecosystems*. Vol. 3. Moscow-Petrozavodsk: KarRC RAS; 2012. P. 117–146. (In Russ.)

Krutov V. I., Ruokolainen A. V., Predtechenskaya O. O., Shubin V. I., Fadeeva M. A. Mycobiota of indigenous and derived forests of Eastern Fennoscandia: Species diversity, substrate-biotopic confinement and functional significance. *Biologicheskoe raznoobrazie lesnykh ekosistem = Biological diversity of forest ecosystems*. Moscow: Nauka; 2013. P. 329–372. (In Russ.)

Krutov V. I., Shubin V. I., Predtechenskaya O. O., Ruokolainen A. V., Kotkova V. M., Polevoi A. V., Humala A. E., Yakovlev E. B. Fungi and insects – consorts of forest-forming tree species of Karelia. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2014. 216 p. (In Russ.)

Krutov V. I., Volkov A. D., Predtechenskaya O. O. Forest Institute. *Akademicheskaya nauka v Karelii: 1946–2006 = Academic science in Karelia: 1946–2006*. Vol. 2. Moscow: Nauka; 2006. P. 94–152. (In Russ.)

Kuchko A. A., Belousova N. A., Kravchenko A. V., Krutov V. I., Lazareva I. P., Morozova R. M. Ecosystems of Valaam and their protection. Petrozavodsk: Kareliya; 1989. 199 p. (In Russ.)

Kuchko A. A., Lazareva I. P., Morozova R. M., Belousova N. A., Kurkhinen Yu. P. Valaam is a natural phenomenon. Petrozavodsk: Kareliya; 1988. 108 p. (In Russ.)

Kuznetsov O. L. (ed.). The Red Data Book of the Republic of Karelia. Belgorod: Konstanta; 2020. 448 p. (In Russ.)

Kryshen' A. M. Plant communities of clearings in Karelia. Moscow: Nauka; 2006. 262 p. (In Russ.)

Kryshen' A. M. Weed vegetation of forest nurseries in Karelia (relationship of weed plants and their influence on seedlings of *Pinus sylvestris* L.): PhD (Cand. of Biol.) thesis. St. Petersburg; 1993. 265 p. (In Russ.)

Lositskaya V. M., Bondartseva M. A., Krutov V. I. Aphyllorphoroid fungi as indicators of the pine stands state in the industrial zone of the city of Kostomuksha (Karelia). *Mikologiya i fitopatologiya = Mycology and Phytopathology*. 1999;33(5):331–337. (In Russ.)

Piirainen M. A., Kravchenko A. V., Uotila P. I. Human impact on the flora in the archipelago of the Onezhskiy Bay of the White Sea Proceeding of International scientific conference 'Nature and historical and cultural heritage of Northern Fennoscandia', June, 3–4 2003, city of Petrozavodsk. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2003. P. 35–45.

Predtechenskaya O. O. Agaricoid macromycetes of the Kostomukshsky Reserve. *Trudy Gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika «Kostomukshskii». 30-letnie nauchnye issledovaniya v zapovednike «Kostomukshskii» = Proceedings of the Kostomukshsky State Nature Reserve. 30 years of scientific research in the Kostomukshsky Reserve*. Iss. 1. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2015. P. 20–24. (In Russ.)

Predtechenskaya O. O. Herbarium of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences. M. V. Freindling's collection of fungi. *Trudy Karel'skogo*

nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS. 2022;1:105–116. doi: 10.17076/bg1533 (In Russ.)

Predtechenskaya O. O. Spatial distribution and biomass of mycelium of macromycetes in soils of pine and birch forests: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow; 1998. 22 p. (In Russ.)

Predtechenskaya O. O., Ruokolainen A. V. Fungi of the Vodlozersky National Park (Republic of Karelia). *Gribnye soobshchestva lesnykh ekosistem = Fungal communities of forest ecosystems*. Vol. 4. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2014. P. 76–88. (In Russ.)

Ramenskaya M. L. Analysis of the flora of the Murmansk Region and Karelia. Leningrad: Nauka; 1983. 216 p. (In Russ.)

Ramenskaya M. L. A key to higher plants of Karelia. Petrozavodsk: Gosizdat. KASSR; 1960. 485 p. (In Russ.)

Ramenskaya M. L. Meadow vegetation of Karelia. Petrozavodsk: Gosizdat KASSR; 1958. 400 p. (In Russ.)

Ramenskaya M. L., Andreeva V. N. A key to higher plants of the Murmansk Region and Karelia. Leningrad: Nauka; 1982. 435 p. (In Russ.)

Ramenskaya M. L., Shubin V. I. Natural zoning in connection with forest regeneration issues. *Lesovostanovlenie v Karel'skoi ASSR i Murmanskoi oblasti = Forest regeneration in the Karelian ASSR and Murmansk Region*. Petrozavodsk: KB AS USSR; 1975. P. 180–198. (In Russ.)

Ronkonen N. I., Kravchenko A. V. Floristic features of Valaam. *Prirodnye komplekсы Valaama i vozdeistvie na nikh rekreatsii = Natural complexes of Valaam and the impact of recreation on them*. Petrozavodsk: KB AS USSR; 1983. P. 33–59. (In Russ.)

Rudkovskaya O. A. Patterns of flora formation in urban areas in the middle taiga (on the example of Petrozavodsk, Karelia): Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Petrozavodsk; 2007. 26 p. (In Russ.)

Ruokolainen A. V. Aphyllorphoroid fungi. *Priroda i istoriko-kul'turnoe nasledie Kozhozer'ya = Nature and historical and cultural heritage of Kozhozerye*. Arkhangel'sk: UrO RAN; 2006. P. 57–74. (In Russ.)

Ruokolainen A. V. Aphyllorphoroid fungi of the city of Petrozavodsk and its vicinity: PhD (Cand. of Biol.) thesis. Petrozavodsk; 2006. 230 p. (In Russ.)

Ruokolainen A. V. Aphyllorphoroid fungi of the Kostomukshsky State Nature Reserve. *Trudy Gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika «Kostomukshskii». 30-letnie nauchnye issledovaniya v zapovednike «Kostomukshskii» = Proceedings of the Kostomukshsky State Nature Reserve. 30 years of scientific research in the Kostomukshsky Reserve*. Iss. 1. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2015. P. 25–32. (In Russ.)

Ruokolainen A. V., Kotkova V. M. Aphyllorphoroid fungi of the Kalevalsky National Park and its surroundings. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2014;6:89–95. (In Russ.)

Ruokolainen A. V., Krutov V. I., Khimich Yu. R. Aphyllorphoroid and phytopathogenic macro- and micromycetes of the forests of the Pasvik Strict Nature Reserve (Murmansk Region). *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2011;2:29–34. (In Russ.)

Savel'ev L. A., Kikeeva A. V. Additions to the macromycete biota of Petrozavodsk. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2020;1:100–108. doi: 10.17076/bg981 (In Russ.)

Savel'ev L. A., Kikeeva A. V. Agaricoid basidiomycetes of green plantations of the city of Petrozavodsk (Republic of Karelia). *Lesotechnicheskii zhurnal = Forestry Engineering J.* 2018;1:50–68. doi: 10.12737/article_5ab0dfbcc7a318.62767680 (In Russ.)

Savel'ev Yu. V. (ed.). Scientists of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences: Biographical Dictionary (3rd ed., rev.). Petrozavodsk: KarRC RAS; 2012. 419 p. (In Russ.)

Sazonov S. V., Kravchenko A. V. The system of protected natural areas in Karelia: Current state and development prospects. *Lesnye resursy, lesnoe khozyaistvo i lesopromyshlennyi kompleks Karelii na rubezhe XXI veka = Forest resources, forestry and timber industry complex of Karelia at the turn of the XXI century*. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2003. P. 66–82. (In Russ.)

Sazonov S. V., Kravchenko A. V., Kuchko A. A. Principles of preserving the natural heritage of the region. *Kul'turnoe i prirodnoe nasledie Rossii = Cultural and Natural Heritage of Russia*. Iss. 1. Moscow; 1996. P. 213–218. (In Russ.)

Shubin V. I. Fruiting and productivity of edible mushrooms in the mature forests of southern Karelia. *Lesnye rastitel'nye resursy yuzhnoi Karelii = Forest plant resources of southern Karelia*. Petrozavodsk: Kareliya; 1971. P. 111–123. (In Russ.)

Shubin V. I. Fungi of Karelian forests. Petrozavodsk: Karel. kn. izd-vo; 1965. 91 p. (In Russ.)

Shubin V. I. Fungi of northern forests. Petrozavodsk: Kareliya; 1976. 144 p. (reeditions: 1983. 166 p.; 1992. 150 p.) (In Russ.)

Shubin V. I. Influence of different methods of tillage on microflora and reforestation: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Leningrad; 1956. 15 p. (In Russ.)

Shubin V. I. Macromycetes of forest phytocenoses of the taiga zone and their use. Leningrad: Nauka; 1990. 197 p. (In Russ.)

Shubin V. I. Macromycetes-symbiotrophs of forest phytocenoses of the European taiga zone: Summary of DSc (Dr. of Biol.) thesis. Moscow; 1990. 38 p. (In Russ.)

Shubin V. I. Mycorrhizal fungi of the North-West of the European part of the USSR: Ecological description. Petrozavodsk: KB AS USSR; 1988. 211 p. (In Russ.)

Shubin V. I., Krutov V. I. Fungi of Karelia and the Murmansk Region (an ecological-systematic list). Leningrad: Nauka; 1979. 107 p. (In Russ.)

Shubin V. I., Predtechenskaya O. O. Edible, poisonous, and protected mushrooms (Handbook of the mushroom picker). Petrozavodsk: Kareliya; 2009. 128 p. (In Russ.)

State report on the state of the environment of the Republic of Karelia in 1994–2021. Petrozavodsk; 1995–2022. (In Russ.)

Storozhenko V. G. et al. (eds.). Fungal communities in forest ecosystems. Moscow-Petrozavodsk: KarRC RAS; 2000. 317 p. (In Russ.)

Storozhenko V. G., Krutov V. I., Ruokolainen A. V., Kotkova V. M., Bondartseva M. A. Atlas-determinant of

wood-destroying fungi in forests of the Russian Plain. Moscow: KMK; 2014. 195 p.; 2nd ed. Moscow: Akvarius; 2016. 200 p. (In Russ.)

The Red Data Book of Eastern Fennoscandia. Helsinki; 1998. 351 p.

Tikkanen O.-P., Predtechenskaya O., Ruokolainen A., Heikkilä R. Recovery of functional groups of fungi and wood-decaying species of conservation concern after variable intensity for-est utilization. *Europ. J. Forest Res.* 2017; 136(5–6):827–837. doi: 10.1007/s10342-017-1073-0

Timofeeva V. V. Flora of small towns in South Karelia (composition, analysis): Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. St. Petersburg; 2006. 16 p. (In Russ.)

Titov A. F. (ed.). Karelia: Encyclopedia in 3 volumes. Petrozavodsk: PetroPress; 2007. Vol. 1: A–I. 400 p.; 2009. Vol. 2: K–P. 464 p.; 2011. Vol. 3: R–Ya. 384 p. (In Russ.)

Tsinzerling Yu. D. Vegetation geography of the north-west of the European part of the USSR. *Trudy Geomorf. in-ta. Cer. fiz.-geogr. = Proceedings of Geomorphological Institute. Ser. Physical Geographic*. Iss. 4. Leningrad; 1932 [1934]. 376 p. (In Russ.)

Urbanavichyus G. P., Fadeeva M. A. Lichen flora of the Pasvik Strict Nature Reserve: Diversity, distribution, ecology, protection. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2018. 173 p. (In Russ.)

Vilikainen M. I. Spruce forests of the Karelian-Finnish SSR and characteristics of their floristic composition: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Petrozavodsk; 1953. 22 p. (In Russ.)

Vilikainen M. I. On the flora of spruce forests in Karelia. *Tr. Karel. filiala AN SSSR = Transactions of the Karelian Branch AS of the USSR*. 1957;VII:5–14. (In Russ.)

Volkov A. D. (ed.). The Red Data Book of Karelia. Rare plants and animals in need of protection. Petrozavodsk: Kareliya; 1985. 182 p. (In Russ.)

Voronova T. G. Epiphytes of Scots pine. *Lesnye rastitel'nye resursy Karelii = Forest Plant Resources of Karelia*. Petrozavodsk: KB AS USSR; 1974. P. 106–107. (In Russ.)

Yakovlev E. B. Fruiting of fungi and seasonal activity of dipterous insects in pine and aspen young stands. Petrozavodsk: KB AS USSR; 1988. 67 p. (In Russ.)

Yakovlev E. B. Fruiting and damage of edible mushrooms in the forests of the Kivach Reserve. *Printsipy i metody ratsional'nogo ispol'zovaniya dikoras-tushchikh poleznykh rastenii = Principles and methods of rational use of wild useful plants*. Petrozavodsk: KB AS USSR; 1989. P. 147–162. (In Russ.)

Yakovlev E. B. Diptera of the Palearctic associated with fungi and myxomycetes. Petrozavodsk: KarRC RAS; 1995. 128 p. (In Russ.)

Yakovlev E. B. Mushrooms and insects associated with them in Petrozavodsk city parks. *Aquilo. Ser. Bot.* 1993;31:131–136.

Zaikova V. A., Kravchenko A. V., Boch M. S., Pokhil'ko A. A., Ronkonen N. I., Filippova L. N., Chekhonina M. V., Shubin V. I. Marianna Leontievna Ramenskaya – researcher of the vegetation cover of the North-West of the European part of Russia. *Floristicheskie issledovaniya v Karelii = Floristic Research in Karelia*. Iss. 2. Petrozavodsk: KarRC RAS; 1995. P. 7–19. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 06.05.2023; принята к публикации / accepted: 22.05.2023.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Кравченко Алексей Васильевич

канд. биол. наук, ведущий научный сотрудник

e-mail: alex.kravchen@mail.ru

Крышень Александр Михайлович

д-р биол. наук, директор ИЛ КарНЦ РАН, главный научный сотрудник лаборатории динамики и продуктивности таежных лесов

e-mail: kryshen@krc.karelia.ru

Предтеченская Ольга Олеговна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: opredt@krc.karelia.ru

Руоколайнен Анна Владимировна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: annaruo@krc.karelia.ru

Фадеева Маргарита Анатольевна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: fadeeva@krc.karelia.ru

CONTRIBUTORS:

Kravchenko, Alexey

Cand. Sci. (Biol.), Leading Researcher

Kryshen, Alexander

Dr. Sci. (Biol.), Director, Forest Research Institute KarRC RAS; Chief Researcher, Laboratory for Boreal Forest Dynamics and Productivity

Predtechenskaya, Olga

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Ruokolainen, Anna

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Fadeeva, Margarita

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

(требования к работам, представляемым к публикации
в «Трудах Карельского научного центра Российской академии наук»)

«Труды Карельского научного центра Российской академии наук» (далее – Труды КарНЦ РАН) публикуют результаты завершённых оригинальных исследований в различных областях современной науки: теоретические и обзорные статьи, сообщения, материалы о научных мероприятиях (симпозиумах, конференциях и др.), персоналии (юбилеи и даты, утраты науки), статьи по истории науки. Представляемые работы должны содержать новые, ранее не публиковавшиеся данные.

Статьи проходят обязательное рецензирование. Решение о публикации принимается редакционной коллегией серии или тематического выпуска Трудов КарНЦ РАН после рецензирования, с учётом научной значимости и актуальности представленных материалов. Редколлегия серий и отдельных выпусков Трудов КарНЦ РАН оставляет за собой право возвращать без регистрации рукописи, не отвечающие настоящим правилам.

При получении редакцией рукопись регистрируется (в случае выполнения авторами основных правил 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 электронная версия статьи, которую авторы вычитывают и заверяют.

Журнал имеет систему электронной редакции на базе Open Journal System (OJS), позволяющую вести представление и редактирование рукописи, общение автора с редколлегиями серий и рецензентами в электронном формате и обеспечивающую прозрачность процесса рецензирования при сохранении анонимности рецензентов (<http://journals.krc.karelia.ru/>).

Содержание выпусков Трудов КарНЦ РАН, аннотации и полнотекстовые электронные версии статей, а также другая полезная информация, включая настоящие Правила, доступны на сайтах – <http://transactions.krc.karelia.ru>; <http://journals.krc.karelia.ru>

Почтовый адрес редакции: 185910, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, КарНЦ РАН, редакция Трудов КарНЦ РАН. Телефон: (8142) 762018.

ПРАВИЛА ОФОРМЛЕНИЯ РУКОПИСИ

Статьи публикуются на русском или английском языке. Рукописи должны быть тщательно выверены и отредактированы авторами.

Объём рукописи (включая таблицы, список литературы, подписи к рисункам, рисунки) не должен превышать: для обзорных статей – 30 страниц, для оригинальных – 25, для сообщений – 15, для хроники и рецензий – 5–6. Объём рисунков не должен превышать 1/4 объёма статьи. Рукописи большего объёма (в исключительных случаях) принимаются при достаточном обосновании по согласованию с ответственным редактором.

При оформлении рукописи применяется полуторный межстрочный интервал, шрифт Times New Roman, кегль 12, выравнивание по обоим краям. Размер полей страницы – 2,5 см со всех сторон. Все страницы, включая список литературы и подписи к рисункам, должны иметь сплошную нумерацию в нижнем правом углу. Страницы с рисунками не нумеруются.

Рукописи подаются в электронном виде в формате MS Word в систему электронной редакции на сайте <http://journals.krc.karelia.ru> либо высылаются на e-mail: trudy@krc.karelia.ru, или же представляются в редакцию лично (г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, каб. 502).

Для публикации в выпусках серии «Математическое моделирование и информационные технологии» рукописи принимаются в формате .tex (LaTeX 2ε) с использованием стилевого файла, который находится по адресу <http://transactions.krc.karelia.ru/section.php?id=755>.

Обязательные элементы рукописи располагаются в следующем порядке:

УДК курсивом в левом верхнем углу первой страницы; заглавие статьи на русском языке полужирным шрифтом; инициалы и фамилии авторов на русском языке полужирным шрифтом; полное название и полный почтовый адрес организации – места работы каждого автора в именительном падеже на русском языке курсивом (если авторов несколько и работают они в разных учреждениях, следует отметить арабскими цифрами соответствие фамилий авторов аффилированным организациям; следует отметить звездочкой автора, ответственного за переписку, и указать в аффилиации его электронный адрес); аннотация на русском языке; ключевые слова на русском языке; указание источников финансирования выполненных исследований на русском языке.

Далее располагаются все вышеуказанные элементы на английском языке.

Текст статьи (статьи экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: **Введение. Материалы и методы. Результаты и обсуждение. Выводы** либо **Заключение**); благодарности; списки литературы на языке оригинала (**Литература**) и на английском языке (**References**); таблицы на русском и английском языках (на отдельных листах); рисунки (на отдельных листах); подписи к рисункам на русском и английском языках (на отдельном листе).

На отдельном листе дополнительные сведения об авторах: фамилии, имена, отчества всех авторов полностью на русском и английском языке; должности, ученые звания, ученые степени авторов; адрес электронной почты каждого автора; можно указать телефон для контакта редакции с авторами статьи.

ЗАГЛАВИЕ СТАТЬИ должно точно отражать ее содержание и состоять из 8–10 значащих слов.

АННОТАЦИЯ должна быть лишена вводных фраз, создавать возможно полное представление о содержании статьи и иметь объем не менее 200 слов. Рукопись с недостаточно раскрывающей содержание аннотацией может быть отклонена.

Отдельной строкой приводится перечень КЛЮЧЕВЫХ СЛОВ (как правило, не менее пяти). Ключевые слова или словосочетания отделяются друг от друга точкой с запятой, в конце точка не ставится.

Раздел «Материалы и методы» должен содержать сведения об объекте исследования с обязательным указанием латинских названий и сводок, по которым они приводятся, авторов классификаций и пр. Транскрипция географических названий должна соответствовать атласу последнего года издания. Единицы физических величин приводятся по Международной системе СИ. Желательна статистическая обработка всех количественных данных. Необходимо возможно точнее обозначать местонахождения (в идеале – с точным указанием географических координат).

Изложение результатов должно заключаться не в пересказе содержания таблиц и графиков, а в выявлении следующих из них закономерностей. Автор должен сравнить полученную им информацию с имеющейся в литературе и показать, в чем заключается ее новизна. На табличный и иллюстративный материал следует ссылаться так: на рисунки, фотографии и таблицы в тексте (рис. 1, рис. 2, табл. 1, табл. 2 и т.д.), фотографии, помещаемые на вкладышах (рис. I, рис. II). Обсуждение завершается формулировкой в разделе «Заключение» основного вывода, которая должна содержать конкретный ответ на вопрос, поставленный во «Введении». Ссылки на литературу в тексте даются фамилиями, например: Карху, 1990 (один автор); Раменская, Андреева, 1982 (два автора); Крутов и др., 2008 (три автора или более) либо первым словом описания источника, приведенного в списке литературы, и заключаются в квадратные скобки. При перечислении нескольких источников работы располагаются в хронологическом порядке, например: [Иванов, Топоров, 1965; Успенский, 1982; Erwin et al., 1989; Атлас..., 1994; Longman, 2001].

ТАБЛИЦЫ нумеруются в порядке упоминания их в тексте, каждая таблица имеет свой заголовок. Заголовки таблиц, заголовки и содержание столбцов, строк, а также примечания приводятся на русском и английском языках. Диаграммы и графики не должны дублировать таблицы. Материал таблиц должен быть понятен без дополнительного обращения к тексту. Все сокращения, использованные в таблице, поясняются в Примечании, расположенном под ней. При повторении цифр в столбцах нужно их повторять, при повторении слов – в столбцах ставить кавычки. Таблицы могут быть книжной или альбомной ориентации.

РИСУНКИ представляются отдельными файлами с расширением TIFF (*.TIF) или JPG. При первичной подаче материала в редакцию рисунки вставляются в общий текстовый файл. При сдаче материала, принятого в печать, все рисунки должны быть представлены в виде отдельных файлов в вышеуказанном формате. Графические материалы могут быть снабжены указанием желательного размера рисунка, пожеланиями и требованиями к конкретным иллюстрациям. На каждый рисунок должна быть как минимум одна ссылка в тексте. Иллюстрации объектов, исследованных с помощью фотосъемки, микроскопа (оптического, электронного трансмиссионного и сканирующего), должны сопровождаться масштабными линейками, причем в подрисуночных подписях надо указать длину линейки. Приводить данные о кратности увеличения необязательно, поскольку при публикации рисунков размеры изменятся. Крупномасштабные карты желательна приводить с координатной сеткой, обозначениями населенных пунктов и/или названиями физико-географических объектов и разной фактурой для воды и суши. В углу карты желательна врезка с мелкомасштабной картой, где обозначен представленный на основной карте участок.

ПОДПИСИ К РИСУНКАМ приводятся на русском и английском языках, должны содержать достаточную информацию для того, чтобы приводимые данные могли быть понятны без обращения к тексту (если эта информация уже не дана в другой иллюстрации). Аббревиации расшифровываются в подрисуночных подписях, детали на рисунках следует обозначать цифрами или буквами, значение которых также приводится в подписях.

ЛАТИНСКИЕ НАЗВАНИЯ. Названия таксонов рода и вида даются курсивом. Для флористических, фаунистических и таксономических работ при первом упоминании в тексте и таблицах приводится русское название вида (если такое название имеется) и полностью – латинское, с автором и желательным годом, например: водяной ослик (*Asellus aquaticus* (L., 1758)). В дальнейшем можно употреблять только русское название или сокращенное латинское без фамилии автора и года опубликования, например, для брюхоногого моллюска *Margarites groenlandicus* (Gmelin, 1790) – *M. groenlandicus* или для подвида *M. g. umbilicalis*.

СОКРАЩЕНИЯ. Разрешаются лишь общепринятые сокращения – названия мер, физических, химических и математических величин и терминов и т. п. Все прочие сокращения должны быть расшифрованы, за исключением небольшого числа общеупотребительных.

БЛАГОДАРНОСТИ. Располагаются после основного текста статьи отдельным абзацем, в котором авторы выражают признательность частным лицам, сотрудникам учреждений и организациям, оказавшим содействие в проведении исследований и подготовке статьи.

ИНФОРМАЦИЯ О КОНФЛИКТЕ ИНТЕРЕСОВ. При подаче статьи авторы должны раскрыть потенциальные конфликты интересов, которые могут быть восприняты как оказавшие влияние на результаты или выводы, представленные в работе. Если конфликт интересов отсутствует, следует об этом сообщить в отдельной формулировке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ следует оформлять по ГОСТ Р 7.0.5-2008. Источники располагаются в алфавитном порядке. Все ссылки даются на языке оригинала (названия на японском, китайском и других языках, использующих нелатинский шрифт, пишутся в русской транскрипции). Сначала приводится список работ на русском языке и на языках с близким алфавитом (украинский, болгарский и др.), а затем – работы на языках с латинским алфавитом. В списке литературы между инициалами авторов ставится пробел.

REFERENCES. Приводится отдельным списком, повторяя все позиции основного списка литературы. Библиографические записи источников оформляются согласно стилю Vancouver (см. примеры в ГОСТ Р 7.0.7-2021 и образцы ниже) и располагаются в алфавитном порядке. Заголовки русскоязычных работ приводятся на английском языке; для журналов и сборников, в которых размещены цитируемые работы, указывается параллельное английское наименование (при его наличии) либо русскоязычное наименование приводится в латинской транслитерации (вариант BSI) с переводом на английский язык. Прочие элементы библиографической записи приводятся на английском языке (русскоязычное название издательства транслитерируется). При наличии переводной версии источника в References желательным указать ее. Библиографические описания прочих работ приводятся на языке оригинала.

Для каждого источника обязательно указание DOI при его наличии; если приводится адрес интернет-страницы источника (URL), нужно указать дату обращения к ней.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ 1-Й СТРАНИЦЫ

УДК 577.125.8

СОДЕРЖАНИЕ МЕТАБОЛИТОВ ОКСИДА АЗОТА В КРОВИ ЗДОРОВЫХ ЛЮДЕЙ И ПАЦИЕНТОВ С АРТЕРИАЛЬНОЙ ГИПЕРТЕНЗИЕЙ, ИМЕЮЩИХ РАЗНЫЕ АЛЛЕЛЬНЫЕ ВАРИАНТЫ ГЕНОВ ACE (RS4340) И CYP11B2 (RS1799998)

Л. В. Топчиева^{1*}, О. В. Балан¹, В. А. Корнева², И. Е. Малышева¹

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

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

Аннотация на русском языке

Ключевые слова: артериальная гипертензия; оксид азота; индуцибельная синтаза оксида азота; ангиотензинпревращающий фермент; инсерционно-делеционный полиморфизм гена ACE; альдостеронсинтаза; ген CYP11B2

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

L. V. Topchieva^{1*}, O. V. Balan¹, V. A. Korneva², I. E. Malysheva¹. THE NITRIC OXIDE LEVEL IN THE BLOOD OF HEALTHY PEOPLE AND PATIENTS WITH ARTERIAL HYPERTENSION CARRYING DIFFERENT ALLELE VARIANTS OF THE ACE (RS4340) AND CYP11B2 (RS1799998) GENES

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

²Petrozavodsk State University (33 Lenin Ave., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia)

Аннотация на английском языке

Keywords: arterial hypertension; nitric oxide; inducible nitric oxide synthase; angiotensin-converting enzyme; insertion-deletion polymorphism of ACE genes; aldosterone synthase; CYP11B2 gene

Funding. The study was funded from the Russian federal budget through state assignment to KarRC RAS (0218-2019-0077).

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ТАБЛИЦЫ

Таблица 2. Ультраструктура клеток мезофилла листа в последствии 10-минутного охлаждения (2 °С) проростков или корней пшеницы

Table 2. Ultrastructure of leaf mesophyll cells after the exposure of wheat seedlings or roots to 10 min of chilling at 2 °C

Показатель Index	Контроль Control	Охлаждение проростков Seedling chilling	Охлаждение корней Root chilling
Площадь среза хлоропласта, мкм ² Chloroplast cross-sectional area, μm ²	10,0 ± 0,7	13,5 ± 1,1	12,7 ± 0,5
Площадь среза митохондрии, мкм ² Mitochondria cross-sectional area, μm ²	0,4 ± 0,03	0,5 ± 0,03	0,6 ± 0,04
Площадь среза пероксисомы, мкм ² Peroxisome cross-sectional area, μm ²	0,5 ± 0,1	0,5 ± 0,1	0,7 ± 0,1
Число хлоропластов на срезе клетки, шт. Number of chloroplasts in cell cross-section	9 ± 1	8 ± 1	10 ± 1
Число митохондрий на срезе клетки, шт. Number of mitochondria in cell cross-section	8 ± 1	8 ± 1	10 ± 1
Число пероксисом на срезе клетки, шт. Number of peroxisomes in cell cross-section	2 ± 0,3	2 ± 0,3	3 ± 0,4

Примечание. Здесь и в табл. 3: все параметры ультраструктуры измеряли через 24 ч после охлаждения.

Note. Here and in Tab. 3 all ultrastructure parameters were measured 24 h after chilling.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ПОДПИСИ К РИСУНКУ

Рис. 1. Северный точильщик (*Hadrobregmus confuses* Kraaz.)

Fig. 1. Woodboring beetle *Hadrobregmus confuses* Kraaz.

Рис. 5. Результаты изучения кристаллитов и демпферных зон в образце кварца из Дульдурги:

а – электронная микрофотография кварца; б – картина микродифракции, полученная для участка 1 в области кристаллитов; в – картина микродифракции, отвечающая участку 2 в области демпферных зон

Fig. 5. Results of the study of crystallites and damping zones in a quartz sample from Dulldurga:

а – electron microphotograph of the quartz sample; б – microdiffraction image of site 1 in the crystallite area; в – microdiffraction image corresponding to site 2 in the damping area

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ССЫЛОК В СПИСКАХ ЛИТЕРАТУРЫ

Ссылки на книги

Литература:

Вольф Г. Н. Дисперсия оптического вращения и круговой дихроизм в органической химии / Ред. Г. Снатцке. М.: Мир, 1970. С. 348–350.

Патрушев Л. И. Экспрессия генов. М.: Наука, 2000. 830 с.

Красная книга Республики Карелия / Ред. О. Л. Кузнецов. Белгород: Константа, 2020. 448 с.

Knorre D. G., Laric O. L. Theory and practice in affinity techniques / Eds. P. V. Sundaram, F. L. Eckstein. N. Y., San Francisco: Acad. Press, 1978. P. 169–188.

References:

Vol'f G. N. Optical rotatory dispersion and circular dichroism in Organic Chemistry. Moscow: Mir Publ.; 1970. P. 348–350. (In Russ.)

Patrushev L. I. Gene expression. Moscow: Nauka Publ.; 2000. 830 p. (In Russ.)

Kuznetsov O. L. (ed.). Red Data Book of the Republic of Karelia. Belgorod: Konstanta Publ.; 2020. 448 p. (In Russ.)

Knorre D. G., Laric O. L. Theory and practice in affinity techniques. N. Y., San Francisco: Acad. Press; 1978. P. 169–188.

Ссылки на статьи

Литература:

Викторов Г. А. Межвидовая конкуренция и сосуществование экологических гомологов у паразитических перепончатокрылых // Журнал общей биологии. 1970. Т. 31, № 2. С. 247–255.

Колосова Ю. С., Подболоцкая М. В. Популяционная динамика шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* Latr.) на Соловецком архипелаге: итоги 10-летнего мониторинга // Труды Русского энтомологического общества. 2010. Т. 81, № 2. С. 135–141.

Grove D. J., Loisesides L., Nott J. Satiation amount, frequency of feeding and emptying rate in *Salmo gairdneri* // J. Fish. Biol. 1978. Vol. 12, no. 4. P. 507–516.

Nartshuk E. P., Przhiboro A. A. A new species of *Incertella* Sabrosky (Diptera: Chloropidae) from the White Sea coast, Russian Karelia // Entomologica Fennica. 2009. Vol. 20, no. 1. P. 4–8. doi: 10.33338/ef.84453

References:

Viktorov G. A. Interspecific competition and coexistence ecological homologues in parasitic Hymenoptera. *Biology Bulletin Reviews*. 1970;31(2):247–255. (In Russ.)

Kolosova Yu. S., Podbolotskaya M. V. Population dynamics of bumblebees (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* Latr.) in the Solovetsky archipelago: results of 10-year monitoring. *Trudy Russ. entomol. obshchestva = Proceed. Russ. Entomol. Soc.* 2010;81(2):135–141. (In Russ.)

Grove D. J., Loisesides L., Nott J. Satiation amount, frequency of feeding and emptying rate in *Salmo gairdneri*. *J. Fish. Biol.* 1978;12(4):507–516.

Nartshuk E. P., Przhiboro A. A. A new species of *Incertella* Sabrosky (Diptera: Chloropidae) from the White Sea coast, Russian Karelia. *Entomologica Fennica*. 2009;20(1):4–8. doi: 10.33338/ef.84453

Ссылки на материалы конференций

Литература:

Марьинских Д. М. Разработка ландшафтного плана как необходимое условие устойчивого развития города (на примере Тюмени) // Экология ландшафта и планирование землепользования: Тезисы докл. Всерос. конф. (Иркутск, 11–12 сент. 2000 г.). Новосибирск, 2000. С. 125–128.

References:

Mar'inskikh D. M. Landscape planning as a necessary condition for sustainable development of a city (example of Tyumen). *Ekologiya landshafta i planirovanie zemlepol'zovaniya: Tezisy dokl. Vseros. konf. (Irkutsk, 11–12 sent. 2000 g.) = Landscape ecology and land-use planning: abstracts of all-Russian conference (Irkutsk, Sept. 11–12, 2000)*. Novosibirsk; 2000. P. 125–128. (In Russ.)

Ссылки на диссертации или авторефераты диссертаций

Литература:

Шефтель Б. И. Экологические аспекты пространственно-временных межвидовых взаимоотношений землероек Средней Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 23 с.

Лозовик П. А. Гидрогеохимические критерии состояния поверхностных вод гумидной зоны и их устойчивости к антропогенному воздействию: Дис. ... д-ра хим. наук. Петрозаводск, 2006. 481 с.

References:

Sheftel' B. I. Ecological aspects of spatio-temporal interspecies relations of shrews of Middle Siberia: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow; 1985. 23 p. (In Russ.)

Lozovik P. A. Hydrogeochemical criteria of the state of surface water in humid zone and their tolerance to anthropogenic impact: DSc (Dr. of Chem.) thesis. Petrozavodsk; 2006. 481 p. (In Russ.)

Ссылки на патенты

Литература:

Еськов Д. Н., Серегин А. Г. Оптико-электронный аппарат / Патент России № 2122745. 1998. Бюл. № 33.

References:

Es'kov D. N., Seregin A. G. Optoelectronic apparatus. Russian patent No. 2122745. 1998. Bull. No. 33. (In Russ.)

Ссылки на архивные материалы

Литература:

Гребенщиков Я. П. К небольшому курсу по библиографии: материалы и заметки, 26 февр. – 10 марта 1924 г. // ОР РНБ. Ф. 41. Ед. хр. 45. Л. 1–10.

References:

Grebenshchikov Ya. P. Brief course on bibliography: the materials and notes, Febr. 26 – March 10, 1924. *OR RNB*. F. 41. St. un. 45. L. 1–10. (In Russ.)

Ссылки на интернет-ресурсы

Литература:

Паринов С. И., Ляпунов В. М., Пузырев Р. Л. Система Соционет как платформа для разработки научных информационных ресурсов и онлайн-сервисов // Электрон. б-ки. 2003. Т. 6, вып. 1. URL: <http://www.elbib.ru/index.phtml?page=elbib/rus/journal/2003/part1/PLP/> (дата обращения: 25.11.2006).

References:

Parinov S. I., Lyapunov V. M., Puzyrev R. L. Socionet as a platform for development of scientific information resources and online services. *Elektron. b-ki = Digital library*. 2003;6(1). (In Russ.) URL: <http://www.elbib.ru/index.phtml?page=elbib/rus/journal/2003/part1/PLP/> (accessed: 25.11.2006).

Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences

No. 3, 2023

“ECOLOGICAL STUDIES” Series

TABLE OF CONTENTS

INTRODUCTION	5
HISTORY OF SCIENCE	
N. N. Nemova. THE MAIN RESEARCH AREAS OF THE SCIENCE SCHOOL IN ECOLOGICAL BIO-CHEMISTRY OF ANIMALS	6
A. F. Titov, N. M. Kaznina, T. G. Shibaeva. PLANTS UNDER STRESS (LEADING NATIONAL SCIENTIFIC SCHOOL ON ENVIRONMENTAL PHYSIOLOGY OF PLANTS)	26
O. L. Kuznetsov. MAJOR AREAS AND RESULTS OF RESEARCH BY THE KARELIAN SCHOOL OF MIRE SCIENCE	47
K. F. Tirronen, P. I. Danilov. DEVELOPMENT LINES AND RESULTS OF THE SCIENCE SCHOOL IN GAME ANIMAL ZOOLOGY AT THE INSTITUTE OF BIOLOGY OF THE KARELIAN RESEARCH CENTRE OF THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES	76
E. P. Ieshko, L. V. Anikieva, S. V. Bugmyrin. SCIENCE SCHOOL IN ECOLOGICAL PARASITOLOGY IN KARELIA	92
O. P. Sterligova, N. V. Ilmast. ICHTHYOLOGICAL AND HYDROBIOLOGICAL STUDIES IN KARELIA . . .	113
V. A. Ilyukha, N. N. Tyutyunnik, S. N. Kalinina. SCIENCE SCHOOL IN ANIMAL ECOLOGICAL PHYSIOLOGY AT THE INSTITUTE OF BIOLOGY OF THE KARELIAN RESEARCH CENTER RAS – FROM PRACTICAL TASKS TO THEORETICAL DEVELOPMENTS	125
A. V. Kravchenko, A. M. Kryshen, O. O. Predtechenskaya, A. V. Ruokolainen, M. A. Fadeeva. FLORISTIC RESEARCH AT THE FOREST RESEARCH INSTITUTE OF THE KARELIAN RESEARCH CENTRE RAS: TRADITIONS OF STUDYING THE SPECIES DIVERSITY OF PLANTS AND FUNGI	140
INSTRUCTIONS FOR AUTHORS	159

Научный журнал

**Труды Карельского научного центра
Российской академии наук**
№ 3, 2023

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

*Печатается по решению Ученого совета
Федерального исследовательского центра
«Карельский научный центр Российской академии наук»*

Выходит 8 раз в год

Издание зарегистрировано Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций
Регистрационная запись ПИ № ФС 77-72429 от 28.02.2018 г.

Редактор А. И. Мокеева
Компьютерная верстка Л. Э. Бюркланд

Подписано в печать 26.05.2023. Дата выхода 31.05.2023. Формат 60x84^{1/8}.
Печать офсетная. Уч.-изд. л. 18,5. Усл. печ. л. 19,3.
Тираж 120 экз. Заказ 762. Цена свободная

Учредитель и издатель: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук»
185910, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11

Оригинал-макет: Редакция научного издания «Труды КарНЦ РАН»

Типография: Редакционно-издательский отдел КарНЦ РАН
185030, г. Петрозаводск, пр. А. Невского, 50