

УДК 502.211 + 577.3 (470.1/2)

Фотохимические процессы в растениях на Севере и окружающая среда

П.А. Кашулин¹, Н.В. Калачева¹, Н.А. Артемкина², С.А. Черноус³

¹ Полярно-альпийский ботанический сад-институт КНЦ РАН

² Институт проблем промышленной экологии Севера

³ Полярный геофизический институт КНЦ РАН

Аннотация. Исследованы фотохимические процессы в индикаторных бореальных растениях, индуцированные солнечной радиацией и ее ультрафиолетовыми компонентами, в альпийских условиях Кольского Севера. Установлена высокая индуцирующая активность УФ-В компонент солнечной радиации, приводящая к более быстрому накоплению фенольных соединений в поверхностных тканях листьев индикаторных растений *Cucumis sativus*. С применением диаммониевой соли 2,2'-азино-бис(3-этилбензотиазолин-6-сульфоновой кислоты) измерена антиоксидантная активность полярных экстрактов фотоиндуцированных соединений у аборигенных хвойных видов *Pinus sylvestris* и *Picea obovata*. Показана её отчетливая зависимость от высотного пояса произрастания и степени освещения растений.

Abstract. Photochemical processes in indicator boreal plants induced by solar irradiation and their ultraviolet constituents have been investigated in alpine environment of the Kola North. The high inducible capacity for ambient UV-B components has been found out. The UV-B promotes more rapid plant phenols accumulation at surface foliage tissue of *Cucumis sativus* indicator plants. The antioxidant activity of the photoinduced compounds polar extracts accumulated in indigenous coniferous species *Pinus sylvestris*, *Picea obovata* were measured with diammonium salt of 2,2'-azino-bis(3-ethylbenzthiazoline-6-sulfonate) acid. The plant antioxidant capacity has been both belt vegetation altitude and ambient irradiation degree dependent.

1. Введение

Солнечная радиация (СР) и температура определяют северные границы ареалов бореальных и субарктических растений, влияют на процессы адаптации к суровым условиям окружающей среды и контролируют продуктивность северных экосистем. Внешнее ультрафиолетовое излучение и фотосинтетически активная радиация (ФАР) имеют ключевое значение в выборе их жизненной стратегии. С геофизической точки зрения доля ультрафиолетовой радиации в Субарктике мала по сравнению с умеренными и южными широтами. Однако здесь нередки значительные спорадические флуктуации ультрафиолетовой радиации, восприимчивость к которой для многих бореальных и субарктических растений повышена (Björn et al., 1997). Поэтому даже непродолжительное действие жесткого ультрафиолета В (УФ-В) может быть далеко не безразличным для северных экосистем. Слабые, кратковременные коротковолновые ЭМ излучения и низкие дозы УФ-В могут влиять на жизненную стратегию некоторых субарктических видов. Внезапный рост УФ-В компонент в виде флуктуаций СР или их плавный подъем, обусловленный высотной зональностью, может оказывать заметное физиологическое действие на фотовоспринимающие системы организмов. Большая роль в рецепции коротковолновых сигналов внешней среды и характере последующих физиологических ответов принадлежит фитохромным и криптохромным регулирующим системам растения.

Частота значительных флуктуаций СР в УФ части спектра и ФАР в последние десятилетия возросла, что может быть обусловлено глобальными климатическими изменениями и другими процессами в атмосфере Земли или же нестационарными динамическими процессами в конвективной зоне Солнца. Одной из возможных причин являются понижения содержания стратосферного озона, с недавнего времени регистрируемые и в Арктике (Hansen et al., 1997; Shindell et al., 1998).

К числу важнейших неспецифических адаптивных механизмов растений по отношению к деструктивному фотодинамическому действию СР являются системы антиоксидантной защиты, фотозависимые гены и сопряженные с ними ферменты, ответственные за индуцируемый светом синтез защитных соединений. Они включают биохимические процессы синтеза *de novo* разнообразных фенольных и других соединений, которые обладают антиоксидантными свойствами и способны экранировать фоточувствительные структуры нижележащих клеток растения.

Нами исследовано индуцированное накопление биологически активных веществ некоторыми индикаторными бореальными видами растений и их антиоксидантные свойства, приобретенные ими в разных экосистемах.

2. Материалы и методы

Для оценки эффективности индуцирующей способности солнечной радиации по отношению к биосинтезу новых биохимических соединений в растениях использовали образцы местных экотипов хвойных древесных видов *Pinus sylvestris* и *Picea obovata* и модельные растения *Cucumis sativus*, сорта "Буряк". В последнем случае растения выращивали до шести первых настоящих листьев в лабораторных условиях закрытого грунта при отсутствии внешней, солнечной радиации (контроль). В опытах часть растений подвергали экспозиции СР на фиксированное время в определенные часы суток. После чего анализировали появление новых фотоиндуцированных соединений, измеряя спектры поглощения на двулучевом спектрофотометре (UV 2401 "Shimadzu") этанольных экстрактов облученных гомогенизированных листьев в диапазоне длин волн 250-450 нм. Параллельно измеряли интенсивность ФАР и УФ радиации в абсолютных величинах с учетом двух компонент УФ-А и УФ-В на дозиметре *Eldonet* (Полярный геофизический институт КНЦ РАН, г. Апатиты).

В случае хвойных видов использовали поверхностные покровные структуры ствола, содержащие главным образом кору. Антиоксидантные свойства растительных экстрактов оценивали измерением их антирадикальной активности (АРА) *in vitro* с применением искусственных генераторов свободных радикалов. В качестве последних использовали радикалы $ABTS^{\cdot+}$, формирующиеся в водном растворе диаммониевой соли 2,2'-азино-бис(3-этилбензотиазолин-6-сульфоновой кислоты), "Aldrich", США, в присутствии 0,15 М персульфата калия "Fluka" ФРГ. В качестве меры АРА использовали относительное снижение оптической плотности раствора $ABTS^{\cdot+}$ около 732 нм, вызванное добавлением исследуемого антиоксиданта. Измеренные значения АРА выражали в международных единицах измерения антиоксидантной активности ТЕАС (trolox equivalent antioxidant capacity), т.е. эквивалентной активности тролокса (6-гидроксил-2,5,7,8,- тетраметилхроман-2-уксусной кислоты) "Aldrich".

3. Фотозависимые изменения коры и ассимилирующих органов хвойных видов

Для первичной оценки влияния СР на накопление фенольных соединений в коре деревьев и исключения влияния возможных других индуцирующих факторов среды были использованы образцы коры открытых стволов хвойных видов, полученные с разных сторон одного и того же дерева. При сравнении обнаружено различие в накоплении поверхностных фенольных соединений в разных участках ствола *Pinus sylvestris*, отличающихся по уровню экспозиции к радиации. Образцы из высечек коры с южной стороны дерева накапливали больше фенольных соединений, поглощающих в области 275 ÷ 400 нм, чем более закрытые образцы его северной части, рис. 1.

Изменение высоты места произрастания и степени экспозиции также оказывало влияние на содержание фенольных соединений в коре старовозрастных деревьев местных экотипов ели *Picea obovata*, рис. 2.

В более освещенных образцах старовозрастных деревьев, произрастающих на высотном пределе ареала, обнаружено появление новых соединений фенольной природы, поглощающих в ультрафиолетовом диапазоне около 262 нм и 310 нм, на это указывает появление полос в дифференциальных спектрах поглощения (рис. 2). В данном случае проводили сравнение с контрольными образцами деревьев, произрастающих в более затененных условиях горной долины.

4. Антирадикальные свойства фотоиндуцированных соединений

К числу важнейших неспецифических адаптивных механизмов растений по отношению к деструктивному фотодинамическому действию являются системы антиоксидантной защиты, активируемые сильным облучением. Участвуя в фотозависимом синтезе *de novo* разнообразных фенольных соединений, обладающих антиоксидантными свойствами и способных экранировать фоточувствительные структуры нижележащих клеток растения, они относятся к системам раннего предупреждения индуцированной генерации свободных

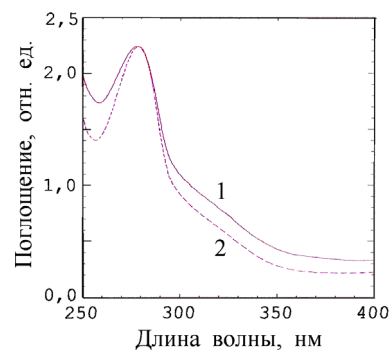


Рис. 1. Спектры поглощения полярных экстрактов двух образцов коры южной (1) и северной (2) сторон одного дерева *Pinus sylvestris*

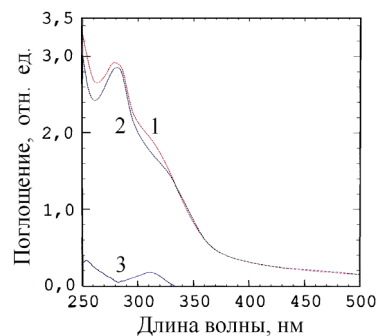


Рис. 2. Спектры поглощения (1, 2) и дифференциальный спектр (3) экстрактов коры деревьев *Picea obovata*, произрастающих в разных высотных поясах Хибинских гор, долина Вудъяврчорр

радикалов. Помимо этого многие из них могут выступать в роли эффективных перехватчиков уже образовавшихся свободных радикалов *in situ* и *in vitro* (Virgili et al., 1998). Фенольные кислоты, полифенолы и флавоноиды состоят из одного или более ароматических колец, несущих одну или несколько гидроксильных групп и, следовательно, потенциально способны тушить свободные радикалы, формируя резонансно-стабилизированные феноксил-радикалы. А флавоноидные свободные радикалы могут быть восстановлены аскорбиновой кислотой по схеме Такахамы – Оники (Takahama, Oniki, 2000).

Нами исследовано накопление фенольных соединений аборигенными хвойными лесообразующими видами и относительная антиоксидантная способность их биологически активных компонент в зависимости от экологических условий окружающей среды их произрастания.

Антиоксидантные свойства растительных экстрактов оценивали измерением их антирадикальной активности (АРА) *in vitro* с применением искусственных генераторов свободных радикалов. В основу метода положена реконструкция *in vitro* устойчивой высоко-радикальной водной среды, в которой генерируются долгоживущие свободные радикалы $ABTS^{\cdot+}$. С этой целью использовали диаммониевую соль 2,2'-азино-бис(3-этилбензотиазолин-6-сульфоновой кислоты), "Aldrich", США, рис.3. Кроме того, накопление УФ-В экранирующих соединений контролировали спектрофотометрически.

Измеренные значения АРА выражали в международных единицах измерения антиоксидантной активности ТЕАС (trolox equivalent antioxidant capacity) водорастворимого аналога токоферола тролокса (табл. 1).

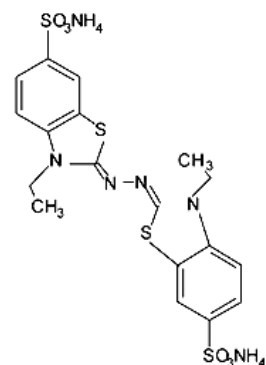


Рис. 3. Структурная формула диаммониевой соли 2,2'-азино-бис(3-этилбензотиазолин-6-сульфата)

Таблица 1. Сравнительная перехватывающая способность образцов по отношению к $ABTS^{\cdot+}$ -радикалу

Исследуемый образец	Степень экспозиции к солнечной радиации	ТЕАС, мМ тролокса/г а. с. м.
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	Предгорная долина, ○●	1.4
	Предгорная долина, ☼	1.5
	Высота 450-500 м, ○●	1.7
	Высота 450-500 м, ☼	4.1
	Горная тундра, ○	1.3
<i>V. vitis-idaea</i> L.	Предгорная долина, ☼	2.8
<i>V. uliginosum</i> L.		2.6
<i>Arnica montana</i> L.	Равнина, искусственный агрофитоценоз, ☼	0.99
<i>Rhodiola rosea</i> L.		6.8
<i>Rh. linearifolia</i> A. Boriss.		1.7
<i>Aspalathus linearis</i> L. Ройбуш, "Forsman", Финляндия	Искусственный агрофитоценоз, ☼	0.94

☼ – полностью открытая местность, ○ – частично открытая, ○● – частично затененная

Для сравнения приведены полученные нами значения АРА спиртового экстракта *Aspalathus linearis* L., полученного из фиточая "Ройбуш", фирмы "Forsman", Финляндия. Препараты *A. linearis* широко известны на международном рынке растительных биологически активных веществ, их рассматривают как универсальный стандарт натуральных антиоксидантов. Образцы местных диких и культурных хозяйственно-ценных растений не уступали в АРА коммерческим препаратам. В полярных экстрактах, представляющих собой спиртовое извлечение растений, экстрагируемое 70 % этанолом из *V. myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum*, произрастающих в разных фитоценозах Хибинских гор: ельнике зеленомошном горной долины, березовом криволесье и редколесье, переходящем в горную тундру, обнаружена высокая АРА, зависящая от уровня освещения и экологического микроокружения. В целом, в лесном поясе выявлена тенденция роста АРА образцов растений с ростом высоты места их произрастания и степени экспозиции к солнечной радиации.

На рис. 4 показаны результаты характерного опыта по сравнению относительной антиоксидантной активности препаратов коры старовозрастных деревьев, произрастающих в разных высотных поясах Хибинских гор и в разных экологических условиях, отличающихся по уровню инсоляции. Образцы, полученные из более освещенных растений, проявляли более высокую АРА. Помимо различия в уровне АРА, спектрофотометрический анализ указывает и на качественно различный состав фенолов у образцов.

В результате анализа была выявлена относительно высокая АРА экстрактов аборигенных лесообразующих хвойных и кустарничковых вересковых видов, отчетливо зависящая от экологических условий произрастания.

Таким образом, показана антиоксидантная активность препаратов аборигенных и хозяйственно-ценных растений Кольской Субарктики, обусловленная условиями окружающей среды. Обнаружена высокая АРА экстрактов лесообразующих хвойных и кустарничковых вересковых видов, зависящая от экологических условия произрастания. Рост АРА препаратов коры и фотосинтезирующих органов монтанных экотипов ели *Picea obovata* с увеличением высоты места произрастания и уровнем их освещения обусловлен фотозависимым накоплением новых фенольных соединений, имеющих адаптивное значение.

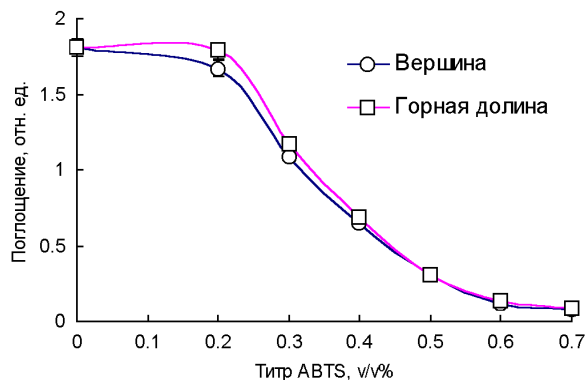


Рис. 4. Тушение катион-радикала ABTS⁺⁺ экстрактами коры деревьев *Picea obovata*, произрастающих в разных высотных поясах Хибинских гор

5. Физиологическая роль ультрафиолета в устойчивости растений

Фенольные соединения растений играют большую роль в системах химической адаптации на Севере. Однако устойчивость некоторых интродуцированных диких видов, а также хозяйственно-ценных и культурных видов, используемых человеком, оказывается недостаточной. Тем не менее, в целом ряде случаев оказывается возможным повысить как общую неспецифическую, так и вертикальную устойчивость растений к специализированным патогенам путем искусственной модификации их фенольного пула. Это направление является быстро развивающимся и перспективным в современной биотехнологии, сельском хозяйстве и растительной фармакологии (Arcas et al., 2000).

Как было недавно обнаружено (Kondo, Kawashima, 2000), растения *Cucumis sativus* отличаются высокой скоростью физиологического ответа на УФ облучение и индуцированного накопления фенольных соединений. Возможны ли подобные реакции в географических условиях Кольского Севера с более низким уровнем внешней радиации, было неясно. В связи с этим нами было проведено исследование влияния естественного УФ излучения на экспериментальные растения летом 2006 г. Одновременно проводился мониторинг спектрального состава и абсолютных значений СР на базе дозиметра *Eldonet* (Полярный геофизический институт КНЦ РАН). В качестве объектов использовали культурные злаки и окультуренные виды *Cucumis sativus*, сорто-образец F1 "Буран".

Растения предварительно выращивали в обычных лабораторных условиях при искусственном освещении без доступа естественной СР и ультрафиолета. Во время опытов образцы растений в предгенеративной стадии подвергали экспозиции СР в разные часы суток и анализировали индуцированное накопление фенольных соединений. В качестве варианта опыта использовали искусственные источники УФ радиации с интенсивностью потока фотонов в диапазонах длин волн: ФАР – 0.54 Вт·м⁻², в диапазоне УФ-А – 0.21 Вт·м⁻², в диапазоне УФ-В – 0.057 Вт·м⁻².

Экспозиция опытных растений *C. sativus* в условиях СР, предварительно культивируемых в условиях закрытого грунта, приводила к быстрому накоплению фенольных соединений, поглощающих УФ излучение в спектральном диапазоне около 260 нм и 320 нм, со скоростью около 0.1 единиц оптической плотности (ОП) в час.

На рис. 5 показана запись параметров СР для безоблачного солнечного дня 14 июня 2006 г., её общий вид характерен и для других безоблачных летних дней. Как видно из рисунка, в интервале 12-13 ч по местному времени происходит рост относительного вклада УФ-В компоненты. В послеполуденные часы спектр характеризовался максимальной интенсивностью коротковолновых компонент. В эти же часы с 12.30 до 15.00 происходило наиболее быстрое накопление в тканях листа *C. sativus* УФ-экранирующих соединений в области 300 нм. Для облученных растений характерно появление полос около 434.80 нм, 381.00 нм и 330.80 нм.

Анализ состава проводили через сутки после облучения, в период наиболее высокого содержания индуцированных соединений. Фенольные соединения начинали аккумулироваться после 6 ч с начала облучения, достигая максимума в первые сутки, затем снижались до контрольного уровня. Таким образом, рост содержания фенольных соединений может давать вклад в усиление фильтрующего УФ-В эффекта в растениях только на короткий период. В работе (Kondo, Kawashima, 2000) их накопление происходило быстро в сравнении с индукцией антиоксидантных ферментов, в то же время

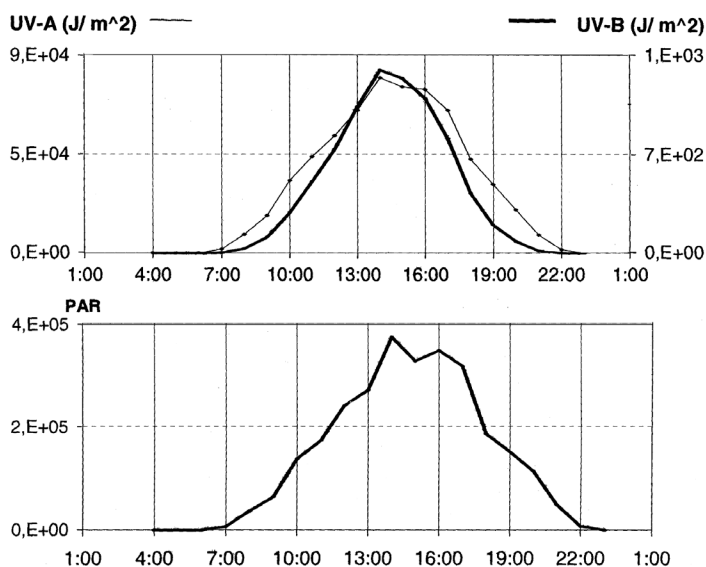


Рис. 5. Спектр солнечной радиации в УФ диапазоне и ФАР от 14 июня 2006 г. в Апатитах, показано местное московское время (LT).

Верхняя панель:
УФ-А (ультрафиолет А) – тонкая линия;
УФ-В (ультрафиолет В) – жирная линия.

Нижняя панель:
ФАР (фотосинтетически активная радиация)

Рис. 6. Влияние солнечной радиации на накопление фенольных соединений в листьях *Cucumis sativus*. Спектры поглощения водно-спиртовых экстрактов растений, облученных в интервалах от 10.00 ч до 12.30 ч (2) и от 10.00 ч до 15.00 ч LT (3), соответственно. (1) – спектр образцов растений, выращенных в условиях, исключающих УФ радиацию (контроль)

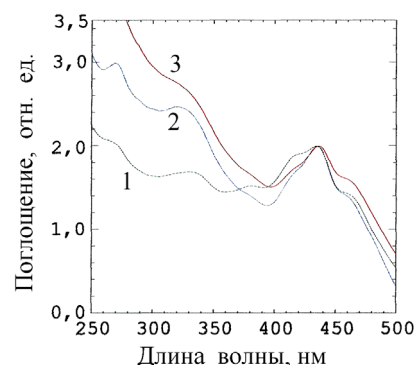


Таблица 2. Изменение спектрального состава солнечной радиации 14.06.2006 и накопление в листьях растения *Cucumis sativus* УФ-экранирующих фенольных соединений, поглощающих около 310 нм

Местное время	Спектральные параметры солнечной радиации			Содержание в-в, поглощающих в УФ-В диапазоне
	УФ-В/УФ-А	УФ-В/ФАР	УФ-А/ФАР	
10:00	$8,3 \cdot 10^{-3}$	$2,2 \cdot 10^{-3}$	$2,6 \cdot 10^{-1}$	1,3
13:00	$1,2 \cdot 10^{-2}$	$2,8 \cdot 10^{-3}$	$2,3 \cdot 10^{-1}$	1,7
14:00	$1,2 \cdot 10^{-2}$	$2,5 \cdot 10^{-3}$	$2,1 \cdot 10^{-1}$	1,8
УФ Искусств.	$2,7 \cdot 10^{-1}$	$1,0 \cdot 10^{-1}$	$3,9 \cdot 10^{-1}$	1,05
Контроль	Нет	Нет	Нет	1,00

когда уровень фенольных соединений начинал снижаться, активность антиокислительных ферментов начинала расти. Можно предполагать, что ранняя аккумуляция фенольных соединений и их функция как УФ фильтров и перехватчиков свободных радикалов может быть замедлена необходимостью индукции антиокислительных ферментов. В работе (Rao et al., 1996) было показано, что активность антиокислительных ферментов у дефицитного по флавоноидам мутанта арабидопсиса *tt5* была усилена раньше, чем у дикого типа растений LER в ответ на облучение УФ-В радиацией.

Сходные ответы на СР наблюдали у индикаторных видов культурных злаков. Экспозиция в условиях УФ радиации растений пшеницы приводила к накоплению фенольных соединений, поглощающих около 331.2 нм и 269 нм, а также перераспределение максимумов поглощения трехвершинной полосы флавин-содержащих соединений. Эффективность накопления фенольных соединений убывала в ряду: пшеница, рожь, ячмень, овес. Более холодоустойчивые злаки обладают более высокой конституционной устойчивостью к УФ-В, а менее холодоустойчивые – индуцибельной.

Качественно отличающиеся ответы растений обнаружены при использовании искусственных УФ источников. Для ламп с интенсивностью потока фотонов в диапазонах длин волн: ФАР – $0.54 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}$, в диапазоне УФ-А – $0.21 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}$, в диапазоне УФ-В – $0.057 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}$, было обнаружено появление новых соединений в клетках растений ржи, поглощающих около 305 нм, у пшеницы около 250, 295 и 325 нм, а

также перераспределение максимумов, характеризующих поглощение флавиновых соединений и каротиноидов. Появление новых компонент отмечали, начиная с 2-х час экспозиции. Двухчасовое облучение почек местных интродуцированных образцов древесных видов *Populus suaveolens* Fisch данным источником индуцировало появление компонент с максимумами поглощения около 288,2 и 260,2 нм.

6. Заключение

Таким образом, оптические и геофизические свойства атмосферы Кольского Севера, характерный для данной местности уровень УФ радиации в летний сезон обеспечивают отчетливо регистрируемую физиолого-биохимическую реакцию разных видов растений. Коротковолновые компоненты СР заметно ускоряют кинетику накопления фенольных соединений и в то же время, вероятно, недостаточно высоки, чтобы вызвать заметные фотодеструктивные процессы. Эффективной защите от возможных вторичных разрушительных последствий на уровне хлоропластов и других клеточных структур, вызванных синглетным кислородом и другими формами активированного кислорода, продуцируемыми при сильном УФ освещении, способствует высокая антирадикальная активность фотоиндуцированных соединений в северных растениях.

Ранее проведенный анализ фенольных соединений полярных экстрактов коры *Pinus sylvestris* L. выявил более 20 фенольных компонент, характерных для родового комплекса, в том числе флавоноидные соединения, преимущественно производные катехина в мономерной и в олигомерных формах (Кашулин и др., 2005а). В количественном отношении преобладали катехины и эпикатехины, выявлены оксибензойная, ванилиновая, сиреневая, *n*-кумаровая, феруловая и кофейная кислоты, а также флавоноиды: дигидрокверцетин, дигидрокемпферол, кверцетин, кемпферол. Содержание суммы флавоноидов в хвое аборигенных экотипов *Pinus sylvestris*, произрастающих в предгорной долине и в альпийском поясе Хибин, 350-400 м над ур. м. составило 1,3 и 0,93 % а.с.в. Изученные хвойные породы, аборигенные или интродуцированные из разных резидентных ареалов обитания характеризуются биологически значимым содержанием флавоноидов.

Исследования состава фенольных соединений полярных экстрактов в *P. sylvestris* (Кашулин и др., 2005а; б) и *P. abies* (L.) Karst. (Артемкина, Роцин, 2004) показали, что эти виды могут рассматриваться как перспективные источники получения биологически активных веществ, обладающих антиоксидантными и радиопротекторными свойствами.

Литература

- Arcas M.C., Botia J.M., Ortuño A.M., Del Rio J.A. UV irradiation alters the level of flavonoids involved in the defence mechanism of *Citrus aurantium* fruits against *Penicillium digitatum*. *European J. Plant Pathol.*, v.106, p.617-622, 2000.
- Björn L.O., Callaghan T.V., Gehrke C. Effects on subarctic vegetation of enhanced UV-B radiation. In: *Plants and UV-B: responses to environmental change*. Cambridge, Cambridge University Press, p.233-246, 1997.
- Hansen G., Svenoe T., Chipperfield M.P., Dahlback A., Hoppe U.P. Evidence of substantial ozone depletion in winter 1995/96 over Northern Norway. *Geophys. Res. Lett.*, v.24, p.799-802, 1997.
- Kondo N., Kawashima M. Enhancement of the tolerance to oxidative stress in cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings by UV-B irradiation: Possible involvement of phenolic compounds and antioxidative enzymes. *J. Plant Res.*, v.113, p.311-317, 2000.
- Rao M.V., Paliyah G., Ormrod D.P. Ultraviolet-B- and ozone-induced biochemical changes in antioxidant enzymes of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol.*, v.110, p.125-136, 1996.
- Shindell D.T., Rind D., Lonergan P. Increased polar stratospheric ozone losses and delayed eventual recovery owing to increasing greenhouse-gas concentrations. *Nature*, v.392, p.589-592, 1998.
- Takahama U., Oniki T. A peroxidase/phenolics/ascorbate system can scavenge hydrogen peroxide in plant cells. *Plant Physiol.*, v.101, p.845-852, 1997.
- Virgili F., Kobuchi H., Packer L. Procyanidins extracted from *Pinus maritime* (Pycnogenol): Scavengers of free radical species and modulators of nitrogen monoxide metabolism in activated murine RAW 264.7 macrophages. *Free Radic. Biol. Med.*, v.24, p.1120-1129, 1998.
- Артемкина Н.А., Роцин В.И. Экстрактивные вещества хвои и побегов *Picea abies* (L.) Karst. *Раст. ресурсы*, т.41, вып. 3, с.77-86, 2004.
- Кашулин П.А., Калачева Н.В., Жиров В.К. Фенолы растений, флавоноиды и окружающая среда. *Апатиты, К&М*, 150 с., 2005б.
- Кашулин П.А., Калачева Н.В., Артемкина Н.А., Костюк В.И. Исследование биологической активности экстрактов хвойных субарктического ареала. *СПб., Фитофарм-2005*, с.426-430, 2005а.