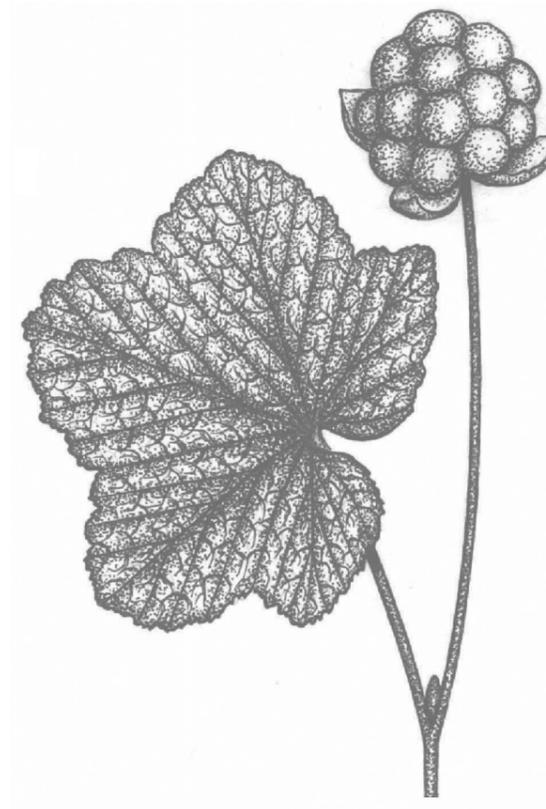




РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

**XII съезд**



**ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ  
ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ  
В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА**

ЧАСТЬ 6

Петрозаводск  
2008

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО  
ОТДЕЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК  
КАРЕЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РАН  
САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РАН  
ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ



**XII** СЪЕЗД  
РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

**ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ  
ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ  
В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА**

**МАТЕРИАЛЫ ВСЕРОССИЙСКОЙ КОНФЕРЕНЦИИ  
(Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.)**

**Часть 6**

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ  
ИНТРОДУКЦИЯ РАСТЕНИЙ**

ПЕТРОЗАВОДСК  
2008

УДК 58

**ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА:** Материалы всероссийской конференции (Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.). Часть 6: Экологическая физиология и биохимия растений. Интродукция растений. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. 392 с.

ISBN 978-5-9274-0329-5

В 6 книгах представлены материалы Всероссийской научной конференции «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века», проведенной в рамках XII съезда Русского ботанического общества. Их содержание отражает состояние современной ботанической науки в России. Распределение материалов по 17 секциям проведено программным комитетом с учетом мнения авторов. Материалы каждой секции являются фактически самостоятельными сборниками статей, и все они в свою очередь сгруппированы в 6 частей. Часть 1 – «Структурная ботаника», «Эмбриология и репродуктивная биология». Часть 2 – «Альгология», «Микология», «Лихенология», «Бриология». Часть 3 – «Молекулярная систематика и биосистематика», «Флора и систематика высших растений», «Палеоботаника», «Культурные и сорные растения», «Ботаническое ресурсосведение и фармакогнозия», «Охрана растительного мира». Часть 4 – «Сравнительная флористика», «Урбанофлора». Часть 5 – «Геоботаника». Часть 6 – «Экологическая физиология и биохимия растений», «Интродукция растений».

*Редакционная коллегия:*

Алексеева-Попова Н.В., Арнаутова Е.М., Гамалей Ю.В., Маслова Т.Г.,  
Марковская Е.Ф., Паутова И.А., Прохоров А.А., Семихатова О.А.,  
Слемнев Н.Н., Сысоева М.И., Тимофеева В.В., Чеботарева К.Е

*Съезд и Конференция проведены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, Президиума РАН, Отделения биологических наук РАН, Санкт-Петербургского научного центра РАН, Карельского научного центра РАН*

ISBN 978-5-9274-0329-5

© Карельский научный центр РАН, 2008  
© Коллектив авторов, 2008

**СЕКЦИЯ**  
**ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ**  
**ФИЗИОЛОГИИ И БИОХИМИИ**



БИОГЕОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ ЛОКАЛЬНЫХ ФЛОР ПОЛЯРНОГО УРАЛА,  
ОТЛИЧАЮЩИХСЯ ПО ВИДОВОМУ БОГАТСТВУ

Алексеева-Попова Н.В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Многочисленные наблюдения ботанико-географов и флористов давно обнаружили своеобразие флоры на разных типах материнских горных пород. Специфичность флоры и растительности на карбонатных породах отмечалась для различных зон и областей и ей посвящены многочисленные работы (Calcium..., 2003), более резко она проявляется в холодных, избыточно влажных областях, особенно в Гипоарктике (Юрцев, Петровский, 1971). Целым рядом характерных особенностей обладает серпентинитовая флора на ультраосновных породах, например, совместным произрастанием базифитов и ацидофитов, она изучается в разных климатических зонах от тропической до тундровой (Игошина, 1966; Proctor, Nagy, 1992;).

Проблема влияния геохимических условий произрастания на флористический состав растительного покрова находилась в сфере разносторонних научных интересов Б.А. Юрцева. По его инициативе и при непосредственном участии проводилось изучение растительности и ее биогеохимических особенностей в южных гипоарктических тундрах Чукотского полуострова на карбонатных и кислых горных породах (Алексеева-Попова и др. 1994), в бассейне р. Анадырь на ультраосновных и кислых породах (Дроздова, Юрцев, 1995; Дроздова, Алексеева-Попова, 1999), а также на Полярном Урале на ультраосновных, карбонатных и кислых горных породах (Юрцев и др., 2004; Дроздова, 2005; Kataeva et al., 2004; Proctor et al., 2005).

Именно на Полярном Урале с ярко выраженным литологическим разнообразием представилась уникальная возможность изучения в узком географическом районе изменчивости флоры в разнообразных геохимических условиях. В подзоне гипоарктических тундр в контрастных геохимических условиях исследованы 4 локальные флоры: на ультраосновных горных породах перидотитах – ЛФ оз. Верхняя Хойла и на дунитах ЛФ в долине р. Макара-Рузь; на карбонатных породах ЛФ ручья Развильный в бассейне р. Б. Пайпудына, на кислых и средних метаморфических породах ЛФ пос. Полярный в бассейне р. Соби (Юрцев и др., 2001). Сопоставление в одном районе 4 локальных флор позволило выявить различия богатства флор и их видового состава. Найдено увеличение видового разнообразия в локальной флоре с преобладанием карбонатных пород (211 видов) и резкое снижение на ультраосновных (130 – в районе оз. В.Хойла, 98 – в бассейне р. Макара-Рузь) по сравнению с кислыми породами (190 видов – пос. Полярный). На основании определения активности видов Б.А. Юрцев выделил группы видов по их отношению к типу горных пород:

- кальцефиты (43 вида), встречающиеся только в карбонатных флорах, отсутствующие на гипербазитах и кислых породах (*Carex sabyensis*, *Salix recurvigemma*, *Dryas punctata*, *Bromus vogulicus*, *Saxifraga tenuis*, *S. oppositifolia*, *Senecio resedifolius*, и др.
- облигатные ацидофиты (11 видов), отсутствующие на серпентинитах и карбонатных породах: *Salix nummularia*, *Oxycoccus microcarpus*, *Saxifraga aestivalis*, *Nardosmia laevigata*, *Senecio congestus* и др.
- виды специфичные для ультраосновных ландшафтов Полярного Урала (в данном районе) (9): *Asplenium viride*, *Koeleria asiatica*, *Thlaspi cochleariforme*, *Alyssum obovatum*, *Cochlearia arctica*, *Artemisia borealis* и др.
- виды активные на серпентинитах, вне их менее или низко активные (12): *Deschampsia glauca*, *Carex rupestris*, *C. melanocarpa*, *Salix arctica*, *Dianthus repens*, *Minuartia arctica*, *Saxifraga spinulosa*, *Senecio tundricola* и др.
- амфитолерантные виды, весьма активные как на серпентинитах, так и на осадочных и метаморфических породах, среди них – фоновые зональные виды, в том числе *Dryas octopetala ssp. subincisa*, *Betula nana*, *Carex bigelowii subsp. arctisibirica*.
- виды-серпентинофобы (15), которые отсутствуют на серпентинитах, но обычны или даже часто встречаются на карбонатных и кислых породах: *Sibbaldia procumbens*, *Tanacetum bipinnatum*, *Hierochloa odorata*, *Salix reticulata*, *Hedysarum arcticum* и др.

Сравнение ЛФ выявило также изменение таксономической структуры на уровне семейств. Наиболее четкие различия наблюдаются между ЛФ на ультраосновных горных породах (В. Хойла и Макара-Рузь) и двумя другими ЛФ. В ЛФ на известняках, особенно по сравнению с ультраосновными породами, происходит усиление роли семейств *Saxifragaceae*, *Ranunculaceae*, *Cyperaceae*, *Rosaceae* и др. и ослабление роли *Caryophyllaceae* и др. Кроме того, в ЛФ на ультраосновных массивах происходит выпадение целого ряда семейств (Юрцев и др., 2001).

Для изучения причин столь резких изменений ЛФ на ультраосновных и карбонатных горных породах по сравнению с кислыми породами было предпринято биогеохимическое изучение особенностей видов ЛФ. Содержание К, Са, Mg, Fe, Mn, Zn, Cu, Ni, Cr в растениях и почвах было определено атомно-абсорбционным методом.

На 207 видах сосудистых растений показаны изменения минерального состава видов в контрастных геохимических условиях. Наиболее резкие различия проявляются в уровне Ca и Mg (Рис.1). На ультраосновных породах содержание Ca в растениях в среднем вдвое ниже, чем на кислых породах, при этом наблюдается усиленная аккумуляция Mg, превышающая таковую на всех других типах горных пород. Эти изменения коррелируют с уровнем в почве обменных форм этих катионов и отражают неблагоприятное для растений соотношение Ca/Mg.

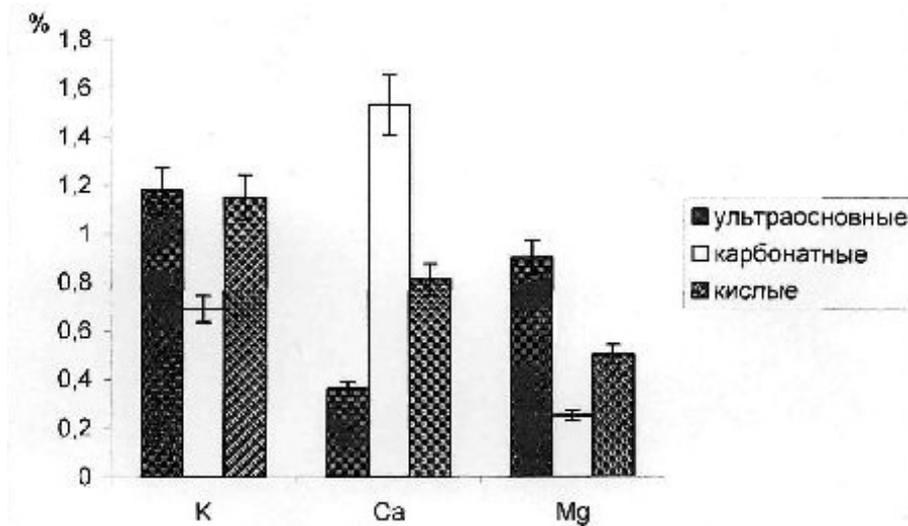


Рис. 1. Среднее содержание макроэлементов в растениях на разных типах горных пород

На карбонатных породах среднее содержание Ca в растениях на 90% выше по сравнению с растениями на кислых породах и в 4,2 раза выше по сравнению с ультраосновными. Амфитолерантные виды характеризуются широким диапазоном изменчивости минерального состава и способны адаптироваться к резко различающимся геохимическим условиям. Так, у *Lagotis minor* содержание Ca варьирует от 0,17% на ультраосновных до 2,9 % на основных горных породах, а у *Salix arctica* от 0,23 до 1,37% соответственно.

Характерной биогеохимической особенностью растений на ультраосновных породах является также усиленное накопление тяжелого металла Ni, составляющее в среднем 46 мг/кг при содержании менее 5 мг/кг в растениях на других породах (Рис.2). Типичной особенностью растений на кислых породах является усиленное накопление Mn

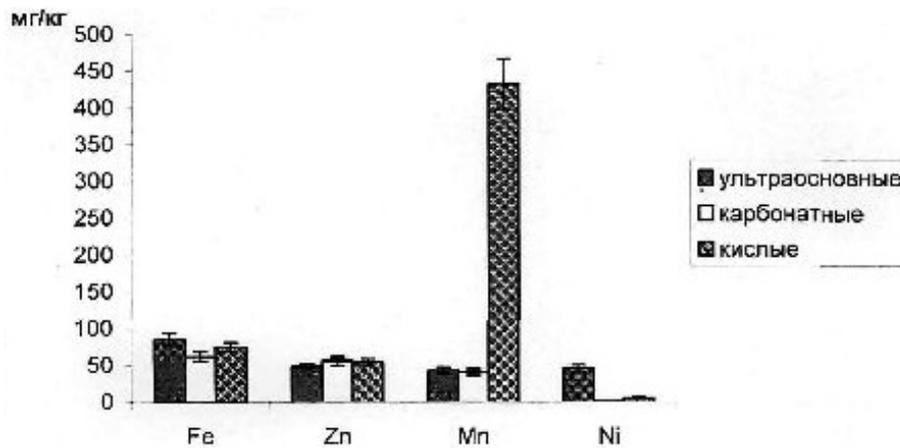


Рис. 2. Среднее содержание макроэлементов в растениях на разных типах горных пород

Отмеченные различия еще более отчетливо выявляются при сопоставлении минерального состава растений только амфитолерантных видов, общих для сравниваемых локальных флор. У видов, облигатно приуроченных в своем распространении к определенному типу горных пород, наиболее ярко выражены характерные для данных геохимических условий черты минерального обмена.

На основании данных о минеральном составе почв и растений были рассчитаны коэффициенты биологического накопления (КБН), которые позволили сравнить интенсивность аккумуляции химических элементов в разных геохимических ситуациях, а также межвидовые различия накопления. Установлено, что КБН<sub>Mg</sub> у растений на гипербазитах гораздо ниже, КБН<sub>Ca</sub> выше, чем на известняках и кислых горных породах, что может рассматриваться как механизм адаптации к неблагоприятным условиям минерального питания.

В то же время в каждой ЛФ можно отметить биогеохимические особенности, характерные для определенных таксонов. Например, представители сем. *Poaceae* и *Cyperaceae*, а среди двудольных – сем. *Ericaceae* выделяются минимальным уровнем накопления большинства элементов. Для видов сем. *Asteraceae*, наоборот, характерна высокая степень аккумуляции химических элементов. Это может быть обусловлено разной катионнообменной емкостью поглощения корней, а также эколого – физиологическими особенностями видов, прежде всего типом минерального обмена. Видоспецифические особенности обмена Ca, могут определять экологическое поведение вида, в т. ч. приуроченность к почвам определенного минерального состава. Можно предположить, что отсутствие во флорах на ультраосновных породах видов сем. *Fabaceae* связано с очень низким уровнем доступного растениям Ca в почвах. А виды этого семейства обладают кальцитрофным типом минерального обмена, характеризующимся очень высоким содержанием водорастворимого Ca. В то же время виды, обладающие оксалатным типом обмена, например виды сем. *Caryophyllaceae*, *polygonaceae* резко усиливают свои позиции в серпентинитовой флоре. Чрезвычайно важно, что виды этих семейств могут связывать в клетке в нерастворимые оксалаты не только Ca, но и Mg, который накапливается в избытке у растений на ультраосновных породах.

Типологические особенности минерального обмена растений разных таксонов обуславливают их неодинаковые адаптивные возможности к неблагоприятным почвенно-геохимическим условиям.

*Работа поддержана Программой Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов».*

#### Литература

- Алексеева-Попова Н.В., Игошина Т.И., Юрцев Б.А. Растительность и минеральный состав почв на карбонатных и силикатных породах (юго-восток Чукотского полуострова) // Бот. журн. 1994. Т.49, №2. С.117–127.
- Игошина К.Н. Особенности флоры и растительности на гипербазитах Полярного Урала (на примере горы Рай-Из) // Бот. журн. 1966. Т.51, №3. С.322–337.
- Дроздова И. В., Алексеева-Попова Н.В. Особенности минерального состава растений и почв на ультраосновных породах Усть-Бельского горного массива (среднее течение реки Анадырь). III. Растения семейств *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Ericaceae* // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 1–12.
- Дроздова И.В., Юрцев Б.А. Сравнительная характеристика минерального состава растений различных экологических групп на серпентинитах Южной Чукотки // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 3. С. 51–59.
- Дроздова И.В. Особенности накопления минеральных элементов кустарниками и кустарничками Полярного Урала на разных типах горных пород // Бот. журн. 2005. Т.90. №1. С.40–54.
- Юрцев Б.А., Алексеева-Попова Н.В., Катаева М.Н. Видовое разнообразие локальных флор Полярного Урала в контрастных геохимических условиях // «Биоразнообразие Европейского Севера». Петрозаводск, 2001. С.204–205.
- Юрцев Б.А., Алексеева-Попова Н.В., Дроздова И.В., Катаева М.Н. Характеристика растительности и почв Полярного Урала в контрастных геохимических условиях I. Кальцефитные и ацидофитные сообщества // Бот. журнал. 2004. Т.89. №1. С.28–41.
- Calcium and plant species richness.* Forum // Folia geobotanica. 2003. V.38, №4. 467 p.
- Kataeva M.N., N.V. Alexeeva-Popova, I.V. Drozdova, A.I. Beljaeva Mineral Composition of Plant Species and Soils in the Polar Ural as Influenced by Variation in Rock Type // Geoderma. Elsevier. 2004. V.122. N2–4, P.257–268.
- Proctor J., Alexeeva-Popova N.V., Kataeva M.N., Kravkina I.M., Yurtsev B.A., Drozdova I.V. Arctic ultramafics: new investigations on Polar Ural vegetation. // Proceedings of the IY international congress on ultramafic (serpentine) ecology. London, 2005. P.121–136.
- Proctor J., Nagy L. Ultramafic rocks and their vegetation: an overview // The vegetation of ultramafic (serpentine soils). 1992. P. 469–494.

## УСТОЙЧИВОСТЬ СОРТОВ ГОРОХА ПОЛЕВОГО К АБИОТИЧЕСКИМ И БИОТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ СРЕДЫ

Амелин А.В., Кондыков И.В. \*, Чекалин Е.И., Борзенкова Г.А. \*

*Орел, Орловский государственный аграрный университет*

*\*Орел, Всероссийский научно-исследовательский институт зернобобовых и крупяных культур*

Современному развитию сельскохозяйственного производства присущи выраженные тенденции негативного характера, направленные на ухудшение экологического состояния окружающей среды, качества про-

изводимой продукции, увеличение вариабельности урожайности по годам и невозможности затрат для ее получения (Молчан и др., 1996; Жученко, 2004; Парахин, Амелин, 2005).

В решении данной проблемы немаловажная роль принадлежит зернобобовым – как средообразующим культурам, и в частности гороху, который является не только важным источником увеличения сбора растительного белка в стране, но и экологически стабилизирующим фактором растениеводства. В данном случае особый интерес вызывает полевой горох, растения которого более устойчивы к экстремальным условиям выращивания (Макашева, 1973). Поэтому не случайно этой ботанической разновидности в последнее время селекционеры все больше уделяют внимания. В данном направлении активно ведется селекция в Польше, Прибалтике, Чехии, а в настоящее время и в России, в частности во Всероссийском научно-исследовательском институте зернобобовых и крупяных культур (ВНИИ ЗБК), хотя оно достаточного научного обоснования пока не имеет.

В этой связи, нами в 2004 году в рамках совместной научной программы Орловского государственного аграрного университета (Орел ГАУ) и ВНИИ ЗБК были начаты исследования по изучению морфофизиологических и селекционно-значимых признаков растений гороха полевого (пелюшки), с целью научного обоснования перспектив их селекции и использования в сельскохозяйственном производстве.

Объектами исследования являлись двенадцать сортообразцов гороха полевого и два – посевного, которые выращивались в селекционном севообороте ВНИИ ЗБК на делянках площадью 7,5 м<sup>2</sup> в 4-х кратной повторности при норме высева 1,2 млн. семян на га.

Полученные экспериментальные данные показали, что в природно-климатических условиях Центральной лесостепи сортовые посева зернового гороха по-прежнему формируют небольшую урожайность семян – в среднем 2,75 т/га, хотя в благоприятных условиях произрастания растений ее величина может превышать 6 т/га. То есть подтверждается вывод о том, что современные сорта гороха, как и других сельскохозяйственных культур, обладают низкой экологической устойчивостью (Нетевич, 1986; Молчан и др., 1996; Амелин, 2001; Amelin et al., 2001).

В зависимости от погодных условий урожайность семян у изученных сортообразцов варьировала в годы исследований в пределах 1,8–3,7 т/га. Особенно значимо она снижалась от дефицита влаги. В 2007 г., когда количество осадков во время вегетации растений (в период со 2 декады мая по 3 декаду июля) выпало в 2,5 раза меньше, а температура превышала среднее многолетнее значение на 4°С, урожайность семян была получена на 1,9 т/га или на 51,4 % меньше, в отличие от более благоприятного по погодным условиям 2006 года (рис. 1).

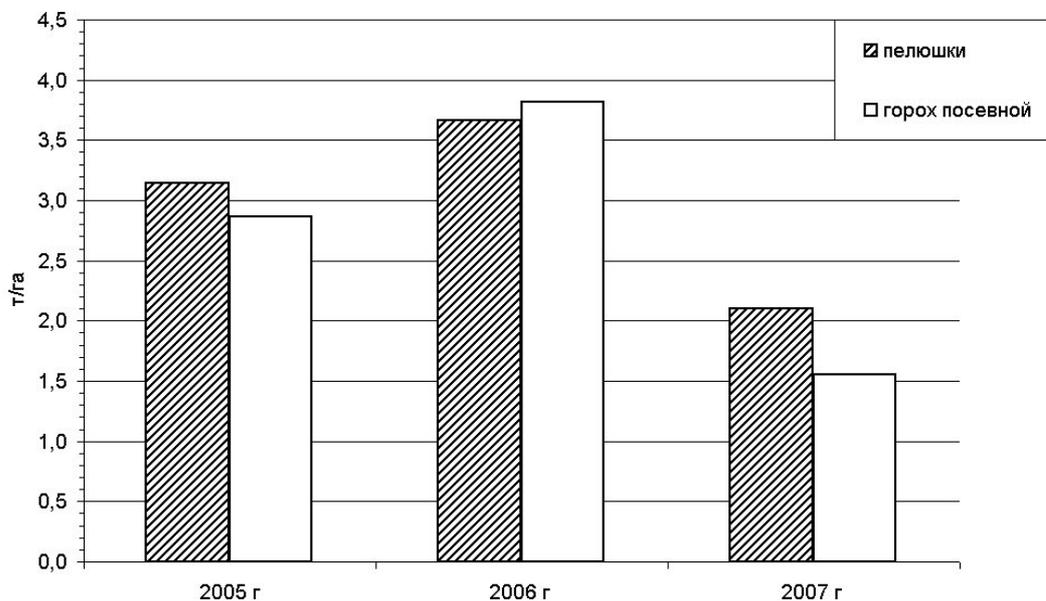


Рис. 1. Урожайность у сортообразцов гороха

Тем не менее, норма реакции на воздействие природной засухи у изученных сортов гороха существенно различалась: в засушливый 2007 г. урожайность у пелюшек была снижена на 16,7 % меньше, чем у гороха посевного, у которого она изменялась в годы исследований в диапазоне от 1,6 до 3,8 т/га, а у полевого – от 2,1 до 3,7 т/га. Наибольшая величина урожайности в засуху отмечалась у сортов пелюшек Фаленская 42, Рябчик, Малиновка, Наташа, а в благоприятных по увлажнению условиях – у образца 98–393 и сорта Алла – в среднем 4,5 т/га, что на 16% больше белоцветковых Орловчанина и Норда.

**ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА**

Кроме этого, сорта гороха полевого отличались большей устойчивостью и к определенным вредителям (табл. 1). В частности, их растения существенно меньше повреждались гороховой плодожоркой (в среднем на 21 %) и гороховым трипсом (в среднем на 25%) при равной устойчивости к тле и долгоносику, по сравнению с белоцветковыми сортами. По устойчивости к наиболее опасным вредителям (тля, плодожорка) среди них особенно выделялся сортообразец 98–393, который может быть рекомендован для использования в селекции.

Таблица 1

**Повреждаемость растений тлей и долгоносиком сортообразцов гороха полевого и посевного**

Сорто-образец	Гороховая тля, экз./раст.	Гороховая плодожорка, % поражения семян	Гороховый трипс		Количество укусов долгоносика, шт.	
			% заселения бобов	экз./раст.	листочки	прилистники
1	2	3	4	5	6	7
Горох полевой – пелюшка						
К-1691	10,7	19	60	0,4	139,6	118,1
Фаленская 40	8,4	14,6	75	1,3	118,1	96,3
Фаленская 42	12,6	9,2	10	0,1	164,7	128,9
Рябчик	14,7	5,3	95	1,3	149,4	103,5
Надежда	15	4,7	40	0,7	140,3	100,7
СЗМ 85	36	2	0	0	152,7	127,6
Малиновка	40,4	30	25	2,5	160,3	135,8
Орпела	14,8	10	80	1,6	176,3	140,8
Зарянка	38,7	9,7	85	1,2	166,7	128,3
Алла (усатый)	12,3	5,8	85	1,7	-	173,6
Наташа (усатый)	55,4	3,6	65	1,1	-	166,5
98–393 (усатый)	8,6	4,6	65	0,9	-	174,3
среднее	22,3	9,9	57,1	1,1	152	132,8
Горох посевной						
Норд (усатый)	35	14,5	70	1,1	-	141,1
Орловчанин	10,3	10,4	83	1,6	139,2	102,5
среднее	22,7	12,5	76,5	1,4	139,2	121,8
НСР <sub>01</sub>	3,7				10,9	12,2

Тем не менее, имея повышенную устойчивость к абиотическим и биотическим стрессовым факторам среды, современные сорта – пелюшки по величине фотосинтетического потенциала и чистой продуктивности фотосинтеза не отличались от сортов гороха посевного (табл. 2). Это указывает на то, что их устойчивость к засухе и вредителям в большей степени связана с другими физиологическими и биохимическими признаками растений. Предполагаем, что во многом она может быть обусловлена содержанием у растений антоциана и антипитательных веществ в семенах, в частности ингибиторов трипсина и химотрипсина (Чекалин и др., 2007).

Таблица 2

**Чистая продуктивность фотосинтеза и фотосинтетический потенциал у сортообразцов гороха полевого и посевного фаза зеленой спелости бобов**

Сортообразец	ФП, м <sup>2</sup> дней/раст.			ЧПФ, г/м <sup>2</sup> сутки		
	2006 г.	2007 г.	среднее	2006 г.	2007 г.	среднее
Горох полевой – пелюшка						
Орпела	2,15	0,37	1,26	3,46	6,82	5,14
Зарянка	1,30	0,56	0,93	7,13	6,64	6,88
Алла (усатый)	1,15	0,42	0,76	7,23	9,32	8,28
Наташа (усатый)	0,99	0,30	0,65	7,43	11,21	9,32
98–393 (усатый)	1,27	0,25	0,76	5,51	9,19	7,35
среднее	1,37	0,38	0,87	6,15	8,64	7,39
Горох посевной						
Орловчанин	2,26	0,37	1,32	3,95	7,51	5,73
Норд (усатый)	1,15	0,26	0,71	6,55	11,18	8,86
среднее	1,71	0,32	1,02	5,25	9,35	7,30

Таким образом, современные сорта пелюшки могут успешно конкурировать с сортами посевного типа не только по урожайности семян, но и устойчивости к абиотическим и биотическим стрессовым факторам среды. Их растения более устойчивы к засушливым погодным условиям вегетации и в меньшей степени повреждаются некоторыми вредителями, что позволяет рассматривать использование их растений в селекции одним из наиболее приоритетных направлений.

Литература

- Амелин А.В. Реакция разных по окультуренности сортообразцов гороха на условия произрастания // Доклады РАСХН. 2001. №3.
- Жученко А.А. Ресурсный потенциал производства зерна в России (теория и практика) М., 2004. 1112 с.
- Макашева Р.Х. Горох. Л., 1973. 311 с.
- Молчан И.М., Ильина Л.Г., Кубарев П.И. Спорные вопросы в селекции растений // Селекция и семеноводство. 1996. №1–2. С.36–51.
- Неттевич Э.Д. Культура поля и селекция // Зерновое поле Нечерноземья. М., 1986. С. 22–38.
- Парахин Н.В., Амелин А.В. Значение современных сортов в повышении устойчивости и эффективности сельскохозяйственного производства // Роль современных сортов и технологий в сельскохозяйственном производстве. Орел, 2005. С. 94–104.
- Чекалин Е.И., Амелин А.В., Кондыков И.В., Монахова Н.А. Продуктивные возможности растений гороха полевого в аспекте селекции на зерновое использование // Сб. матер. Междунар. конф. «Роль молодых ученых в реализации национального проекта «Развитие АПК». М., 2007. С. 98–100.
- Amelin A.V., Kulihov N.G., Stibacova Yu.N. Pest resistance and morphophysiological peculiarities of plants of various pea samples differing by their tame degree//Plant under environmental stress. Moscow, 2001.

**СОДЕРЖАНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ В ТАЛЛОМЕ ЛИШАЙНИКА  
*HYPOGYMNA PHYSODES(L.) NYL.* В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ МЕСТООБИТАНИЯ**

**Андросова В.И., Вержбицкая Е.В., Слободяник И.И.**

*Петрозаводск, Петрозаводский государственный университет*

В настоящее время фотосинтетические пигменты и их содержание в талломах лишайников становятся объектом все возрастающего числа исследований (Wilhelmsen, 1959; Hampton, 1973; Lange et al., 1989; Von Arb et al., 1990; Tretiach, Carpanelli, 1992; Adams et al., 1993; Garty et al., 1997; Czezuga, 2001; Veerman et al., 2007 и др). Содержание фотосинтетических пигментов и изменение их количества в лишайниках видоспецифично и отражает интенсивность протекающих в талломах физиологических процессов, в первую очередь фотосинтеза (Kuziel, 1972; Tretiach, Carpanelli, 1992; Бязров, 2002).

Исследования фотосинтетических пигментов лишайников играют важную роль для понимания характера их «ответа», как важных биоиндикаторов, на изменяющиеся условия макро-, микроклимата и степени загрязнения окружающей среды. На сегодняшний день оценка качественного и количественного содержания ассимилирующих пигментов в талломах лишайников является одним из распространенных показателей для выявления степени повреждения этих организмов в условиях загрязнения среды.

Цель исследования – определить содержание хлорофилла *a* (*chl a*), хлорофилла *b* (*chl b*), и каротиноидов (*car*) в талломах лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. в разных условиях местообитания.

Исследования проводились на территории НП «Водлозерский», ГПЗ «Кивач» и г. Петрозаводска в 2002–2007 гг. Всего было заложено 28 пробных площадей в сосновых (10) и еловых (18) сообществах чернично-зеленомошного типа. На каждой пробной площади проводились полные геоботанические описания и отбирались 5–10 деревьев *Pinus sylvestris* L. или *Picea abies* (L.) Karst., для которых определялись основные морфометрические параметры (высота и возраст дерева, высота грубой корки; параметры кроны – высота прикрепления, радиус и сквозистость, угол наклона ствола). Со стволов выбранных деревьев собирались образцы талломов *H. physodes*, для которых проводился анализ концентрации пигментов на спектрофотометре и расчет их содержания по формулам Винтерманса. Измерения были проведены для 280 образцов в трехкратной повторности. Статистический анализ данных проводился регрессионным (РА), однофакторным дисперсионным анализами (ОДА), методом сравнения выборок критерием Колмогорова-Смирнова (ККС) и методом главных компонент (МГК).

Результаты содержания фотосинтетических пигментов в талломах *H. physodes* в изученных лесных сообществах представлены на рисунке 1. Согласно полученным данным, среднее содержание *chl a*, *chl b* и *car* в талломах *H. physodes* в исследованных еловых сообществах достигает 0,96, 1,04 и 1,14 мг/г сух. массы, соответственно. Содержание пигментов в талломах лишайника сосновых лесов значительно ниже и составляет 0,42, 0,15 и 0,19 мг/г сух. массы, для *chl a*, *chl b* и *car*, соответственно (ККС,  $\alpha=0,001$ ) (рис. 1). Соотношение хлорофиллов и каротиноидов ( $a+b/car$ ) в талломах *H. physodes* еловых лесов составляет 1,75, в образцах сосновых сообществ – 3.

Различия в содержании пигментов обусловлены разными условиями местообитания эпифитных лишайников в еловых и сосновых сообществах. Известно, что формирование эпифитного лишайникового покрова в условиях южной Карелии во многом определяется такими характеристиками местообитания как параметры сообщества, деревьев, кроны, а также экспозиция, угол наклона поверхности ствола, pH корки (Тарасова, 2000; Степанова, 2004). В ходе исследования, на основе РА, ККС, ОДА и МГК, было проанализировано влияние этих характеристик местообитания эпифитных лишайников на содержание фотосинтетических пигментов в талломах вида *H. physodes*.

Согласно полученным результатам исследования, зависимости содержания фотосинтетических пигментов в талломах лишайника *H. physodes* от характеристик местообитания в еловых сообществах зарегистрировано не было.

Изучение зависимости содержания пигментов в талломах *H. physodes* от различных характеристик местообитания в сосновых сообществах показало, что в наибольшей степени их содержание связано с индивидуальными характеристиками (параметры кроны, pH корки, экспозиция, угол наклона поверхности ствола), определяющими режимы освещения и увлажнения талломов на локальных участках стволов сосен. Так, зарегистрирована обратная зависимость содержания пигментов от высоты прикрепления и сквозистости кроны. При увеличении сквозистости кроны от 20 до 60%, содержание *chl a* уменьшается от 0,51 до 0,18 мг/г сух. массы ( $r=-0,50$ ,  $p=0,001$ ). Прямая связь с содержанием пигментов выявлена для радиуса кроны и pH корки ствола. Уменьшение кислотности корки (увеличение pH) характеризует более интенсивное «снабжение» осадками поверхности ствола дерева и талломов эпифитных лишайников (Тарасова, 2000). При увеличении pH корки от 3,25 до 3,95 содержание *chl a* в талломах увеличивается от 0,13 до 0,63 мг/г сух. массы ( $r=-0,51$ ,  $p=0,001$ ). Следовательно, в сосновых сообществах при уменьшении инсоляции и увеличении степени увлажнения исследованных талломов *H. physodes*, содержание пигментов в них возрастает.

Таким образом, согласно полученным результатам, в естественных условиях местообитания содержание пигментов в талломах *H. physodes* в еловых сообществах выше, чем в сосновых лесах. Отсутствие связи между содержанием пигментов в талломах и характеристиками местообитания лишайников в исследованных еловых лесах, вероятно, связано с выравниваемостью условий освещения и увлажнения на стволах елей в сравнении с сосновыми сообществами. Согласно этому, вероятно, можно говорить о том, что в отсутствии влияния антропогенных факторов, в исследованных еловых сообществах создаются более благоприятные, в сравнении с сосновыми сообществами, микроклиматические условия для протекания ассимиляционных процессов в талломах *H. physodes*.

Сравнение содержания фотосинтетических пигментов в талломах *H. physodes* в еловых и сосновых лесах города и природоохранных территорий выявило изменение соотношений в пигментном составе (рис. 2, рис. 3).

В еловых сообществах города содержание *chl a* и *chl b* значительно ниже, в сравнении с ельниками НП «Водлозерский» (ККС;  $\alpha=0,001$ ) (рис. 2). Так, в исследованных талломах города содержание *chl a* в 4,5 раза, а *chl b* – в 2 раза ниже, чем в образцах Парка. Однако содержание каротиноидов в городе, напротив, почти в 2 раза превышает их значения в еловых сообществах Парка. Вероятно, это связано с большей устойчивостью каротиноидов к действию загрязнения, а также с их защитной функцией как антиоксидантов клеточного метаболизма и участников защиты фотосистем.

Противоположные результаты были получены при сравнении содержания пигментов в талломах *H. physodes* сосновых сообществ г. Петрозаводска и заповедника «Кивач» (рис. 3). Установлено, что содержание всех исследованных пигментов в образцах талломов г. Петрозаводска в 2–4 раза выше, чем в образцах ГПЗ «Кивач» (ККС,  $p=0,001$ ). Изученные сосновые сообщества города по сравнению с сообществами заповедника характеризуются меньшей степенью освещения в пологе леса, но более интенсивным увлажнением стволов деревьев осадками. Кроме того, возможно, что в условиях города, некритически высокие концентрации загрязнителей воздуха, в первую очередь  $\text{NO}_2$ , могут стимулировать в талломах лишайников различные синтетические процессы, в том числе и синтеза пигментов (von Arb et al., 1990).

Таким образом, в условиях города в сосновых сообществах для эпифитных лишайников могут сложиться более благоприятные условия по сравнению с городскими еловыми сообществами. В сосновых сообществах, талломы эпифитных лишайников находятся в физиологически активном состоянии очень непродолжительное количество времени, вследствие их быстрого высушивания (Zotz et al., 1998). В еловых сообществах, талломы лишайников, дольше находятся в увлажненном состоянии и имеют более продолжительную фотосинтетическую активность. Однако в это же время в их талломы могут непрерывно поступать растворенные в парообразной воде газы ( $\text{SO}_2$ ,  $\text{NO}_2$ ), которые в больших концентрациях могут оказывать разрушающее действие на морфо-анатомические структуры физиологически активного таллома. Вероятно, это во многом объясняет более низкое содержание пигментов в талломах *H. physodes* еловых лесов, по сравнению с сосновыми, в условиях города.

#### Литература

- Бязров Л.Г. Лишайники в экологическом мониторинге. М., 2002. 336 с.  
 Степанова В. И. Эпифитный лишайниковый покров ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) в еловых лесах южной Карелии: Автореф. дис. канд. биол. наук. СПб., 2004. 28с.

- Тарасова В. Н. Эпифитный лишайниковый покров основных типов сосновых лесов южной Карелии и его формирование: Автореф. дис. канд. биол. наук. СПб., 2000. 27 с.
- Adams III W. W., Demming-Adams B., Lange O. L. Carotenoid composition and metabolism in green and blue-green algal in the field // *Oecologia*. 1993. № 94. P. 576–584.
- Czeczuga B., Krukowska K. Effect of habitat conditions of phycobionts and the content of photosynthesizing pigments in five lichen species // *J. hattori Bot. Lab.* 2001. № 90. P. 293–305.
- Garty J., Kloog Y., Cohen R., Wolfson R., Karnieli A. The effect of air pollution on the integrity of chlorophyll spectral reflectance response, and on concentrations of nickel, vanadium and sulfur in the lichen *Ramalina duriaei* (De Not.) Bagl // *Environ. Res.* 1997. № 74. P. 174–187.
- Hampton E. Photosynthetic pigments in *Peltigera canina* (L.) Willd. From sun and shade habitats // *The Bryologist* (short articles). 1973. Vol. 76. P. 543–545.
- Kuziel S. Influence of phorophyte on the anatomical structure and chlorophyll content in the thalli of *Hypogymnia physodes* var. *subcrustaceae* (Flot. (Ex Koerb.) Rassad) // *Zesz. Nauk. Un. Łódź. Nauki Mat.-Przyr. seria II.* 1972. № 47. s. 137–147.
- Lange O. L., Bilger W., Rimke S., Schreiber U. Chlorophyll fluorescence of lichens containing green and blue-green algae during hydration by water vapour uptake and by addition to liquid water // *Botanica Acta*, 1989. № 102. P. 306–313.
- Tretiach M., Carpanelli A. Chlorophyll content and morphology as factors influencing the photosynthetic rate of *Parmelia caperata* // *Lichenologist*. 1992. V. 24. P. 81–92.
- Veerman J., Vasil'ev S., Gavin D. Paton, Ramanauskas J., Doug B. Photoprotection in the Lichen *Parmelia sulcata*: The Origins of Desiccation-Induced Fluorescence Quenching // *Plant Physiol.* 2007. № 145. P. 997–1005.
- Von Arb C., Brunold C. Lichen physiology and air pollution. I. Physiological responses of in situ *Parmelia sulcata* among air pollution zones within Biel, Switzerland // *Canadian Journal of Botany*. 1990. № 68. P. 35–42.
- Wilhelmsen J. B. Chlorophylls in the lichens *Peltigera*, *Parmelia* and *Xanthoria* // *Bot. Tridss.* 1959. № 55. P. 20–36.
- Zotz G., Büdel B., Meyer A., Zellner H., Lange O. L. In situ studies of water relations and CO<sub>2</sub> exchange of the tropical macrolichen, *Sticta tomentosa* // *New Phytologist*. 1998. № 139. P. 525–535.

## УСТОЙЧИВОСТЬ ПИГМЕНТОВ *AVENA SATIVA* И *CUCUMIS SATIVUM* К ПОВЫШЕННОМУ СОДЕРЖАНИЮ CD, NI, CU, ZN И ИХ СОЧЕТАНИЯМ В ПИТАТЕЛЬНОЙ СРЕДЕ

Беляева А.И., Дроздова И.В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Изучали токсическое действие в питательной среде тяжелых металлов, которые являются существенным стрессовым фактором для сосудистых растений. В связи с усиливающимся загрязнением поллютантами агроценозов, в качестве объектов исследования использовались культурные растения. Известно, что хлороз листьев является одним из наиболее отчетливых симптомов токсического влияния тяжелых металлов на высшие растения. Это наблюдается в районах геохимических аномалий и на урбанизированных территориях, и может быть следствием разрушения пигментных комплексов, в том числе хлорофиллов, или уменьшения синтеза зеленых пигментов (Парибок, 1983; Sheoran et. al., 1990, Yurekli a. Porgali, 2006, Ghnaya et al., 2007).

В модельном опыте определяли различия в степени устойчивости зеленых пигментов в листьях сосудистых растений из различных групп – однодольных *Avena sativa*, сорт «Астор», и двудольных *Cucumis sativum*, сорт «Изящный», при избытке Cd, Ni, Cu, Zn и их сочетаний: Cd + Cu, Ni + Zn в околокорневом растворе. В связи с задачей эксперимента проростки овса выращивали на 1/10 концентрации полного питательного раствора Арнона до 10 дневного возраста, а проростки огурца росли на 1/2 концентрации этого же раствора 27 дней. Затем их помещали на смесь солей:  $5 \times 10^{-4}$  М Ca(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub> и  $1 \times 10^{-3}$  М KCl – контрольный вариант. В опытных вариантах к этой смеси добавляли серноокислые соли тяжелых металлов в концентрации, выбранной в предварительных опытах. Каждые двое суток растворы заменяли свежими. Использовались следующие концентрации:  $5 \times 10^{-4}$  М Zn и  $1 \times 10^{-4}$  М Cd для обоих видов;  $3 \times 10^{-5}$  М Cu и  $3 \times 10^{-5}$  М Ni для огурца;  $5 \times 10^{-5}$  М Cu и  $1 \times 10^{-4}$  М Ni для овса; смеси металлов были  $3 \times 10^{-5}$  М Cu +  $5 \times 10^{-5}$  М Cd и  $3 \times 10^{-5}$  М Ni +  $3 \times 10^{-4}$  М Zn.

Количественное содержание хлорофиллов *a* и *b* определяли в пробах листьев через каждые 2 суток опыта спектрофотометрическим методом. В те же сроки растения фиксировали для изучения минерального состава атомно-абсорбционным методом.

Установлено, что внесение избытка Cd, Ni, Cu, Zn в питательную среду приводило к уменьшению содержания фотосинтетических пигментов в листьях. Показана видовая специфичность реакций растений на действие тяжелых металлов. Зеленые пигменты у проростков огурца подверглись большим изменениям в сравнении с таковыми у овса (табл.).

**ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА**

**Содержание фотосинтетических пигментов в листьях огурца и овса на 6 сутки опыта, мг/г сырой массы**

Вариант	Хлорофилл <i>a</i>	Хлорофилл <i>b</i>	∑ хл <i>a</i> + хл <i>b</i>	хл <i>a</i> / хл <i>b</i>
Огурец с. «Изящный»				
Контроль	1,29±0,09	0,45±0,04	1,74±0,05	2,9
Zn 5x10 <sup>-4</sup> М	1,02±0,10	0,37±0,03	1,39±0,09	2,7
Cu 3x10 <sup>-5</sup> М	0,89±0,09	0,36±0,02	1,15±0,05	2,5
Ni 3x10 <sup>-5</sup> М	0,78±0,04	0,30±0,01	1,08±0,02	2,6
Cd 1x10 <sup>-4</sup> М	0,76±0,05	0,33±0,03	1,09±0,05	2,3
Овес с. «Астор»				
Контроль	1,03±0,10	0,51±0,04	1,54±0,07	2,0
Zn 5x10 <sup>-4</sup> М	1,08±0,02	0,49±0,02	1,53±0,02	2,2
Cu 5x10 <sup>-5</sup> М	1,02±0,05	0,48±0,03	1,50±0,06	2,1
Ni 1x10 <sup>-4</sup> М	0,88±0,06	0,42±0,01	1,30±0,03	2,1
Cd 1x10 <sup>-4</sup> М	0,80±0,04	0,40±0,04	1,20±0,04	2,0

Отмечено, что содержание суммы хлорофиллов *a* и *b* в листьях растений огурца, находившихся 6 суток на растворах с добавлением Cd, уменьшилось на 33 %, а Ni – на 37 % относительно контроля. У проростков овса также наблюдалось снижение содержания пигментов в листьях на вариантах с Cd и Ni, которое для суммы хлорофиллов составило 22 % для 1x10<sup>-4</sup>М Cd и 16 % – для 1x10<sup>-4</sup>М Ni от уровня контроля. У растений овса, экспонированных на растворах с избытком Zn или Cu, количество изученных пигментов достоверно не отличалось от такового в листьях контрольных проростков. В то же время растения огурца на вариантах 5x10<sup>-4</sup>М Zn и 3x10<sup>-5</sup>М Cu содержали зеленых пигментов 80 % и 74 % от общего их количества по сравнению с контролем.

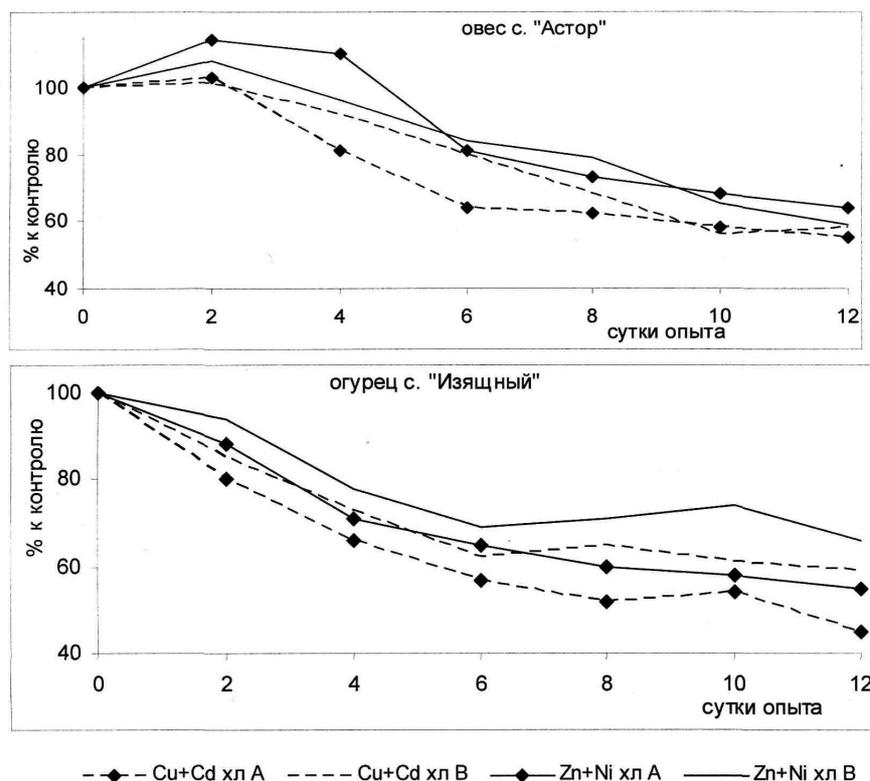
Отношение хлорофиллов *a/b* является одним из показателей нормального хода фотосинтетических реакций листьев. В нашем опыте у *Cucumis sativum* под влиянием каждого из вариантов сильнее уменьшалась концентрация хлорофилла *a*, чем хлорофилла *b*, что и приводило к понижению значения *a/b* относительно контроля. У листьев *Avena sativa* величины отношения хлорофиллов оставались практически постоянными, что указывает на более устойчивую к токсическому влиянию тяжелых металлов пигментную систему этого вида по сравнению с *Cucumis sativum*.

Внесение тяжелых металлов в питательную среду усиливает накопление их во всех органах растений, в том числе и в листьях. Обнаружен ряд различий в количественном содержании металлов в проростках опытных растений. В листьях овса более активно накапливались Zn, Ni, Cd, а в листьях огурца – Cu. По нашим данным, на 6-е сутки эксперимента концентрация Cd в листьях огурца составила 39,9±0,75 мг/кг сухого вещества, а в листьях овса она была на порядок выше – 337±9,4 мг/кг. Для вариантов с избытком Ni концентрация этого металла в листьях опытных растений по сравнению с контрольными у овса была в 1,5 раза выше, чем у огурца, а для вариантов с Zn – в 1,2 раза. В то же время листья растений огурца, находившегося 6 суток на растворе 3x10<sup>-5</sup> М Cu, накапливали Cu 46,7±2,3 мг/кг сухой массы, а в листьях растений овса, произраставших на 5x10<sup>-5</sup>М Cu, ее содержалось 17,5±0,6 мг/кг. Это составило соответственно 310% и 160% от содержания Cu в контрольных образцах сравниваемых видов.

Установлено, что на фоне более высокого содержания тяжелых металлов в листьях, за исключением меди, растения овса имеют более стабильную пигментную систему, что может являться доказательством повышенной металлоустойчивости овса в сравнении с огурцом.

Межвидовые различия устойчивости пигментной системы были показаны также и на смесях двух солей металлов, содержащих 3x10<sup>-5</sup> М Cu + 5x10<sup>-5</sup> М Cd и 3x10<sup>-5</sup> М Ni + 3x10<sup>-4</sup> М Zn. Установлено, что снижение содержания хлорофиллов и, особенно хлорофилла *a*, в листьях огурца происходило с первых суток опыта и составило к 12 суткам 45% от контрольных значений на растворе с добавлением Cu + Cd, и 56 % – с добавлением Ni + Zn (рис.).

В начале эксперимента воздействие смеси 3x10<sup>-5</sup> М Ni + 3x10<sup>-4</sup> М Zn на проростки овса носило слабо положительный эффект, что приводило на 2 и 4 сутки к повышению содержания хлорофилла *a* на 15 % и 10 % относительно контроля соответственно. При увеличении экспозиции до 12 суток влияние данной смеси способствовало уменьшению количества хлорофилла *a* на 35 % и хлорофилла *b* – на 40% от значений в контрольных вариантах. Измерение количества фотосинтетических пигментов листьев растений, экспонированных 12 суток, на смесях солей позволило подтвердить ранее представленные данные о менее устойчивом пигментном аппарате листьев огурца по сравнению с таковым у листьев овса.



Динамика изменения содержания хлорофиллов *a* и *b* у растений в опыте

Обнаружено, что на сроках 6–12 суток появлялись визуальные признаки токсического действия опытных смесей на листья огурца. Они изменяли окраску на желтую, наблюдалось появление хлоротичных пятен. У растений овса подобные изменения обнаруживались только на 9–12 сутки. Известно, что образование хлорозов связано с понижением концентрации железа в листьях (Foy et. al., 1978). В наших опытах в вариантах с избытком Cu + Cd на 6-е сутки концентрация Fe в листьях огурца составила 64% от контрольного варианта, а к 12 суткам – 40%, для более устойчивого овса на том же растворе содержание на 12 сутки снизилось до 79% от контроля. Использование раствора Ni + Zn приводило к снижению уровня железа в листьях огурца с 75% на 6 сутки до 25% на 12 сутки по сравнению с контролем. У опытных растений овса снижение было менее значительным и содержание железа на 12 сутки составило 73% от контроля. В результате проведенного эксперимента были выявлены различия в уровне металлоустойчивости модельных объектов – *Avena sativa* и *Cucumis sativum*. Под влиянием избытка Cu, Zn, Ni, Cd, а также их сочетаний в питательной среде происходит изменения концентраций основных фотосинтетических пигментов, хлорофиллов *a* и *b*, в листьях опытных растений. На основании представленных результатов можно говорить о более высокой металлоустойчивости пигментной системы листьев овса в сравнении с таковой у листьев огурца, что проявилось уже на ранних стадиях развития токсичности. Возможно, это связано с отличиями специфических механизмов генотипической адаптации, в основе которых лежат анатомо-физиологические различия однодольных и двудольных растений.

#### Литература

- Парибок Т.А. Загрязнение растений металлами и его эколого-физиологические последствия (обзор) // Растения в экстремальных условиях минерального питания. Л., 1983. С. 82–116.
- Foy C. D., Chaney R. L., White M. C. The physiology of metal toxicity in plants // Ann. Rev. Plant Physiol. 1978. Vol. 29. P. 511–566.
- Sheoran I. S., Singal H. R., Singh R. Effect of cadmium and nickel on photosynthesis and the enzymes of photosynthetic carbon reduction cycle in Pigeonpea (*Cajanus cajan* L.) // Photosynth. Res. 1990. Vol. 23. P. 345–351.
- Yurekli F. and Porgali Z. Banu The effects of excessive exposure to copper in bean plants // Acta Biol. Cracoviensia. 2006. Ser. Bot. Vol. 48. N 2. P. 7–13.
- Ghnaya T., Slama I., Messedi D., Grignon C., Ghorbel M.H., Abdelly C. Cd-induced growth reduction in the halophyte *Sesuvium portulacastrum* is significantly improved by NaCl // J. Plant Res. 2007. Vol. 120. N 2. P. 309–316.

УСТЫЧНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ФОТОСИНТЕЗА У СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Болондинский В.К.

*Петрозаводск, Институт леса Карельского научного центра РАН*

Наряду с такими внешними факторами как освещенность, температура и влажность воздуха и почвы, концентрация  $\text{CO}_2$  на фотосинтез оказывают влияние и внутренние факторы. Поскольку в дневное время наблюдается низкая корреляция фотосинтеза с внешними факторами среды, изменения процесса связывают прежде всего с устьичной регуляцией фотосинтеза. Это, действительно, имеет место при водном стрессе (Berninger et al., 1996). Однако и при хорошем водоснабжении в лабораторных условиях в ходе очень тщательных экспериментов у культурных растений обнаружено преобладающее влияние устьиц (Молдау, 1977). В ряде других работ (Тюенг, Линдер, 1982, Молчанов, 1986 и др.) показано, что в достаточно широком диапазоне экологических факторов устьичная регуляция занимает скромное место и максимальный уровень фотосинтеза определяется прежде всего метаболическими процессами. На основе многочисленных экспериментов Кауэнном, Джарвисом, Фаркьюхаром и другими исследователями была разработана теория оптимизации (Farquhar, Caemmerer, 1982). Суть ее заключается в том, что регуляция  $\text{CO}_2$ -газообмена осуществляется таким образом, чтобы усвоить максимальное количество  $\text{CO}_2$  на единицу транспирированной воды при данных условиях. За последние два десятилетия эта теория значительно модифицирована, появилось довольно много моделей, построенных только на данных факторов внешней среды и фотосинтеза (Цельникер и др., 2007). Однако, поскольку экспериментов на древесных растениях в естественных условиях, где измерялся бы длительное время  $\text{CO}_2$ - и  $\text{H}_2\text{O}$ -газообмен и внешние факторы среды, немного, верификация такого рода моделей затруднительна.

В нашей работе использованы результаты экспериментов по измерению  $\text{CO}_2$ -газообмена, транспирации (данные Б.М. Веселкова) и внешних факторов среды, проводившихся на полевой базе «Габозеро» в 50 км к северу от г. Петрозаводска ( $62^\circ 13'$  с.ш. и  $34^\circ 10'$  в.д.). Исследования проводились с помощью газометрических установок на базе газоанализаторов OA-5501 и Infracal-4 в сосняке черничном свежем на дереве 45-летнего возраста. В 1990 г. использовалась также портативная система LI-6200 (фирма LI-COR, США).

В сосняке черничном свежем устьичная проводимость пара  $\text{H}_2\text{O}$  ( $g_{sw}$ ) или обратная ей величина – устьичное сопротивление ( $r_{sw}$ ) рассчитывались с использованием транспирации ( $E$ ) и дефицита водяных паров в воздухе ( $D$ ) на основании закона Фика:  $E = g_{sw} \cdot (W_o - W_a) = (W_o - W_a) / r_{sw}$ , где  $W_o$  – концентрация насыщенного пара в межклетниках ( $\text{г}/\text{см}^3$ ),  $W_a$  – концентрация водяного пара в воздухе. Поскольку температура хвои близка к температуре воздуха,  $D = W_o - W_a$ . Аналогично полное сопротивление диффузии  $\text{CO}_2$  рассчитывалось из уравнения:  $P = g_{tc} \cdot (C_a - C_x)$ , где  $P$  – уровень плато фотосинтеза на световой кривой,  $C_a$  и  $C_x$  – весовые концентрации углекислого газа в атмосфере и в хлоропластах соответственно,  $g_{tc}$  – суммарная проводимость для  $\text{CO}_2$ .  $g_{tc} = 1/r_{tc}$ , где  $r_{tc}$  – суммарное сопротивление ( $r_{ac} + r_{sc} + r_m$ ).  $r_{ac}$ ,  $r_{sc}$ ,  $r_m$  – диффузионные сопротивления для молекул  $\text{CO}_2$  в пограничном слое листа, устьицах и клетках мезофилла соответственно. Величина мезофильного сопротивления ( $r_m$ ) косвенно характеризует структуру фотосинтетического аппарата на тканевом и молекулярном уровне. Наименьший вклад вносит сопротивление  $r_{ac}$  – при умеренном ветре около  $0,15$  с/см. Экспериментально установлено, что  $r_{sc} = 1,6 r_{sw}$ . В данных расчетах мы пренебрегаем кутикулярной транспирацией, так как ее диффузионное сопротивление для сосны –  $140$  с/см ( $g_{кут} = 2,9 \text{ mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{c})$ ) – почти на 2 порядка больше  $r_{wc}$  (Цельникер и др., 2007).

У  $C_4$ -растений величина  $C_x$  близка к нулю. Для  $C_3$ -растений, к которым относится и наш объект, эту величину приравнивают к углекислотному компенсационному пункту ( $\Gamma$ ), который мы определяли экспериментально с хвоей в замкнутой системе как на стационарной установке, так и с помощью газоанализатора Li-Cor. В зависимости от сочетания факторов внешней среды при освещенности более  $100 \text{ Вт}/\text{м}^2$  величина « $\Gamma$ » колебалась в пределах  $55$ - $67$  мкмоль/моль ( $0,11 - 0,13 \cdot 10^{-6} \text{ г}/\text{см}^3$ ). В утренние часы и при малой освещенности « $\Gamma$ » колеблется в более значительных пределах. Относительную роль степени открывания устьиц в лимитировании фотосинтеза оценивали вычисляя отношение  $r_{sc} / (r_{sc} + r_m)$ . Использовались наблюдения при освещенности выше  $100 \text{ Вт}$ , т.к. при меньшей освещенности колебания величины « $\Gamma$ » значительны и погрешность вычислений увеличивается. Доля устьичной регуляции оценивалась как для коротких периодов времени (часы, дни), так и длинных периодов (декады, месяцы).

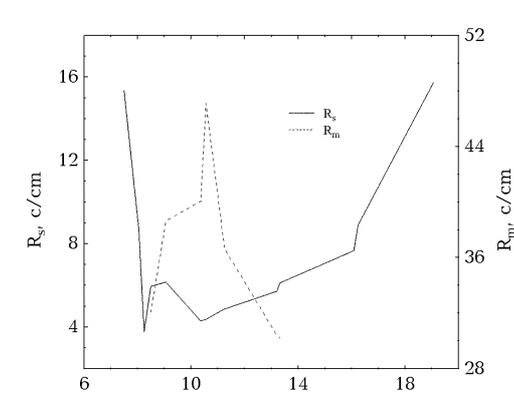
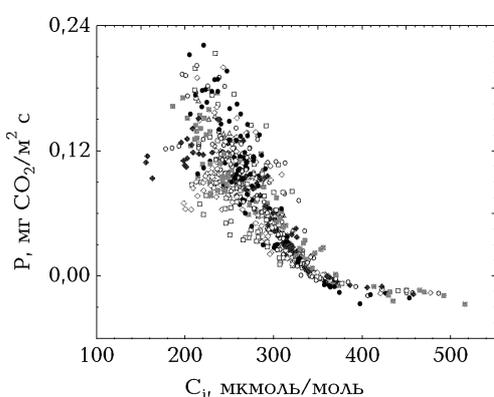
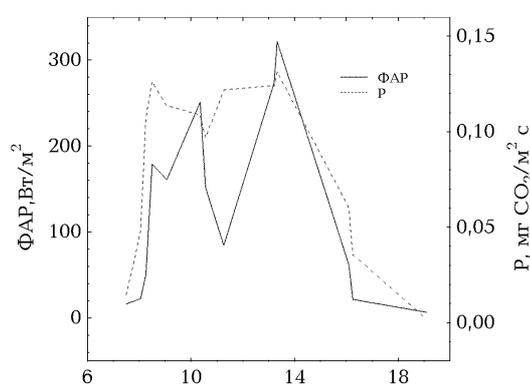
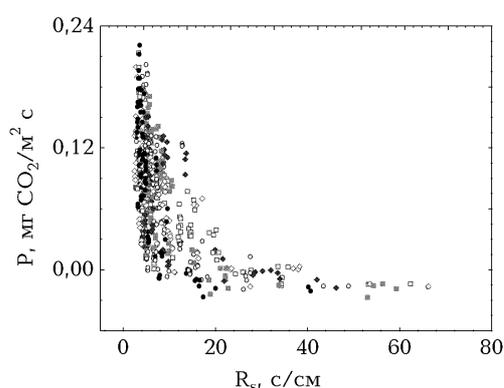
Для периода 5–17 мая со среднедневными температурами от  $3$  до  $13$  °С и эпизодическими ночными заморозками среднедневное значение  $r_{sc} / (r_{sc} + r_m)$  лежит в интервале  $0,11$  до  $0,28$ . При этом среднедневные значения устьичного сопротивления ( $r_{sc}$ ) изменялись от  $4,8$  до  $19,4$  с/см ( $g_{sc} = 83 - 21 \text{ mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{c})$ ). В течение 10 майских дней минимальные значения устьичного сопротивления имели тенденцию к снижению, что указывает на сравнительно широкое раскрытие устьиц. Потепление с 14 до 17 мая (среднесуточная температура воздуха –  $20,7$  °С) привело к сильной устьичной регуляции процессов фотосинтеза и транспирации ( $r_{sc} = 62,8 - 67,1$  с/см). В эти дни устьичное сопротивление в несколько раз превысило мезофильное. Причиной этого бы-

ли низкие температуры почвы на глубинах 10-60 см (+2 – +4 °С). В целом для всего весеннего периода отношение  $r_{sc}/(r_{sc} + r_m)$  составило 0,35. Поэтому можно сказать, что в основном в весенний период мы имели дело с регуляцией фотосинтеза метаболическими процессами.

В летний период (июнь – июль) доля устьичного сопротивление диффузии  $CO_2$  составила 44%, но в течение 16 дней средние значения  $r_{sc}$  были больше  $r_m$ , и в жаркие дни на протяжении этих двух месяцев в течение нескольких дневных часов сопротивления  $r_{sc}$  и  $r_m$  были близки. Таким образом, даже в хорошо оводненном сосняке черничном свежем устьичная регуляция достаточно сильная.

В начале августа, несмотря на мало изменившиеся внешние условия наблюдали уменьшение фотосинтеза более чем в два раза (Болондинский, Кайбияйнен, 2003). При этом средние значения устьичного сопротивления изменились мало. Для всего августовского периода  $r_{sc} = 14,1$  с/см ( $g_{sc} = 28,4$  mmol/(m<sup>2</sup>·c)), а мезофильное сопротивление возросло до 60,8 с/см ( $g_m = 6,58$  mmol/(m<sup>2</sup>·c)), то есть уменьшение фотосинтеза было вызвано в основном метаболическими процессами. Детальное рассмотрение суточной динамики  $r_{sc}$  и  $r_m$  показывает, что и в августе имеются моменты, когда оба сопротивления достаточно близки.

Обычно с восходом солнца в течение нескольких минут происходило падение  $r_{sc}$  от очень больших величин, характерных для предутренних часов, до довольно низкого значения – 5–6 с/см. До 14–15 часов наблюдается слабый рост устьичного сопротивления, а с 15 часов оно быстро возрастает до 15–20 с/см. Следующий рост  $r_{sc}$  начинается при уменьшении освещенности с 60 до 0 Вт/м<sup>2</sup>. Такого явления обычно не наблюдалось ни в весенний, ни в летний периоды. Летом на протяжении светового дня после утреннего падения устьичное сопротивление колеблется около некоторого значения иногда со слабым трендом в сторону увеличения к вечеру. Лишь в период атмосферной засухи прослеживается возрастание  $r_{sc}$  в полуденные часы. И в августе устьичная регуляция днем на фоне большого мезофильного сопротивления не имеет решающего значения. В летний период прослеживается тенденция к снижению  $r_m$  с ростом  $r_{sc}$ , и их сумма ( $r_{tc}$ ) изменяется в достаточно узком интервале. Характер этой зависимости экспериментально подтверждает модельные расчеты (Цельникер и др. 2007). При больших значениях фотосинтеза (12–16 мг  $CO_2$  / (г·час) в период интенсивного роста связь между  $r_{sc}$  и  $r_m$  близка к линейной, то есть растение в этот момент стремится путем обменных процессов сохранить высокий уровень  $CO_2$ -газообмена, не допуская сильного обезвоживания своих структур.



**Рис. 1.** Зависимость  $CO_2$ -газообмена (P) побегов 30-летней сосны от межклеточной концентрации ( $C_i$ ) и устьичного сопротивления ( $r_{sc}$ ).

**Рис. 2.** Суточная динамика фотосинтетически активной радиации (ФАР) и фотосинтеза (P), устьичного ( $r_{sc}$ ) и мезофильного ( $r_m$ ) сопротивлений у побега в средней части кроны 7-метрового 30-летнего дерева в сосняке вересковом.

Второй эксперимент проводился в конце августа в более жестких по водоснабжению условиях на деревьях 10–30-летнего возраста в сосняке вересковом. Данный период характеризовался малой облачностью, большим размахом суточных температур (3–22 °С). Дефицит водяных паров в воздухе в некоторые дни превышал 2000 Па, что является редким явлением в это время года. Запасы влаги в почве составляли в 0–20 см и 0–50 см слоях 14 и 25 мм соответственно.

Устьичное сопротивление с 8 до 16 часов изменялось в пределах 4–7 с/см ( $g_{sc} = 100–57 \text{ mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{c})$ ) и мало влияло на общее сопротивление диффузии (рис. 2). Значения  $C_i$  находились в интервале 220–320 мкмоль/моль. С увеличением фотосинтеза  $C_i$  уменьшалась (рис. 1). Для большинства побегов корреляция  $C_i$  и  $r_m$  достаточно высока ( $r^2=0,74–0,87$ ). В утренние полуденные часы рост транспирации был обусловлен в основном ростом  $D$ . Устьичная регуляция процесса очень слабая. Так как фотосинтез в это время был достаточно стабилен (рис. 2), продуктивность транспирации (P/E) уменьшалась. При увеличении  $D$  с 800 до 1600 Па она упала более чем в 4 раза. Такое неэкономное расходование воды, очевидно связано с большой потребностью в ассимилятах, а также косвенно свидетельствует о достаточно хорошем водном снабжении растений в данный период развития. Подобные ситуации неоднократно имели место и в летний период в сосняке черничном свежем. По всей вероятности, фактор оптимизации является далеко не единственным в выборе стратегии поведения растения. В различные фазы вегетации при реализации генетически заложенных программ приоритеты могут изменяться и это отражается на характере устьичной регуляции фотосинтеза.

#### Литература

- Молдау Х. А. Устьица – универсальные регуляторы фотосинтеза // Физиология растений. 1977. Т. 24. № 5. С. 969–975.
- Молчанов А. Г. Соотношение фотосинтеза и транспирации у сосны обыкновенной в условиях южной тайги // Лесоведение. 1986. № 4. С. 76–82.
- Цельникер Ю. Л., Корзухин М. Д., Суворова Г. Г., Янькова Л. С., Копытова Л. Д., Филиппова А. К. Анализ влияния факторов среды на фотосинтез хвойных Предбайкалья // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. С-Петербург, Гидрометеоздат, 2007. Т. XXI. С. 265–292.
- Berninger, F., Makela, A. & Hari, P. Optimal control of gas exchange during drought: Empirical evidence // Ann. Bot. 1996. V. 77. P. 469–476
- Farquhar G., von Caemmerer S. Modelling of photosynthetic response to environmental conditions // Encyclopedia of plant physiology, New series. V. 12B. / Ed. Lange, O., Nobel, P., Osmond, C. & Ziegler, H. Physiological plant ecology II. Berlin: Springer-Verlag, 1982. P. 550–587.
- Troeng E., Linder S. Gas Exchange in a 20-year-old Stand of Scots Pine II. Variation in net Photosynthesis and Transpiration within and between Trees // Physiol. Plant. 1982. V. 54. № 1. P. 15–23.

## НИЗКАЯ ТЕМПЕРАТУРА ИМИТИРУЕТ ЭФФЕКТ СИЛЬНОГО СВЕТА, А ВЫСОКАЯ – ДЕЙСТВИЕ ЗАТЕНЕНИЯ НА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ

Буболо Л.С., Кислюк И.М.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Адаптация растений к температуре индуцирует появление структурных и функциональных особенностей фотосинтетического аппарата, которые развиваются и при адаптации к условиям освещения.

Рост при низкой температуре приводит к утолщению листовых пластинок, увеличению размеров клеток хлоропласта, формированию хлоропластов с относительно малым суммарным объемом тилакоидов и большим объемом стромы. Эти особенности характерны как для растений из холодных местобитаний (тундра), так и для более теплолюбивых растений, выращенных при пониженной температуре, а также для многих зимнезеленых растений средней полосы в осенне-зимний период.

В листьях высших растений и у зеленых водорослей рост на холоде приводит к снижению содержания хлорофилла (в расчете на хлоропласт), отношения хлорофилл/каротиноиды и к увеличению пула пигментов виолак-сантинового цикла. В хлоропластах растений, растущих при пониженной температуре, по сравнению с растущими в тепле среднее число тилакоидов в гранах и соотношение длины мембран appressed/non-appressed меньше, с чем связано увеличение отношения  $X_l \text{ a}/X_l \text{ б}$  и уменьшение количества полипептидов ССК2. Увеличенный объем стромы по отношению к сумме тилакоидов коррелирует с повышенным содержанием ферментов цикла Кальвина, в том числе Рубиско (в расчете на хлорофилл). Как правило, подобная организация фотосинтетического аппарата обеспечивает высокую фотосинтетическую способность в широком температурном диапазоне.

Все эти признаки у разных видов выражены в различной степени. Однако можно считать, что они являются типичными для акклиматизированных к низкой температуре холодостойких растений.

Такие же структурные и функциональные особенности фотосинтетического аппарата формируются под действием сильного света. При полном солнечном освещении даже при благоприятных для фотосинтеза и роста условиях лишь около 10% поглощенной энергии используется в фотосинтетических реакциях. При пониженной температуре процент утилизации поглощенного света еще ниже. Перечисленные выше особенности организации фотосинтетического аппарата связаны с защитой реакционных центров ФС2 от повреждающего действия избытка энергии и поэтому имеют адаптивное значение для фотосинтеза как при повышенной освещенности, так и при пониженной температуре. Низкое содержание хлорофилла и комплексов ССК2 в хлоропласте уменьшает поглощение света. Ксантофиллы и каротиноиды выполняют фотопротекторную функцию. Активная фиксации CO<sub>2</sub>, которую обеспечивает высокая концентрация Рубиско и других ферментов цикла Кальвина, также способствует максимально возможному использованию поглощенной световой энергии.

Повышение температуры роста вызывает изменение в организации фотосинтетического аппарата аналогичные тем, которые вызывает затенение. Листья растений, растущих при более высокой температуре, по сравнению с листьями, формирующимися на холоде, тоньше, клетки хлоренхимы обычно мельче, хлоропласты располагаются вдоль клеточных стенок, не затеняя друг друга (напротив, в клетках растений в тундре и в средней полосе зимой хлоропласты размещаются группами или слоями, нередко под углом к клеточной стенке). В хлоропластах под действием тепла увеличиваются содержание хлорофилла, число тилакоидов и их суммарная длина, относительное количество крупнотилакоидных гран. Отмечено увеличение отношения мембран appressed/non-appressed, которое часто, но не всегда, сопровождается снижением отношения Хл а /Хл б и увеличением количества полипептидов ССК2.

Реорганизация тилакоидной системы в зрелых хлоропластах может произойти за очень короткий срок. В результате 3-х часовых экспозиций при супероптимальной температуре (тепловых шоков), повышающих терморезистентность фотосинтеза, в хлоропластах пшеницы и земляники увеличивается число и суммарная протяженность фотосинтетических мембран. Формируются многотилакоидные граны, уменьшается доля гран с малым количеством тилакоидов. В этом случае изменения в структуре хлоропластов не сопровождались какими-либо сдвигами в содержании и соотношениях фотосинтетических пигментов, мембранных и растворимых белков. Однако одновременно с увеличением объема тилакоидной системы в 1,4 раза в хлоропластах пшеницы в 1,5 раза увеличилось содержание хлоропластных липидов, что указывает на формирование тилакоидов с измененной молекулярной структурой, для которой характерны высокие соотношения липиды / белок и липиды / хлорофилл.

Многотилакоидные граны «теневого» типа могут также формироваться в результате объединения предсуществующих мелких гран. Это происходит под действием более коротких интенсивных прогревов и не сопровождается увеличением суммарной длины тилакоидов и стимуляцией синтеза липидов.

В отличие от «световой» структуры, формирующейся под действием холода и имеющей несомненное приспособительное значение, вопрос о значении образования тилакоидной системы «теневого» типа в результате действия повышенной температуры остается открытым.

#### Литература

Кислюк И.М., Буболо Л.С., Каменцева И.Е., Котлова Е.Р., Шерстнева О.А. Тепловой шок увеличивает терморезистентность фотосинтетического транспорта электронов, количество мембран и липидов в хлоропластах листьев пшеницы // Физиология растений. 2007. Т.54. С. 517–525.

Кислюк И.М., Васильковский М.Д., Буболо Л.С., Палева Т.В., Влияние температуры на строение листьев и фотосинтез *Carex lugens* (Суреевые) *Arctagrostis arundinacea* (Роасеае). // Ботан. журн. 1983. Т.68. С. 1325–1332.

Мирославов Е.А., Вознесенская Е.В., Буболо Л.С. Структура хлоропластов северных растений в связи с адаптацией фотосинтетического аппарата к условиям Арктики. // Физиология растений. 1996. Т.43. С. 374–379.

Пьянков В.И., Васильковский М.Д., Температурная адаптация фотосинтетического аппарата растений арктической тундры о.Врангеля *Oxuria digyna* и *Alopecurus alpinus* // Физиология растений. 1994. Т. 41. С. 517–525.

Adams III W.W., Demmig-Adams B., Rosenstiel T.N., Brightwell A.K., Ebbert V. Photosynthesis and photoprotection in overwintering plants // Plant Biol. 2002. V.4. P. 545–557.

Maxwell D.P., Falk S., Trick C.G., Huner N.P. Growth at low temperature mimics high-light acclimation in *Chlorella vulgaris* // Plant Physiol. 1994. V.105. P. 535–543.

## ЭФФЕКТИВНОСТЬ ДЕЙСТВИЯ СИНТЕТИЧЕСКИХ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА НА РАСТЕНИЯ ТОМАТА (*LYCOPERSICON ESCULENTUM* MILL) В СВЯЗИ С УСЛОВИЯМИ ВЫРАЩИВАНИЯ

Будыкина Н.П., Алексеева Т.Ф., Хилков Н.И.

Петрозаводск, Институт биологии Карельского научного центра РАН

В последние десятилетия наряду с созданием устойчивых и высокопродуктивных сортов растений с помощью селекции и генной инженерии используют и другие методы воздействия, модифици-

рующие или усиливающие реализацию генетического потенциала продуктивности растений в пределах нормы реакции генотипа. Это биологически активные вещества, в частности, синтетические регуляторы роста и развития растений, дающие существенный экономический эффект (Будыкина и др., 1997, 1998, 1999, 2003, 2007; Kamuro, Tacatsuto, 1999; Kripach et al. 2000; Деева, 2001; Малеванная, 2001; Лукаткин и др., 2003; Прусакова и др., 2005 и др.).

Мы провели изучение эффективности действия различных по природе и механизму действия синтетических рострегулирующих препаратов (хлорхолинхлорида – ССС, силка и эпина\* экстра) на растения томата (*Lycopersicon esculentum* Mill) при культивировании его в различных типах культурооборота (зимне-весеннем, весенне-летнем и летне-осеннем) в условиях Карелии.

Выполненные исследования показали, что реакция томата на обработку препаратами, на основании оценки в онтогенезе их ростовых и генеративных процессов, устойчивости к стресс-факторам, урожайности и качества продукции, меняется в зависимости от комплекса микроклиматических факторов, фазы развития растений при обработке, концентрации (дозы) и способа применения препарата.

Установлено, что эффекты действия хлорхолинхлорида зависят от температуры воздуха и освещенности в теплице, влажности почвы и уровня минерального питания. Так, в рассадный период ССС тормозит апикальный рост растений томата при температурах в диапазоне 15–42 °С (физиологически оптимальные и повышенные температуры среды) и стимулирует подъем холодоустойчивости в области низких положительных и оптимальных температур (6–27 °С).

Анализ данных по изучению действия препарата на показатели рассады при различной интенсивности освещения показал (табл. 1), что ростингибирующий эффект ретарданта сильнее в условиях пониженной освещенности (4–6 тыс. лк). Отмечены и некоторые различия в распределении сухой биомассы целого растения при низкой и более высокой (8–10 тыс. лк) освещенности. К концу рассадного периода у обработанных хлорхолинхлоридом растений доля стеблей в общей массе примерно вдвое ниже, а доля корней, наоборот, в 1,5 раза выше, чем у контрольных растений. Подчеркнем, что последнее положительно сказывается на укоренении рассады в теплицах. При этом разница в биомассе при обеих интенсивностях освещения была меньше в группе растений, обработанных ретардантом, чем у растений контрольных вариантов. Независимо от уровня освещенности хлорхолинхлорид существенно ускорял генеративное развитие томатов. Препарат способствовал лучшему использованию световой энергии растениями, и уровень освещенности в зимние месяцы 4 тыс. лк обеспечивал высокое качество рассады. В режиме низкой освещенности ростингибирующий эффект ретарданта усиливался и сохранялся дольше, нежели при освещенности 8–10 тыс. лк. При высоких интенсивностях облученности рассады (выращивание ее в весенние и летние месяцы) положительное влияние препарата обнаружено только при увеличении дозы до 50–100 мг/раст. (в зимний период оптимальной является доза 20 мг/раст.). В послерассадный период повышение содержания азота в тепличных грунтах существенно ослабляет росттормозящее действие ретарданта и стимулирует при этом раннюю и общую продуктивность. Снижение влажности почвы в первые две недели после высадки рассады до 50% ППВ, наоборот, усиливает ростингибирующее влияние ССС и приводит к снижению урожайности.

Таблица 1

Влияние хлорхолинхлорида (ССС, доза 20 мг/растение) при различной освещенности на качество рассады томатов (сорт Ласточка) перед высадкой в зимнюю теплицу

Показатель	Освещенность, тыс.лк			
	4–6		8–10	
	контроль	ССС	контроль	ССС
Высота растений, см	60 ± 5	30 ± 3	45 ± 4	32 ± 4
Диаметр стебля в области 5–6-го междоузлия, мм	5,0 ± 0,3	6,5 ± 0,4	5,4 ± 0,2	6,9 ± 0,2
Число листьев, шт.	14,5 ± 0,3*	14,1 ± 0,2*	14,9 ± 0,3*	14,0 ± 0,2 *
Фаза развития	Цветение 1-го, бутонизация 2-го соцветия	Цветение 1-го и 2-го, бутони- зация 3-госоцветия	Цветение 1-го, бутонизация 2-го соцветия	Цветение 1-го и 2-го, бутони-зация 3-го соцветия
Сухая масса одного растения, г	14,08 ± 0,3	10,1 ± 0,2	12,3 ± 0,2	11,1 ± 0,3
В том числе:				
листья		5,0 ± 0,3		
стебли	5,9 ± 0,2	3,0 ± 0,1	4,5 ± 0,1	5,2 ± 0,2
корни	7,7 ± 0,3	2,1 ± 0,1	6,1 ± 0,2	3,5 ± 0,2
	1,2 ± 0,0		1,7 ± 0,1	2,4 ± 0,1

\* Недостоверно различающиеся пары средних

Проведенное изучение реакции растений томата на обработку биорегулятором силк (натуральная смесь натриевых солей тритерпеновых кислот, выделенных из древесной зелени пихты сибирской) позволило нам определить диапазон концентраций (доз), при которых наблюдаются положительные эффекты препарата. Установлено, что обработка 0,005%-ным раствором силка растений на стадии рассады интенсифицирует рост и развитие, повышает массу растений: вегетативных органов – на 47%, корневой системы – на 85 %. Таким образом, силк позволяет повысить качество рассады и одновременно сократить сроки ее выращивания. Особенно эффективной оказалась доза 0,75 мг/раст. при трехразовом опрыскивании растений в фазах цветения второй, третьей – четвертой и пятой – шестой кисти. При высоком уровне солнечной радиации в сочетании с высокой температурой использование этого приема повысило завязываемость плодов на второй кисти на 8%, третьей – на 14%, четвертой и пятой – на 13% и шестой – на 18%. При этом созреванию плодов начиналось на 3–5 дней раньше, чем с контрольного варианта. Ко времени первого сбора плодов с контрольных растений в варианте с обработкой силком было проведено два сбора. Ранний урожай зрелых плодов превысил контроль на 1,8 кг/м<sup>2</sup>, общий за оборот – на 22% и составил 12,1 кг/м<sup>2</sup>. Важно отметить, что силк повышал устойчивость растений томата к фитопатогенам, в частности, к серой гнили и черной бактериальной пятнистости.

Таким образом, наши исследования по изучению действия фиторегулятора силк на тепличную культуру томата в оптимальных и неблагоприятных условиях выращивания доказывают, что препарат способен усиливать процессы роста, развития и повышать продуктивность и иммунитет растений.

Результаты опытов с препаратом эпина\*<sub>экстра</sub> (д.в. эпибрасинолид – синтетический аналог природного фитогормона – в концентрации 0,025 г/л) показали, что препарат обладает полифункциональным действием. Во-первых, в условиях весенней пленочной теплицы он обеспечивает высокую приживаемость рассады при низкой температуре в корнеобитаемой среде и стимулирует дальнейший рост растений. Во-вторых, в режиме относительно низкой завязываемости плодов, обусловленной недостаточным соответствием температуры и влажности воздуха требованиям культуры, препарат уменьшает опадание генеративных органов, индуцирует образование и дальнейший рост плодов. Более того, установлена способность эпина\*<sub>экстра</sub> ограничивать (уменьшать) пораженность растений томата серой гнилью (возбудитель гриб *Botrytis cinerea* Pers.). Серая гниль плодов – распространенное в защищенном грунте, особенно в пленочных теплицах, заболевание. Исследования показали значительное снижение степени распространения серой гнили при обработке растений в фазе цветения 3–4 – го соцветий. В этом варианте не отмечено поражения заболеванием бутонов, завязей, а позднее и плодов. Число растений с листовой и стеблевой формами серой гнили составило 2,0 и 0,5% соответственно. В контрольном варианте процент растений с поражением надземных органов составил: листьев – 6,4%, стеблей – 4,3%, бутонов и плодов – 6,0%.

Таблица 2

Влияние эпина\*<sub>экстра</sub> на урожайность томатов F<sub>1</sub> Верлиока в весенне– летнем культурообороте

Вариант	За первые две недели плодоношения			За весь период плодоношения		
	всего, кг/м <sup>2</sup>	прибавка к контролю		всего, кг/м <sup>2</sup>	прибавка к контролю	
		кг/м <sup>2</sup>	%		кг/м <sup>2</sup>	%
Контроль	3,4	–	–	8,5	–	–
Полив рассады	4,2	0,8	23,5	9,7	1,2	14,1
Полив рассады + опрыскивание через 5 дней после посадки	4,6	1,2	35,2	10,4	1,9	22,3
Опрыскивание в фазе цвет. 3–4-го соцветий	3,9	0,5	14,7	11,5	3,0	35,2
Полив рассады + опрыскивание через 5 дней после посадки + опрыскивание в фазе цвет. 3–4 –го соцветий	4,8	1,4	41,1	12,4	3,9	45,9
НСР <sub>05</sub>	0,2			0,4		

Как правило, применение эпина\*<sub>экстра</sub> приводит к повышению продуктивности томата. Так, например, при выращивании его в весенних пленочных теплицах урожай плодов за первые две недели плодоношения по сравнению с контролем увеличился на 15–41%, за весь период плодоношения на 14–46% в зависимости от кратности и способа обработки. Наиболее высокие темпы поступления ранней продукции обеспечила дву- и трехкратная обработка (рассады и вегетирующих растений) (табл. 2). Особо подчеркнем, что препарат оказывает положительное действие при небольших нормах расхода – 5,6–12 мг д. в. на га.

Таким образом, представленные данные позволяют утверждать, что все три препарата проявляют свою активность во взаимодействии с условиями окружающей среды. Показано, что ССС, силк и эпин\*<sub>экстра</sub> способны существенно модифицировать ответ растений на неблагоприятное действие факторов среды и целена-

правленно менять характеристики томатов, такие как рост, термо- и болезнестойчивость, а также продуктивность, сроки и продолжительность плодоношения.

*Литература*

- Будыкина Н.П., Алексеева Т.Ф., Хилков Н.И., Малеванная Н.Н. Эффективность применения препарата циркон на картофеле и капусте цветной //Агрохимия. 2007. № 9. С. 32–37.
- Будыкина Н.П., Дроздов С.Н., Курец В.К., Прусакова Л.Д. Комплексное использование фиторегуляторов на томате в весенне-летнем обороте //Агрохимия. 1997. № 8. С. 52–55
- Будыкина Н.П., Дроздов С.Н., Курец В.К., Прусакова Л.Д., Тимейко Л.В. Особенности реакции растений огурца на действие хлорхолинхлорида при разных световых и температурных условиях среды //Агрохимия. 1998. № 8. С. 40–44.
- Будыкина Н.П., Курец В.К., Дроздов С.Н., Волкова Р.И., Прусакова Л.Д. Эффективность совместного применения ретардантов на тепличной культуре огурца //Агрохимия. 1999. № 11. С. 58–63.
- Будыкина Н.П., Тимейко Л.В., Савина И.В., Хилков Н.И. Эффективность эпибрасинолида как регулятора плодообразования у тепличного томата //Наука и образование – 2003: Матер. Всерос. научн.-технич. конф. Мурманск, 2003.
- Деева В.П. Генетическая детерминация адаптивных реакций отдельных генотипов при воздействии регуляторов роста в условиях стресса //Регуляторы роста и развития растений в биотехнологиях. Тез. докл. междунар. конф. М., 2001. С. 81.
- Лукаткин А.С., Жамгарян Ю.А., Пугаев С.В. Влияние тиадазурина на продуктивность, холодоустойчивость и качество плодов огурца //Агрохимия. 2003. № 7. С. 52–59.
- Малеванная Н.Н. Циркон на службе растений //Гавриш, 2001. № 1. С. 21.
- Прусакова Л.Д., Малеванная Н.Н., Белопухов С.Л., Вакуленко В.В. Регуляторы роста растений с антистрессовыми и иммунопротекторными свойствами. //Агрохимия. 2005. № 11. С. 76–86.
- Kamuro Y., Tacatsuto S. Practical application of brassinosteroids in agricultural fields //Brassinosteroids: steroidal plant hormones. Tokyo, 1999. P. 223–241.
- Kripach V., Zhabinski J.V., de Groot A. Twenty years of Brassinosteroids: Steroidal plant hormones warrant better crops for the XXI century //Annals of Botany. 2000. V. 86. P. 441–447.

**ОБЩАЯ СХЕМА ВЗАИМОСВЯЗИ ПОТОКОВ И ПУЛОВ УГЛЕРОДА ПРИ ФОТОСИНТЕЗЕ И ДЫХАНИИ И ВЛИЯНИЕ НА НИХ ФАКТОРОВ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ**

**Быков О.Д.**

*Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН*

С того времени, как М.Кальвин с группой своих сотрудников раскрыли тайны превращения углерода при фотосинтезе (Бассем, Калвин, 1962), а Д. Арнон описал фотосинтетическое фосфорилирование в рамках единой схемы фотосинтеза (Арнон, 1962)), прошло более столетия. Немало было сделано за этот период в познании как самого фотосинтеза (Мокроносков, Гавриленко, 1992), так и другого глобального жизненного процесса, – дыхания (Головкин, 1999; Семихатова, Чиркова, 2001; Медведев, 2004). Трудными многими исследователями была показана ошибочность прежней концепции о конкурентном взаимоотношении этих процессов и установлено, что между ними существует тесная связь и взаимовлияние. В общей схеме метаболизма органических веществ в растении фотосинтез и дыхание выступают как участники одной биохимической цепи реакций, на одном участке которой находится фотосинтез, на другом – дыхание. Существует несколько факторов влияющих на интенсивность дыхания, из них, пожалуй, наиболее сильным является фотосинтез.

Связи и взаимовлияние процессов фотосинтеза и дыхания прослеживается во многих аспектах и практически на всех уровнях организации биологических систем, начиная с фотосинтезирующей клетки и кончая биосферой в целом. Эта связь относится не только к пути углерода, но и, как известно, к пути трансформации энергии. Выражается она в общности той «разменной энергетической монеты» – АТФ, которая используется и в фотосинтезе, и в дыхании.

В литературе не раз обсуждалась проблема взаимосвязи фотосинтеза и дыхания. Помимо научного интереса к ней (Заленский, 1957; Моиз, 1962; Быков, 1963) имелись и причины практического характера: можно ли рассчитывать на повышение продуктивности растений, ведя селекцию на пониженное дыхание? (Zelitch, 1975). До сих пор эта проблема не получила своего окончательного решения в плане ответа на вопрос – усиливает или ослабляет фотосинтез дыхание и в какой мере? Так же окончательно не дан ответ на вопрос о том, как дыхание влияет на фотосинтез? Решение этих вопросов вряд ли может быть достигнуто на основе изучения только отдельных частных реакций без построения и анализа общих схем взаимосвязи дыхания и фотосинтеза.

В данной работе мы рассматриваем одну из таких общих схем, построенную для анализа путей углерода при фотосинтезе и дыхании в фотосинтезирующих клетках, тканях или листьях растений, от-

влекаясь от их реальной величины, структуры и анатомии. Нас будут интересовать направление и величина потоков углерода между его пулами в зависимости от основных факторов внешней среды. Пулы на схеме (рис.1) представлены в виде кругов и обозначены буквами X, Y, Z; потоки углерода – стрелками, указывающими направление потока. Буквой X обозначен пул свободного акцептора CO<sub>2</sub> – органического соединения, которое тем или иным образом способно соединяется с молекулой углекислого газа (в свободной или ионной форме), образуя поток углерода (стрелка 1a), который направлен в пул Y. В этот последний пул мы включаем вещества, являющиеся промежуточными продуктами фотосинтеза и дыхания. Из рис. 1 видно, что процесс, который мы называем истинным фотосинтезом, выражается стрелкой 1, идущей от CO<sub>2</sub> в пул Y.

Наряду с истинным фотосинтезом, регулируемым концентрацией CO<sub>2</sub> и концентрацией акцептора углекислого газа, пул X дает начало еще одному процессу – фотодыханию (Goldsworthy, 1970), зависящему от концентрации кислорода [O<sub>2</sub>]. Оба названных процесса катализируются одним и тем же «двуликим» ферментом – РБФ- карбоксилазой/оксигеназой (РУБИСКО). В результате взаимодействия молекулярного кислорода с РБФ часть углерода пула X попадает в пул Y (стрелка 2a), где продукты окисления РБФ (2-фосфогликолат и 3-фосфоглицерат) претерпевают ряд превращений. При этом из фосфогликолата последовательно образуются гликолат, глиоксилат, глицин и, наконец, серин и CO<sub>2</sub> фотодыхания. На схеме рис. 1 поток углерода, отражающий процесс фотодыхания, выражен в виде стрелки 2, направленной от пула Y к CO<sub>2</sub>.

Процессы ассимиляции углекислого газа и фотодыхания приводят к трате акцептора CO<sub>2</sub>. При наличии только этих процессов пул X должен был бы уменьшаться. Но такого уменьшения может и не происходить в результате функционирования пула Y и регенерации в нем РБФ, что показано на рис. 1. стрелкой 4. Скорость этого процесса зависит, очевидно, от концентрации интермедиатов пула Y и АТР, образующегося в ходе циклического и нециклического фотофосфорилирования (Арнон, 1962). В свою очередь процессы фотофосфорилирования определяются состоянием пигментного аппарата (ПА), состоянием электрон транспортной цепи (ЭТЦ), интенсивностью и спектральным составом света (на схеме фактор «Свет»). Влияние этого фактора на поток углерода из пула Y в пул X выражено на рис. 1. пунктирной стрелкой, в отличие от полужирных сплошных линий, которыми обозначены потоки углерода.

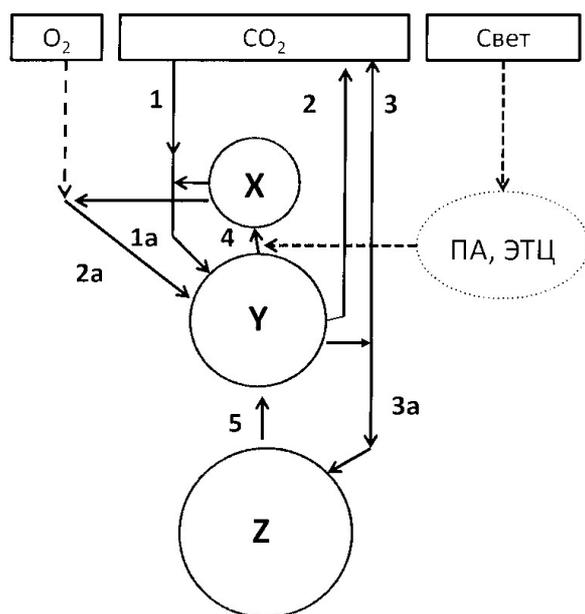


Рис. 1. Общая схема взаимосвязи потоков и пулов углерода при фотосинтезе и дыхании (объяснения в тексте)

Роль пула Y не ограничивается участием в фотодыхании, в пополнении пула X и тем самым в поддержании истинного фотосинтеза. Не менее важна его роль в других процессах дыхания, связанных с реакциями декарбоксилирования, осуществляемыми посредством цикла Кребса, пентозофосфатного пути, метаболизма интермедиатов гликолиза и брожения. Независимо от химической природы участников дыхательного метаболизма в результате всех названных процессов образуется единая энергетическая валюта – АТР, углекислый газ, вода. Поток углерода (CO<sub>2</sub>), генерируемый в результате этого суммарного процесса, который называют «темновым», «митохондриальным», по нашему мнению лучше – «остаточным» дыханием (Быков, 2006), на схеме показан стрелкой 3. Образующиеся в процессах остаточного дыхания энергетические эквиваленты тратятся как на регенерацию акцептора CO<sub>2</sub>, так и на син-

тез конечных продуктов, запасаемых в пуле  $Z$ . К пулу  $Z$  мы относим конечные продукты фотосинтеза, запасные вещества, являющиеся исходными субстратами дыхания (сахароза), белки, жиры, высокомолекулярные углеводы (крахмал). Во время фотосинтеза пул  $Z$  растет за счет поступления углерода из пула промежуточных соединений  $Y$ , что на схеме выражает участок линии  $3a$ . Вместе с тем пул  $Z$  тратит часть своего запаса углерода в процессах катаболизма высокомолекулярных соединений, образуя промежуточные продукты, поступающие в виде потока углерода из пула  $Z$  в пул  $Y$ . На рис.1. этот поток показан в виде стрелки 5.

Рассмотренная схема отражает главные связи и направления потоков углерода при фотосинтезе и дыхании, которые свойственны  $C_3$ -растениям. Для других фотосинтетических групп растений ( $C_4$ , САМ) схема на рис. 1 должна быть несколько изменена.

Таким образом, согласно рассмотренной схеме пул углерода  $X$  дает начало процессам фотосинтеза и фотодыхания, пул  $Y$  участвует во всех процессах дыхания, пул  $Z$  – отражает метаболизм конечных и запасных продуктов фотосинтеза.

Описывая данную схему, мы почти не касались ее энергетического аспекта. Это специальный и важный вопрос, требующий особого рассмотрения. Тем не менее, здесь следует указать, что в энергетическом отношении потоки и пулы углерода, представленные в схеме, далеко не равнозначны. То же касается степени восстановленности химических соединений, входящих в их состав. Очевидно, что углекислый газ в этом отношении характеризуется наиболее низкими показателями. Поэтому при его связывании акцептором и образовании продуктов реакции происходит снижение названных показателей (в среднем на единицу массы углерода) по сравнению с их исходным значением. Отсюда следует, что молекулы акцептора, входящие в состав пула акцептора  $CO_2$ , находятся на более высоком энергетическом уровне по сравнению с органическими веществами пула  $Y$ . Это согласуется с тем, что пополнение пула  $X$  согласно схеме (стрелка 4) происходит при участии АТФ.

Менее определенная картина имеет место при сравнении энергетики пулов  $Y$  и  $Z$ . Тем не менее, на данном этапе анализа можно принять, что углерод пула  $Z$  при фотосинтезе по рассматриваемым показателям находится на более высоком уровне, чем углерод пула  $Y$ . Однако, различие в энергетике этих пулов не является постоянной величиной.

Рассмотренная нами схема взаимосвязи потоков и пулов углерода при фотосинтезе и дыхании может быть математически формализована. Например, ее можно описать системой дифференциальных уравнений, в которых переменными являются концентрации углерода в пулах и уровень напряженности внешних факторов, а постоянными – параметры, характеризующие специфику взаимодействия и выбор единиц измерения. Решение этих уравнений строится на основе экспериментальных данных по  $CO_2$ -газообмену и некоторым биохимическим показателям, измеренным при известных значениях факторов среды. Решения позволяют выразить концентрацию углерода в пуле в виде функции от времени, включающую в себя параметры внешней среды и некоторые коэффициенты.

Ценность математической формализации определяется: 1) ее соответствием задачи исследования; 2) ее соответствием совокупности имеющихся опытных данных; 3) ее компактностью и управляемостью и, наконец, 4) ее эвристическими возможностями, т.е. возможностями предсказывать поведение исследуемой системы а priori.

В данном случае математическая формализация рассматриваемой схемы позволяет выяснять особенности влияния внешних факторов на фотосинтез, дыхание и их взаимосвязь при разных сочетаниях условий среды и у разных растительных объектов. При этом нет необходимости проводить большое количество опытов, – достаточно ограничиться лишь теми, которые необходимы для идентификации параметров, входящих в математическое описание схемы. Справедливость схемы можно проверить качественно, сопоставляя известные факты и поведение описываемой системы в соответствующих условиях. Приведем два примера.

Первый пример касается фотосинтетического  $CO_2$ -газообмена листа  $C_3$ -растения, адаптированного к следующим стационарным условиям среды: естественная концентрация углекислого газа (0,03%), интенсивность света не ограничивает фотосинтез, 21%  $O_2$ , температура 20–25 °С. В этих условиях, как правило, скорость истинного фотосинтеза прямо пропорциональна концентрации углекислого газа, а скорость дыхания – величина постоянная. Предложенная схема согласуется с этими положениями. В стационарных условиях, к которым адаптирован лист, пулы углерода  $X$ ,  $Y$ ,  $Z$  должны характеризоваться стационарными значениями концентрации углерода. Тогда скорость истинного фотосинтеза с точностью до постоянного множителя действительно будет равна произведению постоянной величины на концентрацию  $CO_2$ . С другой стороны согласно схеме скорость дыхания на свету складывается из фотодыхания и остаточного дыхания, связанного с функционированием пула  $Y$ . Очевидно, что в стационарных условиях эти слагаемые и их сумма являются величинами постоянными. Таким образом, здесь известные факты и предложенная схема согласуются между собой.

Второй пример касается эффекта Варбурга. Достаточно давно в опытах на листьях пшеницы было показано, что повышение концентрации кислорода в воздухе не только приводит к усилению дыхания на свету, но одновременно и к ослаблению истинного фотосинтеза (Быков, Сахаров, 1980). Этот факт вполне согласуется с результатами анализа рассматриваемой схемы. Действительно, с повышением концентрации кислорода пропорционально растет фотодыхание. Вместе с тем ослабевает скорость истинного фотосинтеза, так как в реакциях связывания с акцептором кислород выступает как антагонист (конкурент)  $CO_2$ .

Сопоставление результатов анализа рассмотренной схемы с рядом других экспериментальных данных показывает возможность ее достаточно широкого использования в решении экофизиологических вопросов взаимосвязи фотосинтеза и, дыхания растений.

Литература

- Арнон Д. И. Фотосинтетическое фосфорилирование и единая схема фотосинтеза // Труды V Международного биохимического конгресса. Симпозиум VI. Механизм фотосинтеза. М. 1962. С. 208–242.
- Бассем Дж. А., Калвин М. Путь CO<sub>2</sub> в фотосинтезирующем растении // Труды V Международного биохимического конгресса. Симпозиум VI. Механизм фотосинтеза. М. 1962. С. 300–320.
- Быков О. Д. Некоторые вопросы взаимосвязи дыхания и фотосинтеза растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1963. 22 с.
- Быков О. Д. Фотодыхание и остаточное дыхание на свету листьев земляники до и после тепловой закалики // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 3.
- Быков О. Д., Сахаров Б. В. Фотосинтетический CO<sub>2</sub>-газообмен листьев пшеницы: анализ эффекта Варбурга // Физиология растений. 1980. Т. 27. № 6. С. 12–21.
- Головки Т. К. Дыхание растений (физиологические аспекты). СПб.: Наука. 1999. 204с.
- Заленский О. В. О взаимоотношениях между фотосинтезом и дыханием // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 11. С. 1674–1691.
- Медведев С. С. Физиология растений. Изд-во СПбГУ. 2004. 336 с.
- Моиз А. Продукты фиксации CO<sub>2</sub> растениями. Соотношение между фотосинтезом и дыханием // Труды V Международного биохимического конгресса. Симпозиум VI. Механизм фотосинтеза. М. 1962. С. 321–331.
- Мокроносов А. Т., Гавриленко В. Ф. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты. М. Изд-во МГУ. 1992. 320с.
- Семихатова О. А., Чиркова Т. В. Физиология дыхания растений. Изд-во СПбГУ. 2001. 220с.

**СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ КЛЕТОК ЛИСТА *TRITICUM AESTIVUM* L. (РОАСЕАЕ) В НАЧАЛЬНЫЙ ПЕРИОД ХОЛОДОВОЙ АДАПТАЦИИ**

**Венжик Ю. В., Фролова С. А., Котеева Н. К. \*, Титов А. Ф.**

*Петрозаводск, Институт биологии Карельского научного центра РАН  
\*Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН*

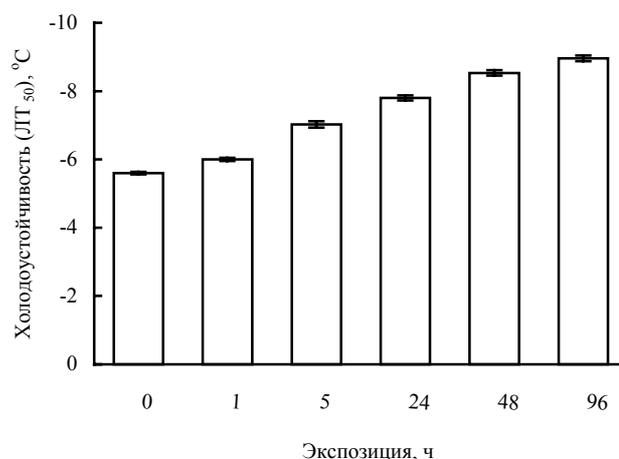
Действие низких температур на растения вызывает в их клетках и тканях широкий спектр структурных и функциональных изменений, значительная часть которых носит защитно-приспособительный характер (Силаева, 1978; Туманов, 1979; Levitt, 1980; Дроздов и др., 1984; Титов, 1989; Кузнецов, 1992; Мирославов, 1994; Kratsch, Wise, 2000; Трунова, 2007). Они сравнительно хорошо изучены, но, как правило, характеризуют завершающий этап процесса холодовой адаптации. В отличие от этого ее начальный период исследован гораздо в меньшей степени, хотя именно в первые часы (сутки) действия холода в клетках и тканях растений происходят весьма важные события, во многом предопределяющие последующий ход процесса адаптации (Титов и др., 2006). Учитывая это, в задачу нашего исследования входило изучение изменений устойчивости, ультраструктуры клеток листа, содержания фотосинтетических пигментов и флуоресценции хлорофилла в начальный период холодового закаливания пшеницы.

Опыты проводили с проростками озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) морозостойкого сорта Московская 39, которые по достижению недельного возраста подвергали действию закалывающей температуры 4°C.

*Холододостойчивость.* Исследования показали, что уже спустя 1 ч после начала закалывания происходит небольшое, но достоверное повышение устойчивости клеток листьев пшеницы, а к концу четвертых суток она достигает максимального уровня, сохраняясь в дальнейшем неизменной (рис.).

*Ультраструктура.* Первые ультраструктурные изменения в клетках мезофилла листьев пшеницы под влиянием температуры 4°C наблюдались уже через 1 ч охлаждения. В этот момент зафиксировано некоторое уплотнение стромы хлоропластов и матрикса митохондрий, появление инвагинаций и выростов у хлоропластов, а также увеличение парциального объема их стромы. Кроме того, в ультраструктуре хлоропластов выявлены изменения, отражающие перестройку тилакоидной системы: увеличение доли гран с малым (2–3) количеством тилакоидов и уменьшение доли крупных гран (табл. 1), хотя общее число гран на единицу площади пластид существенно не изменялось (табл. 2). Об уменьшении размеров гран свидетельствовало снижение среднего числа тилакоидов в гране и уменьшение длинной оси гран (табл. 2).

Спустя 24 ч от начала закаливания в клетках мезофилла листа отмечено увеличение размеров пероксисом и хлоропластов, а также количества митохондрий и пероксисом. В клетках растений, закалываемых в течение 96 ч, обнаружено снижение не только размеров гран хлоропластов, но и их количества, а также коэффициента гранальности по сравнению с контрольными растениями того же возраста (табл. 2).



Влияние холодного закаливания (4°C) на устойчивость проростков пшеницы

Таблица 1

**Влияние холодного закаливания (4°C) на распределение гран по числу тилакоидов в хлоропластах клеток мезофилла листьев у проростков пшеницы, %**

Число тилакоидов в гране, шт.	Экспозиция, ч						
	при 25°C			при 4°C			
	0	24	96	1	5	24	96
2–3	11	15	9	21	21	27	30
4–6	43	32	30	39	44	42	42
7–10	34	34	46	27	30	21	14
11–16	11	17	14	12	4	9	13
17 и более	1	2	1	1	1	1	1

Таблица 2

**Влияние холодного закаливания (4°C) на тилакоидную систему хлоропластов в клетках мезофилла листьев у проростков пшеницы**

Показатели	Экспозиция, ч						
	при 25°C			при 4°C			
	0	24	96	1	5	24	96
Число тилакоидов в гране, шт	7±0,2	8±0,3	8±0,4	6±0,4	6±0,1	6±0,3	6±0,3
Число гран на 10 мкм <sup>2</sup> площади хлоропласта, шт	27±3	30±2	27±2	29±2	25±2	28±2	21±2
Длина грани, мкм	0,36±0,01	0,38±0,01	0,39±0,01	0,32±0,01	0,32±0,01	0,33±0,01	0,32±0,01
Высота грани, мкм	0,13±0,01	0,13±0,01	0,13±0,01	0,13±0,01	0,11±0,01	0,11±0,01	0,10±0,01
Коэффициент гранальности	1,3	1,3	1,3	1,4	1,2	1,1	1,0

*Содержание фотосинтетических пигментов.* Динамика содержания пигментов в светособирающем комплексе (ССК) и фотосистемах (ФС I+II) при закаливании носила сходный характер. В частности, содержание хлорофиллов в ССК снижалось в течение первых 24 ч действия холода, а в фотосистемах (I+II) – через 48 ч от начала закаливания. Затем (при достижении максимальной устойчивости) содержание пигментов постепенно увеличивалось и оставалось в дальнейшем на уровне близком к контрольному.

*Параметры флуоресценции хлорофилла.* Исследования показали, что через 5 ч от начала охлаждения проростков пшеницы происходит небольшое уменьшение относительной скорости электронного транспорта (табл. 3). Однако спустя 96 ч закаливания она была снижена только на 13 % по сравнению с контрольным уровнем. Кроме того, под действием закалывающей температуры уменьшалась и максимальная эффективность фотосистемы II, достоверное снижение которой наблюдали через 24 ч от начала эксперимента (табл. 3). Важно, что через 96 ч охлаждения данный показатель у закаленных проростков был лишь на 20% ниже, чем у контрольных растений. Наряду с этим, отмечено усиление нефотохимического тушения, наиболее выраженное именно через 96 ч от начала действия холода (табл. 3).

В целом, полученные результаты показывают, что уже в самый начальный период закаливания на фоне роста холодоустойчивости растений в клетках их листьев наблюдается целый комплекс ультраструктурных изменений, носящих, очевидно, адаптивный характер. К ним относятся увеличение размеров пероксисом и хлоро-

пластов, количества митохондрий, а также перестройка тилакоидной системы хлоропластов (увеличение доли мелких гран), сопровождающаяся уменьшением коэффициента гранальности (то есть формированием, так называемого, «светового типа» структуры хлоропластов). В это же время (через 1 ч закаливания) зафиксировано существенное уменьшение содержания зеленых пигментов, что может быть связано с перестройкой тилакоидной системы хлоропластов. В наших опытах также установлено очень незначительное (лишь на 15–20 %) снижение скорости электронного транспорта и максимальной эффективности фотосистемы II, а также повышение коэффициента нефотохимического тушения, которое считается адаптивной реакцией фотосинтетического аппарата на снижение температуры (Krause et al., 1990; Demmig-Adams, Adams, 2006).

Таблица 3

**Влияние холодого закаливания (4°C) на показатели флуоресценции хлорофилла *a* в листьях проростков пшеницы**

Показатели	Экспозиция, ч						
	при 25°C			при 4°C			
	0	24	96	1	5	24	96
Скорость электронного транспорта, отн. ед.	103,8±2,0	102,2±1,5	99,2±1,5	104,5±1,7	96,7±1,0	99,8±2,2	86,3±2,7
Коэффициент нефотохимического тушения	0,562±0,01	0,575±0,01	0,586±0,02	0,573±0,01	0,603±0,02	0,595±0,02	0,632±0,02
Максимальная эффективность ФС II, отн. ед.	0,746±0,01	0,754±0,01	0,754±0,01	0,738±0,01	0,732±0,01	0,693±0,02	0,612±0,02

Таким образом, полученные нами данные позволяют заключить, что адаптация растений пшеницы к холоду включает в себя комплекс структурных и функциональных изменений, которые происходят уже в первые часы холодого закаливания. Благодаря этому у растений постепенно формируется качественно новая структурно-функциональная организация клеток, позволяющая им в дальнейшем переносить без губительных последствий действие низких температур.

*Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 06-04-49107а).*

*Литература*

Дроздов С. Н., Курец В. К., Титов А. Ф. Терморезистентность активно вегетирующих растений. Л., 1984. 167 с.  
 Кузнецов Вл. В. Индуцибельные системы и их роль при адаптации растений к стрессорным факторам: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Кишинев, 1992. 74 с.  
 Мирослав Е. А. Структурная адаптация растений к холодному климату // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 2. С. 20—26.  
 Силаева А. М. Структура хлоропластов и факторы среды. Киев, 1978. 203 с.  
 Титов А. Ф. Устойчивость активно вегетирующих растений к низким и высоким температурам: закономерности варьирования и механизмы: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1989. 42 с.  
 Титов А. Ф., Акимов Т. В., Таланова В. В., Топчиева Л. В. Устойчивость растений в начальный период действия неблагоприятных температур. М., 2006. 143 с.  
 Трунова Т. И. Растение и низкотемпературный стресс. Тимирязевские чтения М., 2007. Т. 64. 54 с.  
 Туманов И. И. Физиология закаливания и морозостойкости растений. М., 1979. 350 с.  
 Anderson J. M., Andersson B. The dynamic photosynthetic membrane and regulation of solar energy conversion // TIBS. 1988. Vol. 13. N 9. P. 351—355.  
 Demmig-Adams B., Adams W. W. Photoprotection in an ecological context: the remarkable complexity of thermal energy dissipation // New Phytolog. 2006. Vol. 172. P. 11—21.  
 Krause G. H., Somersalo S., Zumbusch E. On the mechanism of photoinhibition in chloroplast. Relationships between changes in fluorescence and activity of photosystem II // J. Plant Physiol. 1990. Vol. 136. P. 472—479.  
 Kratsch H. A., Wise R. R. The ultrastructure of chilling stress // Plant, Cell and Environment. 2000. Vol. 23. N 4. P. 337—350.  
 Levitt J. Responses of plants to environmental stress. V. 1. Chilling, freezing and high temperature stress. New-York, 1980. 497 p.

**СТРУКТУРНЫЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ РАЗЛИЧИЯ КОМПЛЕКСОВ «КЛЕТКА-СПУТНИК – СИТОВИДНЫЙ ЭЛЕМЕНТ» ФЛОЭМНЫХ ОКОНЧАНИЙ *ALONSOA MERIDIONALIS* O. KUNTZE (SCROPHULARIACEAE)**

**Войцеховская О.В.<sup>1,2</sup>, Демченко К.Н.<sup>2</sup>, Баташев Д.Р.<sup>2</sup>, Пахомова М.В.<sup>2</sup>, Lohaus G.<sup>1</sup>, Pawlowski K.<sup>1,3</sup>, Heldt H.-W., Гамалей Ю.В.<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Department of Plant Biochemistry, A.-von-Haller-Institute for Plant Sciences, Göttingen, Germany

<sup>2</sup>С.-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

<sup>3</sup>Department of Botany, Stockholm University, Stockholm, Sweden

Терминальная флоэма мелких жилок листьев цветковых растений осуществляет сбор ассимилятов из мезофилла и их загрузку в транспортное русло флоэмы. Это наиболее высокоспециализированный отдел флоэмы, и

клетки-спутники (КС) в нем отличаются максимальной структурной дифференциацией. Разработана их типология по признакам ультраструктуры (Гамалей, 1990). Цитологические исследования КС терминальной флоэмы позволили сделать предположение о существовании двух основных путей загрузки флоэмы: симпластного и апопластного. Способность к симпластной загрузке флоэмы определяется плотностью симпластных контактов между КС терминальной флоэмы и клетками обкладки проводящего пучка. Высокая плотность симпластных контактов делает потенциально возможным перенос ассимилятов из клеток мезофилла во флоэму исключительно по симпласту. У растений с высокой способностью к симпластной загрузке (симпластная группа) во флоэмных окончаниях имеются КС типа «intermediary cells» (Гамалей, 1990). Для них характерно присутствие большого числа ветвящихся плазмодесм (до 60 на 1 мкм<sup>2</sup>; Gamalei, 1989), сгруппированных в плазмодесменные поля, которые соединяют их с клетками обкладки проводящего пучка. У растений с низкой способностью к симпластной загрузке (апопластная группа) КС в мелких жилках представлены либо «ordinary cells», либо «transfer cells». Оба эти типа клеток характеризуются низким количеством плазмодесменных связей с клетками обкладки (менее 0,1 на 1 мкм<sup>2</sup> для transfer cells; Gamalei, 1989). Кроме того, клеточная стенка transfer cells на границе с клетками обкладки формирует протуберанцы, что увеличивает поверхность контакта плазмалеммы клетки с апопластом (Pate and Gunning, 1969). Ordinary cells не образуют протуберанцев клеточной стенки, и соединяются с клетками обкладки посредством небольшого количества одиночных неветвящихся плазмодесм. Кроме вышеперечисленных, существует ряд промежуточных по структуре вариантов КС флоэмных терминалей (Гамалей, 1990).

Загрузка ассимилятов во флоэму из апопласта осуществляется с помощью белков-транспортёров, локализованных на плазмалемме КС флоэмных окончаний (см. обзор Sauer, 2007). Поскольку транспортёры обладают субстратной специфичностью, то можно предположить, что при данном способе загрузки эффективна унификация транспортной формы сахаров. Действительно, сахароза, как правило, является единственным транспортируемым углеводом у растений с апопластной загрузкой флоэмы (Гамалей, 1984). Основополагающая роль сахарозных транспортёров в загрузке флоэмы по апопласту была подтверждена исследованиями трансгенных растений картофеля, у которых экспрессия генов белков сахарозных транспортёров была подавлена параллельной экспрессией антисенс-фрагмента кДНК (Riesmeier et al., 1994), а также исследованиями мутантов *Arabidopsis thaliana*, лишённых белка транспортёра AtSUC2 (Gottwald et al., 2000). Локализация транспортёров класса SUT1/SUC2 на плазмалемме КС флоэмы была продемонстрирована для нескольких видов растений (например, PmSUC2 у *Plantago major*, AtSUC2 у *Arabidopsis thaliana*, AmSUT1 у *Alonsoa meridionalis*; см. обзор Sauer, 2007). Ведущая роль этого класса транспортёров в загрузке флоэмы в настоящее время общепризнана.

У растений с высоким потенциалом к симпластной загрузке флоэмы нет очевидной необходимости в унификации транспортных форм углеводов. Действительно, спектр транспортируемых во флоэме углеводов у этой группы растений шире, чем у апопластной, однако, и здесь выявлены определенные закономерности. Во-первых, флоэмный экссудат симпластной группы растений, как правило, содержит олигосахариды рафинозного ряда (РФО). Во-вторых, сопоставление данных по составу флоэмного экссудата с данными по ультраструктуре КС терминальной флоэмы для ряда видов растений показало, что существует положительная корреляция между количеством РФО во флоэмном экссудате и числом плазмодесменных связей на границе флоэмы и мезофилла (Гамалей, 1984; Turgeon et al., 1993). Ферменты, катализирующие этапы биосинтеза РФО, были обнаружены в КС типа intermediary cells у *Cucumis melo* (Holthaus and Schmitz, 1991), *Cucurbita pepo* (Beebe and Turgeon, 1992), *Ajuga reptans* (Sprenger, Keller, 2000). Однако, растения симпластной группы с КС других структурных типов не были исследованы, и механизм этой корреляции остается неясным.

Структурный тип КС флоэмных окончаний является консервативным признаком на уровне рода и семейства, что позволяет использовать этот признак в филогенетических исследованиях (Turgeon et al., 2001; Гамалей и др., 2007). Это дало основания для разделения большинства двудольных растений на симпластную и апопластную группы соответственно структурной организации терминальной флоэмы (Гамалей, 2004). Однако, у ряда видов флоэмные окончания могут содержать комплексы «клетка-спутник-ситовидный элемент» (КС-СЭ) с контрастной ультраструктурой (Гамалей, 1990). Особенным разнообразием клеточного состава флоэмных терминалей отличается семейство Scrophulariaceae (Turgeon et al., 1993; Баташев, Гамалей, 1996; Баташев, 1997), где в одном и том же флоэмном окончании могут присутствовать комплексы с transfer cells и intermediary cells, а также КС, сочетающие в себе структурные черты обоих типов. Можно предположить, что между структурно различными комплексами, объединёнными в одном флоэмном окончании, существуют и функциональные отличия.

Мы исследовали функции комплексов КС-СЭ во флоэмных окончаниях *Alonsoa meridionalis* O. Kunze (Scrophulariaceae). В мелких жилках этого растения присутствуют КС двух типов: латерально расположенные комплексы КС-СЭ содержат КС типа intermediary cells, а центральный комплекс содержит КС ordinary cell. Во флоэмном экссудате *A. meridionalis* присутствуют как олигосахариды рафинозного ряда стахиоза и рафиноза, на долю которых приходится около 50% и 30% от общего транспортируемого углерода, так и сахароза, доля которой составляет 20% (Knop et al., 2001; Voitsekhovskaja et al., 2006). Мы изучили локализацию экспрессии генов, ответственных за метаболизм и транспорт основных компонентов флоэмного экссудата в клетках зрелых экспортирующих ассимиляты листьев: гена *AmSTS1*, кодирующего фермент стахиозосинтазу, и ге-

на сахарозного транспортера *AmSUT1*. Были использованы метод *in situ* гибридизации РНК (для *AmSTS1*) и иммунолокализация (*AmSUT1*). Клонирование и анализ кДНК *AmSTS1*, а также локализация экспрессии *AmSTS1* в листьях *A. meridionalis* описаны в работе Voitsekhovskaja, 2002. Анализ ультраструктуры флоэмных терминалей *A. meridionalis* с помощью ТЭМ описан в работе Voitsekhovskaja et al., 2006. Иммунолокализацию *AmSUT1* проводили, используя антитела, полученные Knop et al. (2004) по методике Stumpe et al. (2006).

В докладе будут представлены данные, показывающие, что два структурно различных типа КС-СЭ комплексов, объединенных во флоэмных окончаниях *A. meridionalis*, различаются и по типу транспортных форм углеводов, загрузку которых эти комплексы осуществляют. Сделан вывод о том, что флоэмные окончания зрелых листьев *A. meridionalis* загружаются сахарозой преимущественно через центральный комплекс КС-СЭ, содержащий спутник ordinary cell, а стахиоза и раффиноза поступают во флоэму мелких жилок через латеральные комплексы КС-СЭ, содержащие спутники intermediary cells. При этом для загрузки сахарозы используется апопластный путь, а для загрузки раффинозы и стахиозы – симпластный. Таким образом, полученные данные представляют собой экспериментальное доказательство многократно высказанной в литературе гипотезы об одновременном участии апопластного и симпластного путей в загрузке флоэмы (напр. Курсанов, 1984), но в данном случае разделенных на уровне комплексов КС-СЭ. Возникает вопрос, если сахароза и РФО загружаются в различные СЭ соответственно типу КС, то на каком этапе флоэмного транспорта эти два потока смешиваются, формируя флоэмный экссудат окончательного состава? Наши ультраструктурные исследования показали, что между СЭ в мелкой жилке *A. meridionalis* существуют симпластические контакты, так что вполне вероятно, что окончательный состав флоэмного экссудата формируется прямо в мелких жилках. Необходимы дальнейшие исследования, чтобы понять, каким образом комбинация двух стратегий флоэмной загрузки у некоторых растений, таких как *A. meridionalis*, позволяет оптимизировать процесс загрузки флоэмы.

*Исследование поддержано грантами РФФИ, DAAD, DFG.*

#### Литература

- Батаишев Д.Р. Сравнительная анатомия терминальной флоэмы в подклассах Lamiidae и Asteridae. Автореф. дисс... канд. биол. наук. Санкт-Петербург, 1997. 16 с.
- Батаишев Д. Р., Гамалей Ю. В. Динамика клеточных структур, связанных с оттоком и запасанием ассимилятов в листьях *Acanthus* и *Phlomis*, в норме и в условиях блокады флоэмного транспорта. // Физиология Растений. 1996. Т. 43. С. 344–351.
- Гамалей, Ю. В. Структура мелких жилок листа и транспортные формы сахаров. // Докл. АН СССР. 1984. Т. 277. С. 1513–1516.
- Гамалей Ю.В. Флоэма листа: Наука, 1990. Ленинград
- Гамалей Ю.В. Транспортная система сосудистых растений. Изд-во Санкт-Петербургского Университета, 2004. Санкт-Петербург.
- Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растениях. Наука, 1984. Москва
- Beebe D.U., Turgeon R. Localization of galactinol, raffinose, and stachyose synthesis in *Cucurbita pepo* leaves. // Planta. 1992. Vol. 188. P. 354–361
- Gamalei Yu.V. Structure and function of leaf minor veins in trees and herbs. A taxonomic review. // Trees. 1989. Vol.3. P. 96–110
- Gamalei Yu.V., Pakhomova M.V., Sheremet'ev S.N. Ecological Evolution of the Phloem of Dicotyledonous Plants. // Doklady Biological Sciences. 2007. Vol. 416. P. 364–367.
- Gottwald J.R., Krysan P.J., Young J.C., Evert R.F., Sussman M.R. Genetic evidence for the *in planta* role of phloem-specific plasma membrane sucrose transporters. // Proc Natl Acad Sci USA. 2000. Vol. 97. P. 13979–13984
- Holthaus U., Schmitz K. Distribution and immunolocalization of stachyose synthase in *Cucumis melo* L. // Planta. 1991. Vol. 185. P. 479–486
- Knop C., Stadler R., Sauer N., Lohaus G. *AmSUT1*, a sucrose transporter in collection and transport phloem of the putative symplastic phloem loader *Alonsoa meridionalis*. // Plant Physiology 2004. Vol. 134. P. 204–214
- Knop C., Voitsekhovskaja O.V., Lohaus G. Sucrose transporters in two members of the Scrophulariaceae with different types of transport sugar. // Planta. 2001. Vol.213. P. 80–91
- Pate J.S., Gunning B.E.S. Vascular transfer cells in angiosperm leaves. A taxonomic and morphological survey. // Protoplasma. 1969. Vol. 68. P. 135–156
- Riesmeier J.W., Willmitzer L., Frommer W.B. Evidence for an essential role of the sucrose transporter in phloem loading and assimilate partitioning. // EMBO Journal. 1994. Vol. 13. P. 1–7
- Sauer N. Molecular physiology of higher plant sucrose transporters. // FEBS Letters. 2007. Vol. 581. P. 2309–2317
- Sprenger N., Keller F. Allocation of raffinose family oligosaccharides to transport and storage pools in *Ajuga reptans*: the roles of two distinct galactinol synthases. // Plant Journal. 2000. Vol. 21. P. 249–258
- Stumpe M., Göbel C., Demchenko K., Hoffmann M., Klösgen R.B., Pawlowski K., Feussner I. Identification of an allene oxide synthase (CYP74C) that leads to formation of  $\alpha$ -ketols from 9-hydroperoxides of linoleic and linolenic acid in below-ground organs of potato. // Plant Journal. 2006. Vol. 47. P. 883–896
- Turgeon R., Beebe D.U., Gowan E. The intermediary cell: minor-vein anatomy and raffinose oligosaccharide synthesis in the Scrophulariaceae. // Planta. 1993. Vol. 191. P. 446–456
- Turgeon R., Medville R., Nixon K.C. The evolution of minor vein phloem and phloem loading. // American Journal of Botany. 2001. Vol. 88. P. 1331–1339

*Voitsekhovskaja O.V.* On the role of sugar compartmentation and stachyose synthesis in symplastic phloem loading. Goettingen, 2002. 168 P.

*Voitsekhovskaja O.V., Koroleva O.A., Batashev D.R., Knop C., Tomos A.D., Gamalei Yu.V., Heldt H.W., Lohaus G.* Phloem loading in two Scrophulariaceae species. What can drive symplastic flow via plasmodesmata? // *Plant Physiology*. 2006. Vol. 140. P. 383–395

## ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ КЛЕТОЧНОЙ СТЕНКИ ХВОИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В УСЛОВИЯХ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Галибина Н.А.<sup>1</sup>, Терехова Е.Н.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Петрозаводск, Институт леса Карельского научного центра РАН

<sup>2</sup>Петрозаводский государственный университет

На Европейском Севере сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) основная лесообразующая порода, для которой характерна большая индивидуальная изменчивость и чувствительность к аэротехногенному загрязнению. Любым морфологическим перестройкам предшествуют биохимические изменения, как на уровне клетки, так и всего организма, и первым барьером на пути проникновения воздушных поллютантов в клетку является клеточная стенка. Большое количество работ направлено на изучение влияния различных стрессовых факторов на свойства клеточных стенок травянистых растений. Полученные в этих работах данные дают основание предполагать, что устойчивость растений к высоким концентрациям металлов напрямую зависит от способности различных тканей растения аккумулировать металлы в клеточной стенке (Jarvis et. al., 2002; Macfie, Welbourn, 2000; Philip et. al., 2000; Vázquez et. al., 2000) депонирующие возможности которой ограничены. Для понимания процессов ослабления дерева в условиях загрязнения предпринято изучение реакции клеточных стенок хвои сосны обыкновенной и метаболизма хвои деревьев на условия загрязнения серой и тяжелыми металлами. Исследование проводили в районе действия комбината «Североникель» (Мончегорск). Функциональную активность клеточной стенки хвои оценивали по коэффициенту набухания, составу и количеству ионообменных групп (Мейчик и др., 1999).

Первая серия опытов посвящена изучению свойств клеточной стенки и связанного с ней метаболизма хвои в одинаковых условиях загрязнения. На территории Лапландского заповедника (30 км от комбината) исследовали деревья различных категорий жизненного состояния (I категория – здоровые, IV категория – усыхающие), для диагностики которого использовали методику В.Т. Ярмишко (1997). Анализ содержания тяжелых металлов и серы по категориям состояния дерева показал, что накопление поллютантов в ассимиляционном аппарате хвои сосны не зависело от физиологического состояния дерева (Терехова и др., 2003). Установлено, что в структуру клеточных стенок хвои сосны включены три типа катионообменных групп. Карбоксильные группы полигалактуроновой кислоты (группы ПГУК), карбоксильные группы, не относящиеся к полигалактуроновой кислоте (-COOH группы) и фенольные -ОН группы (Галибина, Терехова, 2008). Влияние поллютантов не приводит к изменению качественного состава функциональных групп, но отражается на их количестве. Клеточные стенки хвои сосны IV категории, по сравнению с I категорией, содержали в 3 раза меньше групп ПГУК, в 2 раза меньше -COOH групп и в 2 раза меньше -ОН групп (табл. 1).

Таблица 1

Значения констант ионизации ( $pK_a$ ) для функциональных групп и их количество (S, мкмоль/г сухой массы) в клеточных стенках хвои деревьев сосны разного жизненного состояния (I и IV категории)

Функциональные группы	I категория (здоровые)		IV категория (усыхающие)	
	$pK_a$	S	$pK_a$	S
- COOH группы ПГУК	4,9±1,23	260±89	3,7±0,81	75±15
- COOH группы	7,5±0,15	420±45	7,5±0,11	210±22
Фенольные-ОН группы	8,9±0,32	950±56	8,6±0,35	550±24

Уменьшение количества карбоксильных групп в структуре апопласта, обеспечивающих ионообменную функцию, приводит к тому, что меньшее количество тяжелых металлов связывается клеточной стенкой и выводится из обмена веществ. Снижение ОН-групп говорит о нарушении структуры вторичной клеточной стенки хвои.

Набухание клеточных стенок оценивали по коэффициенту набухания (Кнаб.), который зависит от степени сшивки полимеров, общего числа функциональных групп и константы их ионизации, концентрации внешнего раствора. Между деревьями двух жизненных форм были выявлены существенные отличия в диапазоне pH

9,1–12,0. Значение коэффициента набухания клеточных стенок хвои в этом диапазоне рН для деревьев сосны IV категории составило в среднем 2,2 гН<sub>2</sub>O/г сухой массы клеточных стенок, а I категории – 1,6 гН<sub>2</sub>O/г сухой массы клеточных стенок. Количество ионообменных групп в клеточной стенке хвои деревьев IV категории было ниже, по сравнению с I (табл. 1), что должно было приводить к меньшим значениям набухания у IV категории, но этого не происходило. Поскольку, главным фактором, определяющим набухание, является степень поперечной связанности полимерных цепей в клеточной стенке, то можно заключить, что жесткость трехмерной структуры клеточной стенки хвои деревьев IV категории ниже, по сравнению с I категорией. Рассмотренные свойства клеточной стенки хвои могут свидетельствовать о снижении барьерной функции клеточной стенки, препятствующей проникновению поллютантов внутрь клетки у растений сосны IV категории жизнеспособности. Тяжелые металлы и органогенные экзогенные вещества поступают через плазматическую мембрану в цитозоль, вызывают различные нарушения метаболических процессов внутри клетки. Вследствие чего происходят изменения на уровне основных обменов веществ.

Во второй серии опытов исследовали функциональную активность клеточной стенки и метаболизм хвои сосны по градиенту загрязнения. Изучение проводили на пробных площадях, расположенных на расстоянии 10 км (зона разрушения экосистем) и 100 км (контрольная зона) от комбината. На расстоянии 10 км от комбината произрастали единичные деревья сосны, продолжительность жизни хвои у которых 2–3 года (Ярмишко, 1997), внешне это усыхающие деревья сосны, категорию которых можно обозначить как 4 «минус». Содержания серы и тяжелых металлов в хвое сосны обыкновенной с приближением к источнику загрязнения увеличивалось. В структуру клеточных стенок хвои сосны также включены три типа катионообменных групп: группы ПГУК, –СООН группы и фенольные –ОН группы. Аэротехногенное загрязнение не изменяло их качественный состав, а отражалось только на количестве. По градиенту загрязнения у растений сосны 4 «минус» категории в клеточных стенках хвои сосны наблюдалось снижение в 2 раза фенольных –ОН групп (табл. 2).

Таблица 2

**Значения констант ионизации (рК<sub>а</sub>) для функциональных групп и их количество (S, мкмоль/г сухой массы) в клеточных стенках хвои деревьев сосны на разном расстоянии от комбината**

Функциональные группы	10 км (4 «минус» категория)		100 км (контроль)	
	рК <sub>а</sub>	S	рК <sub>а</sub>	S
- СООН группы ПГУК	5,5±0,23	250±69	5,1±0,81	200±15
- СООН группы	7,2±0,15	400±45	7,4±0,11	420±22
Фенольные-ОН группы	9,0±0,12	600±56	9,0±0,11	1000±24

Поскольку веществами фенольной природы (лигнин, фенольные спирты, кислоты) богаты в основном вторичные клеточные стенки, можно заключить, что меньшее количество ОН –групп у деревьев 4 «минус» категории, по сравнению с контрольными деревьями, связано с нарушением у них структуры вторичной клеточной стенки. При этом количество –СООН группы не зависело от градиента загрязнения. Возможно, структура и ионообменная способность первичной клеточной стенки сохраняются за счёт достаточного количества карбоксильных групп. Наличие ионообменных групп, входящих в состав полимерных соединений клеточной стенки обуславливает способность к набуханию (связывание коллоидно-связанной воды). По градиенту загрязнения, наблюдается тенденция увеличения коэффициента набухания клеточных стенок. Это хорошо согласуется с данными по постоянству карбоксильных групп в клеточной стенке хвои по градиенту загрязнения.

Таким образом, в условиях умеренного хронического загрязнения (30 км от комбината) наблюдается дифференцировка растений сосны на четыре категории жизнеспособности: здоровые, ослабленные, сильно ослабленные и усыхающие. При ухудшении жизненного состояния дерева происходит снижение ионообменной способности (снижение карбоксильных групп), нарушение структуры вторичной клеточной стенки (снижение ОН-групп), уменьшение жесткости стенки (увеличение набухания). У ослабленных растений из-за «структурной недостаточности» (т.е. меньшего количества ионообменных групп) часть общего потока тяжелых металлов не задерживается клеточной стенкой. В результате, металлы, поступающая через плазматическую мембрану в цитозоль, вызывают различные нарушения метаболических процессов внутри клетки (снижении ассимиляционной активности, процессов фосфорилирования, интенсивности дыхания). Вследствие чего происходит снижение интегральных параметров организма. Морфологически эти процессы диагностируются появлением ослабленных, сильно ослабленных и усыхающих деревьев сосны (2–4 категории жизнеспособности). Это классическая реакция растений на умеренное промышленное загрязнение. В сильных условиях загрязнения (10 км от комбината) выживает только одна категория деревьев, выделенная на участке умеренного загрязнения, как первая. По мере нарастания промышленной нагрузки выжили самые генетически устойчивые особи сосны (2–4 категории погибли). Эти устойчивые сосны перешли в особое стрессовое состояние, которое мы выделили как 4 «минус» категория. Функциональная активность первичной клеточной стенки не нарушена (постоянство количества карбоксильных групп). На деревьях осталась хвоя 2-3 лет жизни, которая характеризуется высоким метаболическим статусом (Теребова и др., 2001). Это всё на фоне

снижения ассимиляционной активности, процессов фосфорилирования, интенсивности дыхания и как результат структуры вторичной клеточной стенки хвои. Возможно, устойчивые растения сосны осуществляют структурные перестройки (отмирание веток, сброс хвои, снижение ростовых процессов), для сохранения оставшейся хвои, под-держивая функциональную активность клеточной стенки и метаболизма хвои.

*Литература*

- Галибина Н.А. Клеточные оболочки *Pinus sylvestris* L. и *Picea obovata* Ledeb в условиях промышленного загрязнения среды // Сборник работ аспирантов и соискателей Института леса / Под ред. Волкова А.Д. Петрозаводск, 2002. С. 14–24.
- Галибина Н.А., Терехова Е.Н. Особенности свойств клеточных стенок хвои здоровых и ослабленных растений сосны обыкновенной // Физиология растений, 2008, том 55, № 3.
- Терехова Е.Н., Галибина Н.А., Сазонова Т.А., Таланова Т.Ю. Индивидуальная изменчивость метаболических показателей сосны обыкновенной в условиях промышленного загрязнения // Лесоведение. 2003. № 1. С. 73–76.
- Терехова Е.Н. и др. // Азотные соединения в хвое растений в условиях промышленного загрязнения. Лесной журнал, 2001. № 5-6. С. 47–52.
- Мейчик Н.Р., Ермаков И.П., Савватеева М.В. Ионогенные группы клеточной стенки корней пшеницы // Физиология растений. 1999. Т. 47. С. 42-47.
- Ярмишко В.Т. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском Севере. СПб: Изд-во НИИ химии СПбГУ, 1997. 210 с.
- Jarvis M.D., Leung D.W.M. Chelated lead transport in *Pinus radiata*: an ultrastructural study // Environmental and Experimental Botany. 2002. V. 48. P. 21–32.
- Macfie S. M., Welbourn P. M. The Cell Wall as a Barrier to Uptake of Metal Ions in the Unicellular Green Alga *Chlamydomonas reinhardtii* (Chlorophyceae) // Arch. Environmental Contam. Toxicol. 2000. V. 39. P. 413-419.
- Philip L., Iyengar L., Venkobachar C. Site of Interaction of Copper on *Bacillus Polymyxa* // Water Air Soil Pollut. 2000. V. 119. P. 11–21.
- Vázquez M. D., Fernández J. A., López J., Carballeira A. Effects of Water Acidity and Metal Concentration on Accumulation and Within-Plant Distribution of Metals in the Aquatic Bryophyte *Fontinalis antipyretica* // Water Air Soil Pollut. 2000. V. 120. P. 1–20.

**ПЕРСПЕКТИВЫ СРАВНИТЕЛЬНОЙ АНАТОМИИ И ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ**

**Гамалей Ю.В.**

*Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН*

Значительным событием в современной ботанике стало появление и интенсивное развитие баз данных, содержащих информацию о возрасте таксонов – времени их наиболее ранней фиксации в палеонтологической летописи. Наиболее полная и информативная из баз, представленных в Интернете, – The Paleobiology Database (PBDB) (<http://paleodb.org/cgi-bin/bridge.pl>). Возможность получить сведения о возрасте семейств, а в некоторых случаях, и родов покрытосеменных растений, при всей условности этой информации, – важная предпосылка для прогресса исследований в области сравнительной морфологии, анатомии, физиологии растений. Такой информации очень не хватало. Ее сбор, систематизация, критический анализ по разным источникам, плюс резко возросший уровень доступности позволяют проецировать таксономические и эволюционные ряды структур и функций растений на изменения параметров климата, геоморфологии и гидрологии континентов. При установлении корреляций между таксономическими признаками и экологическими их предпосылками перспективы сближения сфер интересов анатомов, морфологов, физиологов, систематиков и геоботаников получают новый, значительно более прочный фундамент, который может обеспечить путь к объединению эволюционного и экологического направлений анатомии и физиологии. Вехи этого пути уже просматриваются и могут быть проиллюстрированы на примере развития нескольких ботанических тематик.

С момента обнаружения коронарной анатомии тканей в листьях многих цветковых растений и ее корреляции с кооперативным C<sub>4</sub> фотосинтезом отечественными и зарубежными школами сравнительных анатомов и физиологов интенсивно разрабатывается тематика экологической эволюции фотосинтеза. К настоящему моменту коронарная анатомия и обеспечиваемый ею C<sub>4</sub> фотосинтез установлены для 7 тысяч видов трав, относящихся к 3 семействам однодольных и 15 семействам двудольных растений. Ни одно из этих семейств не является монотипным по этому комплексу признаков. Во многих из них отсутствует и полный эволюционный ряд: C<sub>3</sub>, C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> (промежуточные), аспартатные (NAD-ME) и малатные (NADP-ME) C<sub>4</sub> виды. Но оба эволюционно продвинутых C<sub>4</sub> синдрома – аспартатный и малатный, как показал возрастной анализ таксонов, во всех семействах имеют общее время становления (Гамалей и др., 1992; Ehleringer et al., 1997; Kellogg, 1999, Sage, 2004). Аспартатный синдром, распространенный среди представителей сем. Poaceae и 5 семейств двудольных, возник на фоне аридизации и дифференциации климата в миоцене, сопровождавшихся становлением пустынных и солончаковых биомов. Малатный синдром, встречающийся более широко – во всех 18 се-

местах, в которых найдены  $C_4$  виды, также имеет одинаковый возраст: становление группы этих таксонов относится к плиоцену, времени экспансии саванн. Датировка в этом случае методически еще более точная: по изотопному анализу зубных эмалей копытных (MacFadden, 2005). Параллельное и независимое становление одинаковых структурно-функциональных синдромов в неродственных таксонах – сильный аргумент в пользу адаптивного их происхождения в ответ на если не глобальное, то достаточно широкомасштабное изменение факторов среды обитания. Принципиально новое свойство кооперативного фотосинтеза, в котором поэтапно принимают участие две группы хлоропластов, – предварительное связывание и концентрирование углекислоты в клетках перед ее использованием в фотосинтезе. На этом основании выдвинута гипотеза, рассматривающая коронарную анатомию и  $C_4$  фотосинтез в качестве адаптивного ответа на снижение в миоцене концентрации углекислоты в атмосфере (Ehleringer et al., 1997; Sage, 2004). Подтверждений тому, что концентрация углекислоты имела тенденцию меняться в кайнозое в этом направлении, достаточно (Ehleringer et al., 2002; Keeley, Rundel, 2003). Если эта гипотеза верна, непонятно почему ответом на столь глобальную перемену состава атмосферы стал адаптогенез всего 7 тысяч видов. Остальные несколько сот тысяч видов цветковых растений продолжали жить и фотосинтезировать обычным образом, не замечая ее. Не потому ли, что большая часть ныне существующих видов и к тому времени уже существовала как сформированные таксоны, которые изменяться уже не могли? Как в онтогенезе растения, так и в филогенезе таксона признаки пластичны только в молодом возрасте. В период становления может работать принцип ювенальной пластичности (Гамалей и др., 2007). После того, как признаки сложились в равновесную систему, таксон сформирован, адаптогенез завершен. Далее адаптивные преобразования допустимы в виде норм реакций, не нарушающих системных связей признаков таксона. Качественные преобразования ведут к появлению новых таксонов. Другого объяснения точного отражения признаками таксона климатической специфики эпохи его становления найти невозможно. Следовательно, среагировать на изменения среды могли только те таксоны, которые находились в стадии формирования в тот период, и их, как оказалось, было немного – всего несколько тысяч видов, которые принадлежат к последней значительной волне таксоно- и адаптогенеза трав. Остальные виды, ранее сформированные и относящиеся к группе  $C_3$  трав, не исчезли с лица планеты. Для них ситуация с дефицитом углекислоты не оказалась критической, по крайней мере в экотопах их обитания. Следовательно, помимо глобального фактора – снижения концентрации углекислоты в атмосфере – существовали еще дополнительные обстоятельства для становления таксонов, относящихся к группе  $C_4$  растений. Списки  $C_3$  и  $C_4$  трав казались случайными до тех пор, пока не выяснилось, что все  $C_4$  растения – обитатели аридных экотопов, и большинство – аридных экотопов низких широт (Ehleringer et al., 2002; Ehleringer, 2005). Характерное для всей этой группы растений закрытие устьиц днем – дополнительная преграда для поступления углекислоты в ткань листа, какой бы ни была ее концентрация в атмосфере. Закрытие устьиц в жаркий период времени суток контролируется водным обменом и является неизбежной реакцией на водный дефицит среды обитания. Поэтому климатическим фактором, инициировавшим появление  $C_4$  видов, могло быть иссушение климата, начавшееся в олигоцене и продолжавшееся в миоцене и приведшее к появлению жарких равнин с высоким индексом аридности и уровнем инсоляции более 20 ккал/м<sup>2</sup>. Распространение  $C_4$  фотосинтеза среди обитателей таких мест – аргумент в пользу большей значимости фактора аридности для становления  $C_4$  синдрома. Ассоциирующейся с ним по времени общий углекислотный дефицит в атмосфере, экспансия копытных, появление человека и антропогенных пожаров, еще некоторые факторы, обсуждаемые в литературе (Sage, 2004; Ehleringer, 2005), могут рассматриваться скорее как сопутствующие, ведущая роль безусловно принадлежала фактору аридизации климата. К этой проблеме относится и вопрос, почему среди  $C_4$  растений практически не оказалось деревьев (Sage, 2004). Скорее всего, потому что по материалам палеоботанической летописи становление ныне существующих видов древесного габитуса относится к более далекому прошлому.

Другой большой пласт сравнительных структурно-функциональных данных, пригодных для проецирования на геологический возраст таксонов и климатический тренд, относится к разным ветвям эволюции флоэмы древесных и травянистых двудольных (Гамалей, 2004). Эволюция терминальной флоэмы и оттока фотосинтатов стала предметом интенсивного изучения после открытия нескольких типов их терминальных комплексов, различающихся структурой клеток-спутников, загружающих ситовидные трубки фотосинтатами. Пионерами этого направления исследований в 70-е годы были составлены списки семейств, имеющих сходную структуру терминальной флоэмы, одинаковые механизмы переноса сахаров из мезофилла во флоэму, близкий состав флоэмного экссудата (Pate, Gunning, 1969; Гамалей, 1984). Впечатление фундаментальности найденных структурно-функциональных различий укреплялось по мере расширения круга обследованных таксонов. На текущий момент сравнительными исследованиями терминальной флоэмы охвачено 2300 видов, относящихся к 850 родам и 126 семействам из 8 подклассов двудольных растений (Гамалей, 2004). По комплексу анатомических, ультраструктурных, физиологических и биохимических признаков выделено три больших группы растений: анцестральные, симпластные и апопластные двудольные. Монотипность организации терминальной флоэмы как правило прослеживается до ранга семейств. В филогенетических линиях разных подклассов выделенные группы представлены параллельными рядами. Интерпретация опубликован-

ных списков вызывала затруднение, пока не представилась возможность спроецировать их на палеоботанические данные о возрасте семейств, после чего специфичность типов терминальной флоэмы и ассоциированных с ними признаков для групп семейств одинакового филогенетического возраста стала очевидной (Гамалей и др., 2007). Анцестральный тип распространен среди семейств Prodicots, становление которых относится к меловому периоду. Симпластный тип свойствен семействам Eudicots и типам растительности, появившимся в палеогене, апопластный – в неогене. Связь эволюционных рядов изученного комплекса признаков с динамикой климата в фанерозое (Ахметьев, 2004; Чумаков, 2004; Miller et al., 2005) подтверждает правильность интерпретации структурно-функциональной эволюции терминальной флоэмы двудольных как климатического адаптогенеза (Гамалей, Шереметьев, 2008; Гамалей и др., 2008). Оптимальным для роста растений был теплый и влажный климат эоцена. К этому периоду приурочены появление и мощная волна экспансии симпластных двудольных и сформированных ими влажных тропических лесов. В миоцене климат меняется в направлении одновременно и похолодания и иссушения. Усиливается его зональная дифференциация. Как показывают экспериментальные исследования на модельных объектах, для растений следствием этих изменений климата могли быть потеря тонопластом барьерных свойств, выход ассимилятов в апопласт, распад симпласта на домены в связи с дисфункцией и утратой плазмодесм. Все эти структурные изменения привели к новой организации транспортных потоков, значительно менее эффективной и более энергоемкой. Возросшие энергетические расходы на транспорт (молекула АТФ на трансмембранный перенос молекулы сахарозы) резко понизили ростовой потенциал представителей вновь формируемых таксонов. Действительно, на геоботанической карте мира в это время происходят кардинальные изменения: на подверженных сезонному тепловому или водному дефициту пространствах древесные формы сменяются редуцированными травянистыми, а лесные формации – лугово-степными. Главное последствие похолодания и иссушения климата в неогене – экспансия трав и растительных формаций с их доминированием: степей в умеренной зоне Евразии, прерий на североамериканском континенте, саванн – на африканском. Общая тенденция распределения представителей анцестрального, симпластного и апопластного синдромов в зональном ряду современной растительности найдена связанной с их филогенетическим происхождением. В зонах экстремального климата (полярные области, высокогорья, аридные пустыни) обитают представители группы аркто-альпийских видов и форм двудольных (кустарники, кустарнички, растения-подушки). Всем им свойственны анцестральные варианты организации терминальной флоэмы. В областях благоприятного для фотосинтеза и роста климата, занятых тропическими и субтропическими лесными формациями, доминируют симпластные двудольные. Представители апопластного синдрома – многолетние и однолетние травы – доминируют в биомах прохладных равнин высоких широт, где явно выражен сезонный дефицит тепла и/или влаги (луга, степи, тундры).

Еще один блок сравнительных структурно-функциональных данных, обнаруживших корреляцию с возрастом таксонов, составили признаки водного обмена однодольных и двудольных трав: интенсивность транспирации, оводненность тканей, парциальный объем межклетников в мезофилле, дефицит водного насыщения листьев. Корреляция данных признаков с вектором увлажнения среды проверена материалами сравнительных исследований вдоль природных градиентов влажности почв (Шереметьев, 2005). Из числа обследованных по этим признакам объектов, далее были выделены представители 14 родов, для которых в Интернете удалось найти сведения об их филогенетическом возрасте. Построенные как функции возраста родов, графики средних показателей изученных признаков отразили известную по литературным данным динамику глобального гидрологического цикла планеты в прошедшие геологические эпохи от позднего мела до голоцена (Гамалей, Шереметьев, 2008). Способность растений отслеживать значительно менее масштабные флуктуации погодных условий структурой годичных колец были известны и раньше. На этом материале получили развитие дендро- и гербохронология. В многолетней летописи ксилемного транспорта, восстанавливаемой по диаметру клеток ксилемы, пиками отражены периоды наиболее высокого уреза воды в озерах, наибольшего речного стока, максимального водного насыщения почв (Гамалей, 2006). По структуре годичных колец можно восстановить информацию о многих параметрах гидрологического цикла: о глубине снежного покрова, интенсивности весеннего паводка, и т. д. В последние годы выяснилось, что по величине полисахаридных утолщений оболочки клеток ксилемы может быть отслежена хроника интенсивности флоэмного транспорта, которая напрямую связана с термальным режимом обитания (Гамалей, 2004, 2006). Эти наблюдения отражают корреляции между изменениями среды обитания и структурно-функциональными параметрами растений в онтогенезе, но природа их тоже адаптивная, т. е. по сути такая же, как в филогенезе таксонов.

Приведенные примеры – аргументы в пользу более детального исследования характера связей между возрастом таксонов, спецификой климата в период их становления, современными экзонишами и структурно-функциональными параметрами. Эволюционные ряды прошлого могут быть сопоставимы с современными экологическими. Совместный их анализ убеждает в том, что современное биоразнообразие в значительной степени является функцией непостоянства климата планеты в прошлом; механизм его развития – климатический адаптогенез. Система структурно-функциональных признаков таксона, закончившего формирование, столь консервативна, что продолжает отражать особенности эпохи становления не в меньшей мере, чем спе-

цифику его современной экониши. Устойчивость признаков таксона в условиях изменчивого климата объясняет высокую подвижность ареалов, отражающую дрейф экониш во времени.

*Литература*

- Ахметьев М. А.* Климат Земного шара в палеоцене и эоцене по данным палеоботаники // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек. Ред. Семихатов М. А., Чумаков Н. М. М.: Наука. 2004. С. 10–43.
- Гамалей Ю.В.* Структура мелких жилок листа и транспортные формы сахаров // Докл. АН СССР. 1984. Т.277. №6. С. 1513–1516.
- Гамалей Ю.В.* Транспортная система сосудистых растений. СПб.: Изд-во СПбГУ. 2004. 421 с.
- Гамалей Ю.В.* Структурно-функциональный базис дешифрирования метеоинформации растений // Ботан. журн. 2006. Т. 91. № 3. С. 361–374.
- Гамалей Ю.В., Шереметьев С.Н.* Климат планеты и тренды экологической эволюции растений // ДАН. 2008. Т. 417. № 3, в печати.
- Гамалей Ю.В., Глаголева Т.А., Чулановская М.В., Пахомова М.В., Кальчевский К.А.* Экология и эволюция C<sub>4</sub> синдрома в семействах Chenopodiaceae и Poaceae // Ботан. журн. 1992. Т. 77. №2. С. 131–159.
- Гамалей Ю.В., Пахомова М.В., Шереметьев С.Н.* Экологическая эволюция флоэмы двудольных // ДАН. 2007. Т. 416. № 4. С. 563–567.
- Гамалей Ю.В., Пахомова М.В., Шереметьев С.Н.* Двудольные мела, палеогена и неогена. Адаптогенез терминальной флоэмы // Журн. общ. биол. 2008. Т. 69. № 2. С. 158–175.
- Чумаков Н. М.* Общий обзор позднемезозойского климата и событий // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек. Ред. Семихатов М. А., Чумаков Н. М. М.: Наука. 2004. С. 44–51.
- Шереметьев С. Н.* Травы на градиенте влажности почвы (водный обмен и структурно-функциональная организация). М.: Тов-во научных изданий КМК. 2005. 271 с.
- Ehleringer J. R.* The influence of atmospheric CO<sub>2</sub>, temperature, and water on the abundance of C<sub>3</sub>/C<sub>4</sub> taxa // A history of atmospheric CO<sub>2</sub> and its effects on plants, animals, and ecosystems. Eds. Ehleringer J. R., Cerling T. E., Dearing M. D. New York: Springer. 2005. V. 177. P. 214–231.
- Ehleringer J. R., Cerling T. E., Helliker B. R.* C<sub>4</sub> photosynthesis, atmospheric CO<sub>2</sub>, and climate // Oecologia. 1997. V. 112. № 3. P. 285–299.
- Ehleringer J. R., Cerling T. E., Dearing M. D.* Atmospheric CO<sub>2</sub> as a global change driver influencing plant-animal interactions // Integrative and Comparative Biology. 2002. V. 42. № 3. P. 424–430.
- Keeley J. E., Rundel P. W.* Fire and the Miocene expansion of C<sub>4</sub> grasslands // Ecology Letters. 2005. V. 8. P. 683–690.
- Kellogg E. A.* Evolutionary History of the Grasses // Plant Physiology. 2001. V. 125. № 3. P. 1198–1205.
- MacFadden B. J.* Terrestrial mammalian herbivore response to declining levels of atmospheric CO<sub>2</sub> during the cenozoic: Evidence from North American fossil horses (family Equidae) // A history of atmospheric CO<sub>2</sub> and its effects on plants, animals, and ecosystems. Eds. Ehleringer J. R., Cerling T. E., Dearing M. D. NY: Springer. 2005. V. 177. P. 273–292.
- Miller K. G., Kominz M. A., Browning J. V., et al.* The Phanerozoic record of global sea-level change // Science. 2005. V. 310. № 5752. P. 1293–1298.
- Pate J.S., Gunning B.E.S.* Vascular transfer cells in Angiosperm leaves. A taxonomic and morphological survey // Protoplasma. 1969. V. 68. P. 135–156.
- Sage R. F.* The evolution of C<sub>4</sub> photosynthesis // New Phytologist. 2004. V. 161. P. 341–370.

**ПИГМЕНТНЫЙ АППАРАТ РАСТЕНИЙ: СТРУКТУРА, ФУНКЦИИ, ЭКОФИЗИОЛОГИЯ**

**Головко Т.К., Дымова О.В., Яцко Я.Н., Табаленкова Г.Н., Далькэ И.В.**

*Сыктывкар, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН*

Солнечный свет играет важную роль в жизнедеятельности живых организмов как источник энергии и информации. С фоторецепторной системой растений взаимодействует излучение в интервале длин волн 400–800 нм с энергией 1–3 эВ. Большинство пигментов, поглощающих свет молекул, относится к одной из четырех основных групп: хлорофиллы, каротиноиды, беталаины и флавоноиды. Существует множество различных форм одного и того же класса пигментов. Известно, например, 10 различных структурных форм хлорофиллов, свыше 600 природных форм каротиноидов и около 7000 флавоноидов.

Наиболее широко распространены основные фотосинтетические пигменты – хлорофиллы (Хл) – вещества тетрапиррольной природы. Непосредственное участие в фотосинтезе принимают также терпеноидные пигменты – каротиноиды. Пигменты участвуют в осуществлении трех ведущих стадий фотосинтеза: 1) поглощение энергии света на фотофизической стадии; 2) преобразование энергии в фотохимических реакциях; 3) являются важнейшими компонентами электрон-транспортной цепи.

Ежегодно на нашей планете трижды обновляется около 300 млн.т хлорофиллов. Суммарная годовая продукция каротиноидов достигает 100 млн.т. Все хлорофиллы синтезируются из аминолевулиновой кислоты (АЛК). При конденсации двух молекул АЛК образуется первичный монопиррол, который затем превращается

в полностью конъюгированный и сильно окрашенный порфирин. Включение Fe в порфирин приводит к образованию железопорфирина (гема), необходимого хлоропластам, митохондриям и цитоплазме. Магниева ветвь биосинтеза пигментов начинается с включения Mg в протопорфирин, что требует АТФ. Дальнейшие преобразования приводят к появлению предшественника хлорофилла – протохлорофиллида. Для фотозависимой трансформации протохлорофиллида в Хл необходимо образование комплекса с белком.

Процессы новообразования пигментов и формирования новых центров биосинтеза в специальных локусах мембран хлоропластов протекают непрерывно, так как весь фонд хлорофилла постоянно обновляется (Plant Pigments and their Manipulation, 2004). В физиологических условиях полупериод жизни молекулы Хл составляет 6–50 ч. Скорость деградации Хл возрастает в стареющих листьях, а также в условиях, индуцирующих окислительный стресс. За биосинтез Хл ответственны 86 ядерных генов. Часть генов контролирует синтез Хл, другие кодируют синтез хлорофилл-белковых комплексов. Как и в случае с Хл, каротиноиды и ферменты их синтеза локализованы в пластидах, но гены находятся в ядерном геноме. В зависимости от присутствия в молекуле кислорода, каротиноиды делятся на каротины и образующиеся при окислении каротина ксантофиллы (лютеин, виолаксантин, зеаксантин, неоксантин и антераксантин).

В тилакоидах мембран хлоропластов пигменты образуют комплексы с белками. Выделяют четыре главных типа пигмент-белковых комплекса: два из них, локализованные в реакционных центрах (РЦ) фотосистем (ФС), связывают молекулы Хл *a* и  $\beta$ -каротина; два других, представленных белками внешних светособирающих комплексов (ССК), связывают Хл *a* и *b* и ксантофиллы (Blankenship, 2002). Белки, участвующие в образовании пигмент-белковых комплексов, кодируются большим семейством ядерных генов, известных как ЛНС-гены. В мембране пигмент-белковые комплексы располагаются вокруг РЦ в виде триммеров.

ССК, обеспечивающие высокую эффективность поглощения и передачи энергии в РЦ, дают фотосинтезирующим организмам не только большие преимущества, но и повышают риск их повреждения, если света оказывается слишком много. Существует несколько механизмов защиты от фотоингибирования. Известно, что при высокой освещенности листья меняют ориентацию, а хлоропласты занимают пристеночное положение. ССК ФС 2, локализованные в мембранах гранальных тилакоидов, могут мигрировать к ФС 1, расположенной в стромальных тилакоидах.

У теневыносливого растения *Ajuga reptans* нами были выявлены несколько линий защиты при адаптации к произрастанию на полном свете. У листьев световых растений увеличивалось количество слоев и размер клеток палисады, количество хлоропластов и число гран в них, снижалось содержание зеленых пигментов и доля хлорофиллов, принадлежащих ССК (Дымова, Головкин, 1998; Golovko, Dumova, 1999). Важную роль в защите фотосинтетического аппарата от излишка энергии возбуждения при высокой интенсивности света играют каротиноиды виолаксантинового цикла (ВКЦ). ВКЦ включает энзиматическое (с участием фермента дезоксидазы) превращение виолаксантина в зеаксантин, способный диссипировать световую энергию в виде тепла (Demmig-Adams, Adams, 1992; Маслова и др., 1996; Latowski et al., 2004). Установлено, что в листьях световых растений *A. reptans* дезоксицированное состояние пигментов ВКЦ было на порядок выше, чем в теневых (Дымова, Головкин, 2007). Это свидетельствует о способности теневыносливых растений активировать работу ВКЦ для защиты фотосинтетического аппарата от фотодеструкции.

Пластичность и адаптивность пигментного аппарата играет существенную роль в освоении растениями различных экотопов. Это положение хорошо иллюстрируют данные, полученные нами в исследованиях на *Gymnadenia conopsea* – бореальный евроазиатский вид, обитающий на выходах известняков на Южном Тимане. У растений, произрастающих на южных, хорошо освещенных и более теплых склонах, содержание зеленых пигментов было ниже, чем на лугу или на менее освещенном и прогреваемом северном склоне (Дымова и др., 2007). В спектре каротиноидов световых растений были выражены полосы, свидетельствующие об активации ВКЦ. Сходные результаты были получены и при изучении на Южном Тимане пигментного аппарата растений *Plantago media*, произрастающих на обнаженном склоне юго-западной экспозиции и в густом травостое у подошвы склона, где они получали на порядок меньше света. Растения существенно отличались по концентрации фотосинтетических пигментов, доле хлорофиллов, принадлежащих ССК, величине соотношения хлорофиллов и каротиноидов. Уже в утренние часы в спектре каротиноидов световых растений обнаруживался зеаксантин. У теневых растений он появлялся в небольшом количестве только после полудня. Результаты изучения пигментного комплекса вместе с данными по CO<sub>2</sub>-газообмену и флуоресценции хлорофилла характеризуют *P. media* как пластичное растение, с высокой устойчивостью фотосинтетического аппарата к фотоингибированию. Это позволяет растениям занимать различные по освещенности и теплообеспеченности местообитания.

Большой интерес для понимания роли пигментов в устойчивости фотосинтетического аппарата растений представляет изучение сезонных и возрастных закономерностей содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях вечнозеленых видов, обитающих в холодном климате. По нашим данным пул зеленых и желтых пигментов в хвое *Pinus sibirica* L. достигал своего наибольшего размера (1,8–2,3 мг/г сухой массы) в конце лета-начале осени и снижался зимой, когда уровень нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла

был максимальным. Зрелая двухлетняя хвоя в течение года характеризовалась наличием полного спектра каротиноидов: β-каротин, виолаксантин, лютеин, неоксантин, антераксантин, зеаксантин. В хвое первого года жизни летом (июнь) зеаксантин и неоксантин нами не обнаружен. Их появление в спектре ксантофиллов поздней осенью свидетельствует об активации ВКЦ, индуцированной низкими температурами. С наступлением зимы в хвое первого года жизни отмечали снижение пула лютеин+виолаксантин и возрастание концентрации антераксантина – предшественника зеаксантина. Весной наблюдали усиление эпоксидации зеаксантина в виолаксантин. Судя по количественным и качественным изменениям пигментного комплекса можно характеризовать *Pinus sibirica* как вид, обладающий системой быстрых ответных реакций, обеспечивающих сохранность ассимиляционного аппарата при смене сезонов года.

В литературе систематические сведения о пигментной системе растений разных ботанико-географических зон немногочисленны (Лукьянова и др., 1986; Попова и др., 1989; Maslova, Porova, 1993). Показано, что большинство растений крайне суровых местообитаний (арктические, высокогорные, пустынные) отличаются сравнительно низким содержанием фотосинтетических пигментов. Для горных видов характерно повышенное накопление каротиноидов, а для арктических – хлорофиллов, принадлежащих ССК. Проведенные нами исследования растений природной флоры Приполярного Урала (подзона крайней северной тайги), Южного Тимана (подзона средней тайги) и среднего течения р.Вычегда (подзона средней тайги) выявили значительную дифференциацию видов по содержанию зеленых и желтых пигментов. Как правило, чем больше хлорофиллов содержали листья растений, тем выше в них концентрация каротиноидов. Сравнение растений разных жизненных форм показало, что во всех районах наибольшим содержанием пигментов отличались травянистые растения. Им существенно уступали полудревесные виды (кустарники и кустарнички). Наименьшие концентрации пигментов были выявлены у плаунов.

В целом, растения средней тайги характеризовались более высоким накоплением пигментов по сравнению с растениями, обитающими в подзоне крайне-северной тайги. Следует отметить, что на Приполярном Урале аркто-альпийские виды не уступали бореальным по содержанию пигментов, тогда как на Южном Тимане, наоборот, концентрация хлорофиллов и каротиноидов была выше у бореальных видов. С продвижением на Север в листьях растений повышалось относительное содержание желтых пигментов. Об этом можно судить по величине соотношения хлорофиллы/каротиноиды: у растений Приполярного Урала этот показатель равнялся 3, тогда как у растений в среднем течении р. Вычегда был на 35% выше. Каротиноиды играют важную роль в фотосинтезе, выполняют функции светосборщиков и фотопротекторов. Поэтому накопление желтых пигментов можно рассматривать как адаптивную реакцию, направленную на повышение устойчивости фотосинтетического аппарата, предотвращение его фотодинамической деструкции и, в конечном итоге, более эффективное использование света в течение короткого северного лета. Полученные данные свидетельствуют о повышении роли пигментного комплекса в устойчивости фотосинтетического аппарата в холодном климате.

В заключение необходимо особо отметить ценность данных по структурно-функциональной организации и экологическим свойствам пигментного аппарата растений для характеристики флористического разнообразия, понимания приспособления растений к условиям существования, распространения видов, прогнозирования динамики растительности при глобальном изменении климата и обострении проблем региональной экологии.

*Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты №№ 04-04-48255, 07-04-00436).*

#### Литература

- Головко Т.К., Табаленкова Г.Н., Дымова О.В. Пигментный аппарат растений Приполярного Урала // Ботанический журнал. 2007. Т. 92. №11. С. 1732–1741.
- Дымова О.В., Головко Т.К. Адаптация к свету фотосинтетического аппарата теневыносливых растений (на примере *Ajuga reptans* L.) // Физиология растений. 1998. Т.45. № 4. С.521–528.
- Дымова О.В., Головко Т.К. Состояние пигментного аппарата растений живучки ползучей в связи с адаптацией к световым условиям произрастания // Физиология растений. 2007. Т.54. №1. С.47–53.
- Дымова О.В., Яцко Я.Н., Табаленкова Г.Н., Головко Т.К. Пигментный аппарат и светозависимые превращения ксантофиллов в листьях растений природной флоры Южного Тимана // Современная физиология растений: от молекул до экосистем: Матер. докл. Межд. Конф. (в трех частях). Часть 1. Сыктывкар, 2007. С.69–71.
- Лукьянова Л.М., Локтева Т.Н., Булычева Т.М. Газообмен и пигментная система растений Кольской Субарктики (Хибинский горный массив). Апатиты, 1986. 127 с.
- Маслова Т.Г., Попова И.А., Корнюшенко Г.А., Королева О.Я. Развитие представлений о функционировании виолаксантинного цикла в фотосинтезе // Физиология растений. 1996. Т.43. №3. С.437–449.
- Попова И. А., Маслова Т.Г., Попова О.Ф. Особенности пигментного аппарата растений разных ботанико-географических зон // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л: Наука, 1989. С.115–130.
- Blankenship R.E. Molecular Mechanisms of Photosynthesis. Blackwell Science Ltd., 2002. 321 p.
- Golovko T.K., Dymova O.V. Ecophysiology of *Ajuga reptans* L. at the northern boundary of its distribution // Handbook of Plant and Crop Stress / Ed.Pessaraki M. New-York et al.: Marcel Dekker, Inc, 1999. P.963–972.

Demmig-Adams B., Adams III W.W. Photoprotection and Other Responses of Plants to High Light Stress // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1992a. V. 43. P. 599–626.

Latowski D., Grzyb J., Strzalka K. The Xanthophyll Cycle – Molecular Mechanism and Physiological Significance // Acta Physiol. Plant. 2004. V. 26. №2. P. 197–212.

Maslova T.G., Popova I.A. Adaptive Properties of the Pigment Systems // Photosynthetica. 1993. V. 29. P. 195–203.

Plant Pigments and their Manipulation // Annual Plant Reviews. V. 14. / Ed. Davies K. Blackwell Publishing, USA/Canada: CRS Press, 2004. 352 p.

## АНАЛИЗ ОСОБЕННОСТЕЙ ФЛУКТУИРУЮЩЕЙ АСИММЕТРИИ ЛИСТЬЕВ ЯБЛОНИ (*MALUS DOMESTICA* ВОРСКН.) В УСЛОВИЯХ АНТОПОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Гольшкин Л.В., Кузнецов М.Н.

Орел, Всероссийский научно-исследовательский институт селекции плодовых культур

Адаптивность и связанная с ней стабильность популяции растительных организмов являются важнейшими показателями состояния и способности/потенции организмов к росту и развитию без заметных нарушений. Существует множество оценок стабильности, среди которых метод определения флуктуирующей асимметрии (ФА) занимает заметное место как один из современных подходов к анализу стабильности системы морфологических признаков с использованием широких возможностей биометрического расчета. Выгодным моментом здесь является скорость получения математических результатов. В современной литературе имеются рекомендации по расчету ФА как для животных, так и растительных организмов (Захаров и др., 2000). Адаптация растений к действию каких-либо факторов окружающей среды обеспечивается путем перестройки комплекса функциональных и структурных (морфологических) признаков в онтогенезе вплоть до образования новых норм реакций в филогенезе (Жученко, 1988). Очевидно, эти механизмы реакции организмов, в частности растений, являются принципиально-руководящими в создании и использовании методов, подобных упомянутому.

Однако, в данных работах указанные проблемы рассмотрены недостаточно в отношении плодовых культур. Очевидная выгода современных методов оценки состояния растений на фоне действующих экологических факторов заставляет адаптировать ФА-анализ к традиционным хозяйственно-ценным культурам, таким, какой является яблоня. Анализ флуктуирующей асимметрии относится к методам прямого определения с облигатной специфичностью. Поэтому при разработке технологии определения стабильности развития любого вида необходимо создать специфическую шкалу оценки ФА. При этом ФА-анализ – рассматривать как один из путей решения вопросов биомониторинга как системы наблюдений, оценки и прогноза изменений состояния биологических систем под влиянием антропогенных воздействий.

Яблоня является одной из доминирующих плодовых культур для Орловской области, поэтому цель наших исследований заключалась в использовании возможностей ФА-анализа в определении этой культуры как биоиндикатора качества окружающей среды обитания.

Отбор листовых пластинок проводили в садовом массиве ВНИИСПК (четыре квартала, равноудаленных друг от друга с разными сортами) и в зоне шлакоотвала Мценского завода алюминиевого литья (МЗАЛ, п. Думчино, учитываемый фактор загрязнения – тяжелые металлы). Листья в количестве до 100 штук из каждой точки отбора располагали на листе формата А-4 и сканировали с помощью стандартного CanoScan 4200F. Полученные изображения проводили через ПК-программу Golden Software Surfer 8 для расчета показателей ФА средствами Microsoft Excel. В этой последней проводили обработку результатов полевого материала, сводящуюся к анализу рядов распределения средних значений по сериям выборок, на основе чего выводили тенденцию изменения средней величины ФА листьев яблони относительно мест сбора согласно Е.Л. Константинову (2001).

Экологические условия ВНИИСПК. Данные анализа отражены в таблице 1. Как видно из последней, листовой материал представлен различными сортами яблони. Детальный сравнительный анализ (ФА) не выявил достоверных различий в оценке стабильного развития растений. Диапазон значений ФА составляет 0,0929 – 0,1171. Возможно, значения ниже 0,100 могут служить отправной точкой (I балл, норма) для построения шкалы ФА яблони, поскольку зона ВНИИСПК, видимо, не является экологически интегрально-стрессовой для этой культуры. Диапазон 0,100 – 0,120, по данным таблицы 1, может составить II балла специфической шкалы для яблони (переход от нормы к загрязнению). Достоверность расчета отдельных значений ФА не вызывает сомнения, поскольку точность опыта и коэффициент вариации находятся в пределах допустимого для этих статистических параметров. Отметим, что сортовая специфика яблони по данным ФА-анализа не отражается на различиях в оценке стабильности развития рассматриваемых растений в данных экологических условиях (коэффициенты ФА).

Экологические условия окрестности шлакоотвала п.ДУМЧИНО. Как видно из таблицы 1, значения ФА листьев яблони по топографическим точкам Т-1, Т-2 и Т-3 различаются между собой (относительное падение значений). Эти различия носят математически достоверный характер в сравнении с пунктом сбора Т-1. Точки Т-4 и Т-5 (4–6 км удаления от шлакоотвала) показывают увеличение значений ФА (достоверно к уровню точки Т-1). Это свидетельствует о том, что зоны точек Т-4 и Т-5 могут располагаться в области иного рода загрязнения, возможно, связанного с близостью авто- и железнодорожной коммуникациями (Орел-Мценск). При этом значения ФА в этих точках достоверно не различаются между собой. Вполне вероятно, рассматривая окрестности п.Думчино, мы сталкиваемся с дискретностью различных зон и типов загрязнения. Именно интегральные достоинства метода флуктуирующей асимметрии позволяют это уточнить.

Таблица 1

**Значение коэффициентов флуктуирующей асимметрии (ФА) в зависимости от места сбора листового материала яблони различных сортов (садовый массив ВНИИСПК, Орловский р-он; зона металлоотвала МЗАЛ, Мценский р-он)**

Материал и место Сбора	Количество наблюдений, шт.	Средняя арифмет. ФА	Ошибка сред. арифм. ФА(±)	Среднее квадратич. отклон. ФА	Коэффиц. вариации ФА(%)	Точность опыта ФА (%)
<b>ВНИИСПК</b>						
<b>24 квартал</b>						
Антоновка	66	0,0969	0,0054	0,0442	45,65	5,57
Пепин	67	0,1016	0,0056	0,0457	44,96	5,49
Штрифель	38	0,1000	0,0071	0,0440	44,07	7,15
<b>11 квартал</b>						
Антоновка	73	0,1171	0,0054	0,0464	39,62	4,61
Солнышко	42	0,1078	0,0064	0,0418	39,74	5,98
<b>39 квартал</b>						
Осеннее полосатое	92	0,1132	0,0049	0,0468	46,42	4,81
Память воину	91	0,1054	0,0053	0,0504	47,75	5,01
Синап Орловский	98	<b>0,0929 min</b>	0,0042	0,0414	44,53	4,50
Синап Северный	96	0,1030	0,0044	0,0436	42,37	4,32
Орловское полосатое	93	0,1084	0,0052	0,0503	46,42	4,81
23 квартал	99	0,1080	0,0046	0,0462	42,80	4,30
Орлик						
<b>МЗАЛ.п.Думчино</b>						
<b>Расстояние от отвала</b>						
100 метров (Т-1)	118	0,1412	0,0090	0,0082	69,50	6,40
900 метров (Т-2)	94	0,1156	0,0060	0,0581	50,55	5,18
2500 метров (Т-3)	95	0,1198	0,0057	0,0557	46,56	4,78
4000 метров (Т-4)	100	<b>0,1538 max</b>	0,0098	0,0983	63,85	6,40
6000 метров (Т-5)	111	0,1349	0,0082	0,0868	64,35	6,11

На основании полученных расчетных значений ФА листовых пластинок яблони в зонах ВНИИСПК и п.Думчино мы попытались создать практическую шкалу балльных интервалов оценки. Шкала должна служить для выявления нарушений стабильности развития растений при воздействии экологических факторов среды как естественного (условия ВНИИСПК-контроль), так и антропогенного происхождения (шлакоотвал п. Думчино-стресс). Криволинейное распределение значений ФА дает основание считать, что разбивка вариационного ряда также должна носить нелинейный характер. Диапазон расчетных данных (min=0,0929; max=0,1538) для удобства разделили на пять равных частей, и согласно интегральной функции распределения вероятности значений коэффициентов ФА на основе способа расчета процентилей получили границы баллов. В данном подходе прослеживается аналогия со шкалой для березы (Константинов, 2001). Избегая излишних подробностей, заметим, что мы остановились на наименьшем числе классов – 5, что полностью соответствует рекомендациям по методике биометрических расчетов и шкале распределения значений коэффициентов ФА для березы (Зайцев, 1978; Марченко, 2005). В нашем случае градация величины интегрального показателя стабильности развития для данной культуры может выглядеть следующим образом (табл.2).

Сравнение шкал балльной оценки березы и яблони показало разницу в категориях числовых значений коэффициентов ФА. Если для первого вида по данным С.И. Марченко (2005) диапазон составляет <0,040 – >0,054, то для второго – <0,100 – >0,159. Заметно, что числовые категории различаются практически в 2–3 раза. Возможно, это связано с различным уровнем экологической устойчивости дикорастущего и окультуренного видов. Снижение устойчивости культурных растений к экологическим стрессам, видимо, может способствовать более пластичному изменению морфологических параметров листа, т.е. повышению значений коэффициентов флуктуирующей асимметрии. Это не противоречит фундаментальным положениям экологической генетики (Жученко, 1988).

Пятибалльная шкала оценки стабильности развития яблони по значениям коэффициентов флуктуирующей асимметрии (ФА)

Балл	Величина показателя стабильности развития (ФА)	Связь ФА с действующими стрессовыми факторами
I	<0,100	<b>норма</b>
II	0,100 – 0,119	<b>Переход от нормы к загрязнению</b>
III	0,120 – 0,139	<b>загрязнение</b>
IV	0,140 – 0,159	<b>сильное загрязнение</b>
V	>0,159	<b>критическое загрязнение</b>

На основании интегральной функции распределения коэффициентов флуктуирующей асимметрии 1373 листовых пластинок яблони разных сортов и двух экологических зон обитания построена пятибалльная шкала оценки стабильности развития данной культуры. Применение метода флуктуирующей асимметрии в анализе яблони показало его высокую специфичность в интегральных оценках состояния культуры и окружающей среды обитания. Показана индифферентность сортосостава яблони к значениям коэффициентов флуктуирующей асимметрии. В целом, проведенное исследование позволяет считать яблоню биоиндикаторной культурой для биомониторинга – системы наблюдений, оценки и прогнозирования изменения состояния популяций отдельных видов растений под влиянием антропогенных факторов воздействия.

*Литература*

- Жученко А.А. Адаптивный потенциал культурных растений (эколого-генетические основы). Кишинев, 1988, 485 с.  
 Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов (математическая статистика в экспериментальной ботанике). М., Наука, 1978, 212 с.  
 Захаров В.М., Баранов А.С. и др. Здоровье среды: методика оценки. М., 2000, 41 с.  
 Константинов Е.Л. Особенности флуктуирующей асимметрии листовой пластинки березы повислой (*Betula pendula* Roth) как вида биоиндикатора. Автореф. канд. дисс. Калуга, 2001, 21 с.  
 Марченко С.И. Эстетика и оптимизация природопользования (методические указания по НИРС). Брянск, 2005, с.15.

**МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРИРОДНЫХ (ОСТРОВНЫХ И КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ) ПОПУЛЯЦИЙ *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH. (BRASSICACEAE)**

**Грицких М. В., Федоренко О. М., Николаевская Т. С.**

*Петрозаводск, Институт биологии Карельского научного центра РАН*

Фотоморфогенез у высших растений включает процессы развития и дифференцировки, в том числе и оптимизацию структуры растений, обеспечивающей максимальное использование света в фотосинтезе. Под контролем генов фитохромов формируются такие признаки как прорастание семян, время цветения, рост черешков листьев, удлинение генеративного побега, увеличение площади листа и другие (Casal et al, 2003; Reed et al, 1994; Smith, 1997; Whitlam, Delvin, 1997). Развитие растений в существенной степени зависит от интенсивности и качества световой энергии, что напрямую связано с широтой и климатическими условиями региона их распространения. Это было показано на основе изоферментного анализа нескольких континентальных карельских популяций *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Федоренко и др., 2001). Однако морфо-физиологические особенности растений этих популяций *A. thaliana* подробно не были исследованы.

В этой связи целью нашей работы было изучение особенностей развития морфо-физиологических признаков, а также внутри- и межпопуляционного их разнообразия. В четырёх карельских природных популяциях *Arabidopsis thaliana* (двух континентальных – Царевичи, Шуйская, и двух островных – Радколье, Климецкий) были исследованы всхожесть и энергия прорастания семян (%), индекс формы листа (отношение ширины к длине листа), количество розеточных листьев, длина их черешка и диаметр розетки (мм). *A. thaliana* (2n=10) – резущка Таля относится к двудольным травянистым растениям семейства крестоцветных (Brassicaceae или Cruciferae). Это растение является одним из лучших объектов для молекулярно-генетических исследований среди высших растений благодаря короткоцикличности, эффективной индуцируемости мутаций и наличию сравнительно небольшого размера генома (Ежова, 1999). Короткий жизненный цикл, высокая плодовитость, небольшой габитус позволяет выращивать это растение в лабораторных условиях круглый год. Растения анализируемых популяций выращивались в люминостате при температуре 21<sup>0</sup>С и круглосуточном освещении.

В северных широтах в популяциях арабидопсиса преобладают позднецветущие растения (Kranz, Kircheim, 1987). Исследованные нами популяции по времени цветения представлены почти исключительно (>90%) поздними экотипами, цветение которых начинается через 90 дней и позже. Только в популяции Царевичи, обнаружены как рано, так и поздно цветущие формы растений (Федоренко и др., 2001).

Как показали наши исследования жизнеспособность и выживаемость растений (энергия прорастания и всхожесть) были высоки и колебались в пределах 60–96 и 63–95% соответственно. В континентальных популяциях эти значения были на 10–30% ниже, чем в островных популяциях. И, что особенно важно, эти показатели самые низкие в популяции Царевичи, где рано цветущие растения доминируют (табл. 1).

Анализ морфологических признаков (диаметр розетки, количество розеточных листьев и длина их черешка) показал, что у континентальных популяций их величина также меньше, чем у островных популяций и в большинстве случаев обе группы достоверно (*t* Стьюдента) отличаются между собой. Растения островных популяций достоверно различаются между собой лишь по трем признакам: диаметр розетки и длина листа (крупнее в популяции Климецкий), индекс листа (выше в популяции Радколье). Континентальные популяции отличаются друг от друга сильнее: по ширине и индексу листа, длине черешка (больше в популяции Царевичи), по энергии прорастания и всхожести (выше в популяции Шуйская).

Уровень варьирования признаков и дисперсия во всех популяциях оказались высокими. Значения коэффициентов вариации находятся в пределах 10–29%, за исключением популяции Царевичи, проявившей наибольший уровень варьирования (26–54%).

Как представляется, формирование морфо-физиологических признаков связано с климатическими условиями мест произрастания (континентальные – островные). В то же время, индекс листа, опосредованно характеризующий количество поглощенной световой энергии, самый высокий у растений популяции Царевичи, где встречаются и рано цветущие растения. Помимо того, исследованные популяции арабидопсиса характеризуются наличием значительного количества листьев в розетке, что, как известно из литературных данных, свидетельствует о преобладании позднецветущих форм (Gazzani et al., 2003).

Таблица 1

**Морфофизиологические признаки у растений *A. thaliana* (L.) природных (континентальных и островных) популяций**

Популяция	Статистические параметры				
	n	$\bar{x} \pm s_x$	$\sigma$	D	V
Количество розеточных листьев					
Климецкий	84	16,0 ± 0,30	2,75	7,54***	17
Радколье	80	17,0 ± 0,30	2,66	7,09*	16
Царевичи	80	15,0 ± 0,49	4,34	18,83***	28
Шуйская	56	15,0 ± 0,43	3,23	10,44***	21
Диаметр розетки, мм					
Климецкий	168	66,79 ± 0,87	11,32	128,13***	17
Радколье	160	62,15 ± 0,84	10,68	114,15***	17
Царевичи	160	55,75 ± 1,14	14,45	208,72***	26
Шуйская	112	53,36 ± 0,86	9,08	82,39***	17
Индекс листа					
Климецкий	168	0,40 ± 0,01	0,08	0,01***	19
Радколье	160	0,47 ± 0,01	0,11	0,01***	23
Царевичи	160	0,49 ± 0,01	0,19	0,04*	39
Шуйская	112	0,43 ± 0,01	0,07	0,005	16
Длина черешка					
Климецкий	168	11,9 ± 0,24	3,09	9,57***	26
Радколье	160	12,4 ± 0,3	3,4	11,8***	28
Царевичи	160	10,3 ± 0,3	4,1	16,8***	40
Шуйская	112	9,5 ± 0,2	2,5	6,4***	26
Всхожесть,					
Климецкий	84	94,79 ± 0,78	7,16	51,28***	8
Радколье	80	95,28 ± 1,21	10,78	116,18***	11
Царевичи	80	63,62 ± 3,60	31,78	1009,67***	50
Шуйская	46	84,13 ± 2,56	17,38	302,12***	21
Энергия прорастания,					
Климецкий	84	93,00 ± 1,04	9,53	90,75***	10
Радколье	80	95,50 ± 1,24	11,11	123,49***	12
Царевичи	80	60,65 ± 3,68	32,92	1083,93***	54
Шуйская	46	79,83 ± 2,69	18,26	333,30***	23

Примечание. Здесь и в табл. 2 – \*\*\* – P<0,001; \* – P<0,05.

Оценку внутри- и межпопуляционных различий провели на основе двухфакторного дисперсионного анализа, где в качестве специфического генетического фактора выступали «семьи», а неспецифического, негенетического – «место произрастания» (Зайцев, 1984).

Действие специфического генетического фактора ( $D_{fam}$ ), обусловленное внутривидовыми различиями, оказалось существенным только для морфологических признаков, доля влияния не превышала 26% (табл. 2). Неспецифический негенетический фактор ( $D_{pop}$ ), характеризующий межпопуляционные различия, оказался значимым для всех морфо-физиологических признаков, и наиболее выражен для всхожести и энергии прорастания. Доля влияния фактора составила около 30%. Тем не менее, наибольшее значение дисперсий обусловлено взаимодействием факторов: доля влияния колебалась в пределах 35–48%.

Действие естественного отбора (стабилизирующая форма) на формирование морфо-физиологических признаков наиболее сильно проявилось в островных популяциях по сравнению с континентальными. В популяции Царевичи оно наименее выражено, вследствие чего здесь наиболее высок уровень фенотипического разнообразия изученных признаков. В этой же популяции выявлен высокий уровень морфофизиологических отклонений (карликовость, многорозеточность, положительный геотропизм, этиолированные проростки, пигментные мутации, потенциальные летали), достигающих 23% и превышающих в 2 раза их уровень в других популяциях.

Таблица 2

**Компоненты дисперсии и наследуемость морфо-физиологических признаков у растений *A. thaliana* (L.) природных популяций**

Признак	$D_{pop}$	$D_{fam}$	$D_{int}$	DE
Количество розеточных листьев	50,3***	24,4***	15,3***	4,8
Доля влияния фактора,%	5,8	25,5	47,9	20,8
Диаметр розетки	2110***	166***	180***	50
Доля влияния фактора,%	20,4	14,5	47,0	18,2
Индекс листа	0,128***	0,017*	0,012	0,009
Доля влияния фактора,%	13,4	16,3	34,9	35,5
Длина черешка	107***	22***	20***	3
Доля влияния фактора,%	16,9	15,4	42,4	25,3
Энергия прорастания	4383***	349	425	426
Доля влияния фактора,%	31,7	16,0	52,3	–
Всхожесть	3020***	415	444	–
Доля влияния фактора,%	28,5	17,0	54,5	–

*Примечание.*  $D_{pop}$  – дисперсия признака, обусловленная межпопуляционными различиями;  $D_{fam}$  – дисперсия признака, обусловленная внутривидовыми различиями (между семьями);  $D_{int}$  – взаимодействие факторов; DE – остаточная дисперсия.

Таким образом, в карельских природных популяциях арабидопсиса выявлен высокий уровень межпопуляционного и внутривидового разнообразия морфо-физиологических признаков. Полученные данные согласуются с проведенными ранее исследованиями по изучению генетического разнообразия в северных природных популяциях арабидопсиса аллозимным и RAPD-анализами. Повышенное фенотипическое разнообразие морфо-физиологических признаков может быть связано с особенностями экологических условий (световых и температурных) произрастания растений и характеризует экологическую стратегию популяций арабидопсиса, расположенных на северной границе ареала вида: онтогенез растений и выживаемость могут обеспечиваться либо за счет изменения периода вегетации, либо за счет особенностей их морфологии.

*Литература*

- Ежова Т. А. *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. как модельный объект для изучения генетического контроля морфогенеза // Генетика. 1999. Т. 35. № 11. С. 1522–1537.
- Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984.
- Федоренко О. М., Савушкин А. И., Олимпиенко Г. С. Генетическое разнообразие природных популяций *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. в Карелии // Генетика. 2001. Т. 37. № 2. С. 223–229.
- Casal J. J., Ballare C. L., Luccioni L. G., Oliverio K. A., Boccalandro H. E. Light, phytochrome signaling and photomorphogenesis in *Arabidopsis* // Photochem. Photobiol. Science. 2003. V. 2. P. 625–636.
- Gazzani S., Gendall A. R., Lister C., Dean C. Analysis of the molecular basis of flowering time variation in *Arabidopsis* accessions // Plant Physiol. 2003. V. 132. P. 1107–1114.
- Kranz A.R., Kircheim B. Genetic resources in *Arabidopsis* // AIS. 1987. № 24.

Reed J. W., Nagatani A., Elich T. D., Fagan M., Chory J. Phytochrome A and phytochrome B have overlapping but distinct functions in *Arabidopsis* development // Plant Physiol. 1994. V. 104. P. 1139–1149.

Smith H., Xu Y., Quail P. H. Antagonistic but complementary actions of phytochromes A and B allow optimum seedling de-etiolation // Plant Physiol. 1997. V. 114. P. 637–641.

Whitelam, G. C., Delvin P. F. Roles of different phytochromes in *Arabidopsis* photomorphogenesis // Plant Cell Environ. 1997. V. 20. P. 752–768.

## ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОХИМИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ ОБРАБОТКЕ СЕМЯН ЗАЩИТНО-СТИМУЛИРУЮЩИМИ СОСТАВАМИ

Деревинская А.А.

Минск, Белорусский Государственный Педагогический Университет им. М. Танка

Реализация максимального потенциала продуктивности сельскохозяйственных культур не достигается в полной мере при естественных условиях обитания, вследствие постоянно возникающих стрессовых воздействий окружающей среды. В условиях неустойчивого климата Республики Беларусь, для которого характерны резкие смены погодных условий (в том числе и засушливые периоды), возделываемые сельскохозяйственные культуры трудно приспособляются к подобным колебаниям, что в результате приводит к значительным потерям урожая.

Водный стресс вызывает изменения ростовых, морфологических, анатомических и биохимических показателей в растениях. Последствия нарушения водного обмена многочисленны: изменение транспирации, фотосинтеза, минерального питания и других функций растительного организма.

Ранее (30 – 50 лет назад) частота засух составляла примерно один раз в десятилетие, а в последние годы она наблюдается намного чаще. Ожидается, что в связи с глобальным потеплением климата такая тенденция будет только усиливаться. Для повышения адаптационных способностей сельскохозяйственных растений к неблагоприятным условиям среды используются приемы предпосевной обработки семян комплексными пленкообразующими составами, в среде которых в последующем происходит процесс набухания и прорастания семян. Данные приемы в значительной степени контролируют эффективность прохождения последующих этапов онтогенеза растений (Кабашникова и др., 1998). Начальные фазы развития растений являются наиболее чувствительными к неблагоприятным факторам внешней среды, а их протекание определяет дальнейший ход онтогенеза растений. Обработка семян перед посевом позволяет направленно влиять на начальные этапы реализации генетической программы жизненного цикла растений и контролировать протекание последующих этапов онтогенеза (Кабашникова, 2003).

Цель исследования – в полевых условиях оценить эффективность использования защитно-стимулирующих составов (ЗСС) на основе препаратов Инкор и Сейбит П для предпосевной обработки семян яровой пшеницы с целью повышения засухоустойчивости данной культуры в условиях Беларуси.

Материал и методы исследований. Исследования проводили на яровой пшенице сорта Ростань, районированной в Республике Беларусь. Семена растений обрабатывались непосредственно перед посевом. Для обработки использовались защитно-стимулирующие составы: стандартный препарат Сейбит П и его модификации с добавлением регулятора роста силатрана (БИРР) и сернокислого железа; препарат Инкор – 2, состоявший из пленкообразующего полимера, гидрогумата; препарат Инкор – 7, состоявший из пленкообразующего полимера, гидрогумата и микроэлементов (цинк, железо, марганец, медь). Для защиты от болезней в полевых условиях использовали фунгицид байтан-универсал в стандартной дозе.

Анализ роста и развития растений проводили на основных этапах онтогенеза растений пшеницы (фазы кущения, колошения и молочной спелости). Физиологическое действие ЗСС оценивали по следующим показателям: относительное содержание воды, водный дефицит, содержание фотосинтетических пигментов, уровень перекисного окисления липидов.

Относительное содержание воды определяли по Campos et al. (1999) Водный дефицит листьев пшеницы вычисляли по Yordanov et al. (1997).

Количество пигментов в ацетоновых экстрактах определяли по спектрам поглощения, снятым на спектрофотометре «Uvikon 931» (Германия). Расчеты производили по формулам, предложенным Шлыкком (1971).

Перекисное окисление липидов тестировали по количеству малонового диальдегида (МДА), содержание которого определяли по цветной реакции с тиобарбитуровой кислотой (ТБК) с последующим измерением оптической плотности на спектрофотометре «Uvikon 931» (Германия) при длине волны 532 нм (Aono et al., 1995)

Статистическую обработку данных проводили по Рокицкому П.Ф. (1967).

Результаты исследований и их обсуждение. Среди факторов, от которых зависит общая продуктивность и урожайность растений, фотосинтезу, неразрывно связанному с реакциями энергетического и пластического обмена и составляющему основу метаболизма зеленого растения, принадлежит ведущая роль.

Определение количества фотосинтетических пигментов в листьях растений яровой пшеницы на стадии кущения показало, что удельное содержание хлорофилла в листе возросло под влиянием ЗСС на основе препарата Сейбит П на 9 – 18 %, а содержание каротиноидов на 13 – 19 % по сравнению с контролем. В стеблях яровой пшеницы содержание фотосинтетических пигментов повышалось только при использовании препаратов Инкор на 8 – 18 % (хлорофилл) и 10 – 15 % (каротиноиды) по сравнению с контролем. С учетом всех листьев и стеблей было рассчитано содержание фотосинтетических пигментов в растении. Показано, что содержание хлорофилловых пигментов в листьях и стеблях и в целом растении увеличивалось под влиянием составов на основе препарата Сейбит П по сравнению с контролем. Содержание каротиноидов в растениях яровой пшеницы изменялось аналогичным образом. В целом, полученные данные показали стимулирующее действие состава Сейбит П + БИРР на накопление фотосинтетических пигментов (хлорофилла и каротиноидов).

Относительное содержание воды несколько снижалось, а водный дефицит возрастал при использовании составов на основе препарата Сейбит П, тогда как при использовании составов на основе препарата Инкор эти параметры водного обмена оставались на уровне контроля (табл. 1).

Таблица 1

Влияние ЗСС на водный дефицит в листьях растений яровой пшеницы Ростань на стадии кущения

Вариант опыта	Водный дефицит, % [WD=(TW-FW)/TW*100%]	Относительное содержание воды, % [RWC=(FW-DW)/(TW-DW)*100%]
контроль	15,2 ± 1,4	85,31 ± 1,1
Инкор – 2	17,4 ± 2,3	83,44 ± 1,8
Инкор – 7	14,9 ± 1	85,37 ± 0,8
Сейбит П	16,2 ± 2,2	84,44 ± 1,8
Сейбит П + БИРР	23,7 ± 2	78,65 ± 1,5
Сейбит П + БИРР + Fe	20,8 ± 4,5	80,8 ± 3,4

По литературным данным при неблагоприятных условиях в растении происходит генерация активных форм кислорода (АФК) и усиление свободно-радикальных повреждений. Одним из показателей активного образования АФК является усиление перекисного окисления мембранных липидов (ПОЛ).

Анализ продуктов перекисного окисления липидов выявил снижение их уровня при использовании составов на основе препарата Сейбит П. Полученные данные позволяют заключить, что модифицированные составы на основе Сейбит П оказывают протекторное действие на состояние плазматических мембран клеток листа яровой пшеницы, несмотря на некоторое изменение параметров водного обмена.

Определение количества фотосинтетических пигментов в листьях растений яровой пшеницы на стадии колошения показало, что удельное содержание хлорофилла и каротиноидов в флаг-листе практически не отличалось от контроля, и только при использовании составов Сейбит П и Сейбит П + БИРР этот показатель был снижен на 17 %. При определении количества фотосинтетических пигментов в стеблях растений яровой пшеницы установлено, что этот показатель оказался ниже или сопоставим с контролем.

Количество хлорофилловых пигментов в колосьях растений яровой пшеницы повышалось по сравнению с контролем при использовании составов Инкор – 2 (на 13 %), Сейбит П + БИРР (на 18 %) и Сейбит П + БИРР + Fe (на 35 %), а содержание каротиноидов изменялось не так значительно (на 9 – 21%) и только в вариантах опыта – Сейбит П + БИРР и Сейбит П + БИРР + Fe этот показатель превышал контроль.

Содержание фотосинтетических пигментов в расчете на целое растение в опытах на яровой пшенице возрастало только при использовании составов Сейбит П + БИРР и Сейбит П + БИРР + Fe (табл. 2). В целом, проведенный анализ показал высокую эффективность действия ряда разработанных составов на рост и формирование фотосинтетического аппарата растений яровой пшеницы на стадии колошения.

Анализ продуктов перекисного окисления липидов выявил снижение их уровня в листьях яровой пшеницы при использовании составов Инкор – 7, Сейбит П и Сейбит П + БИРР + Fe, в остальных случаях этот показатель оказался на уровне контроля (табл. 3).

Оценка зерновой продуктивности показала, что ЗСС на основе препаратов Инкор и Сейбит П способствовали повышению урожая растений яровой пшеницы Ростань по сравнению с контролем. Так, составы Инкор – 7, Сейбит П, Сейбит П + БИРР + Fe повышали урожай зерна в 1,7 раза, а состав Сейбит П + БИРР в 1,2 раза.

Таблица 2

Влияние ЗСС на содержание фотосинтетических пигментов в растении яровой пшеницы Ростань на стадии колошения

Вариант опыта	мг/листья одного растения	мг/стебли одного растения	мг/колосья одного растения	мг/растение
контроль	12,64	4,43	0,26	17,33
Инкор – 2	9,26	3,06	0,43	12,78
Инкор – 7	9,52	4,39	0,24	14,15
Сейбит П	10,97	4,64	0,33	15,94
Сейбит П + БИРР	17,21	6,21	0,19	23,61
Сейбит П + БИРР + Fe	13,81	4,21	0,42	18,44

Таблица 3

Влияние ЗСС на содержание продуктов перекисного окисления липидов в листьях яровой пшеницы Ростань на стадии колошения

Вариант опыта	Уровень перекисного окисления липидов (мМоль / г сырой массы)
контроль	3,24 ± 0,04
Инкор – 2	3,1 ± 0,07
Инкор – 7	2,56 ± 0,09
Сейбит П	2,8 ± 0,03
Сейбит П + БИРР	3,08 ± 0,04
Сейбит П + БИРР + Fe	2,53 ± 0,08

Таким образом, в полевых опытах доказана высокая физиологическая активность защитно-стимулирующих составов на основе препаратов Инкор и Сейбит П на всех основных стадиях вегетации растений яровой пшеницы Ростань, а также по конечной зерновой продуктивности.

Литература

Кабашикова Л.Ф., Климович А.С., Линг С.С., Михайлова С.А., Чайка М.Т. Особенности развития растений ярового ячменя при обработке семян физиологически активными веществами // Весці НАНБ. Сер. біял. навук. 1998, № 1. С. 67–72.  
 Кабашикова Л.Ф. Способ ранней диагностики эффективности многокомпонентных капсулирующих составов для обработки семян. Методические указания // Мн.: ИООО "Право и экономика". – 2003. – 31 с.  
 Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий. – Мн.: Высшая школа, 1967. – 327 с.  
 Шлык А. А. Определение хлорофилла и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии растений. – М.: Наука, 1971. – С. 154 – 170.  
 Aono M et al. Decrease in activity of glutathione reductase enhances paraquat sensitivity in transgenic *Nicotiana tabacum*// Plant Physiol. – 1995. – Vol. 107. – P. 645 – 648.  
 Lowry O.H. et al. Protein measurement with the Folin reagent // J.Biol.Chem. – 1951. – Vol. 193, N. 2. – P. 215 – 275.  
 Campos P.S. et al. Effects of drought on photosynthetic performance and water relations of four *Vigna* genotypes // Photosynthetica. – 1999. – Vol. 36, N. 1 – 2. – P. 79 – 87.  
 Yordanov I. et al. Interactive effect of water deficit and high temperature on photosynthesis of sunflower and maize plants. I. Changes in parameters of chlorophyll fluorescence induction kinetics and fluorescence quenching // Photosynthetica. – 1997. – Vol. 33, N. 3 – 4. – P. 391 – 402.

ОСОБЕННОСТИ НАКОПЛЕНИЯ МАКРО- И МИКРОЭЛЕМЕНТОВ РАСТЕНИЯМИ ПОЛЯРНОГО УРАЛА РАЗНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП

Дроздова И.В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Известно, что влияние литологического состава горных пород на развитие растительности очень велико и наблюдается повсеместно (Braun-Blanquet, 1951; Юрцев, 1974). Показано, в частности, что растительность карбонатных и силикатных элементарных геохимических ландшафтов резко различна как по флористическому составу сообществ, так и по положению оптимума многих видов на экотопах, различающихся только почвообразующей породой (Юрцев и др., 2004). Своеобразным видовым составом характеризуется флора, приуроченная к ультраосновным породам (гипербазитам) и продуктам их метаморфизации – серпентинитам. Во многих почвенно-климатических зонах отмечается наличие видов серпентинофитов, приуроченных только к выходам ультраосновных пород, а также совместное произрастание на них видов – базифитов и ацидофитов. Термины «кальцефиты», «ацидофиты», «базифиты», «серпентинофиты» вошли в употребление на ос-

нове корреляции между встречаемостью растений и химическим составом подстилающих горных пород, изучению которой посвящены многочисленные исследования (Rune, 1953, Böhling, 1995). Установлено, что растения, приуроченные к породам определенного состава, различаются по своему метаболическому потенциалу, в частности потребностям в элементах минерального питания.

Наша работа проводилась на Полярном Урале (67° с. ш., 65° в. д.) на карбонатных, кислых горных породах (Б. Пайпудынский хребет) и на ультраосновном массиве Рай-Из. Геохимическая контрастность тундровых ландшафтов Полярного Урала в значительной степени определяет довольно четкую приуроченность отдельных видов, а также устойчивых сочетаний индикаторных видов к определенным местообитаниям. При изучении локальных флор Полярного Урала на карбонатных, ультраосновных и кислых горных породах были выделены экологические группы видов по встречаемости на разных типах горных пород (Юрцев и др., 2001). Для работы были выбраны следующие экологические группы видов: кальцефиты, ацидофиты; виды, специфичные на Полярном Урале (в нашем районе) для ультраосновных ландшафтов – серпентинофиты, а также амфитолерантные виды. Последние – это виды с широкой экологической амплитудой – эвритопные. Они встречаются как на серпентинитах, так и на карбонатных и кислых породах.

Целью настоящей работы является сравнительное исследование минерального состава растений тундровой зоны, относящихся к разным экологическим группам.

Содержание К, Са, Mg, Fe, Mn, Zn, Cu, Ni у видов травянистых растений и кустарничков определяли атомно-абсорбционным методом. Всего было проанализировано 39 образцов растений, произрастающих на ультраосновных породах, 33 – на известняках, 38 – на кислых горных породах и 132 образца растений амфитолерантных видов. Среднюю пробу составляли из 20 – 30 растений, находящихся в фазе цветения – плодоношения. У кустарничков анализировали листья, у травянистых растений – надземную часть целиком.

Проведенные ранее исследования химического состава почв позволили установить, что почвенно-геохимические условия на 3 типах горных пород существенно различаются. Особенно резко меняющимися их показателями являются реакция среды, соотношение Са/Mg, уровень подвижных форм Ni, Fe и Mn (Катаева, Холод, 2005).

Анализ содержания металлов по разным экологическим группам видов показал значительные различия между ними (табл. 1). Кальцефиты наряду с высоким уровнем Са выделяются пониженным содержанием микроэлементов – Mn и Ni. У видов – серпентинофитов, напротив, отмечен наиболее низкий уровень Са и – высокий Ni. Среди всех изученных видов максимальное содержание Ni обнаружено у *Alyssum obovatum*. Этот вид можно отнести к гипераккумуляторам Ni, т.к. концентрирует его в количестве > 1000 мг/кг. *Alyssum obovatum* накапливает также много Са – >1%, что выделяет его среди других серпентинофитов, произрастающих на бедных Са почвах. При расчете среднего содержания элементов у видов, специфичных для ультраосновных ландшафтов, не учитывались их концентрации в *Alyssum obovatum*, данные по уровням накопления макро-микроэлементов у этого вида приводятся в табл. 2.

Таблица 1

Содержание макро-и микроэлементов в растениях разных экологических групп

Элементы							
К	Са	Mg	Fe	Zn	Mn	Cu	Ni
%			мг/кг				
Кальцефиты							
<u>1,05</u> 0,47–2,16	<u>1,92</u> 0,59–5,15	<u>0,27</u> 0,10–0,61	<u>59,3</u> 22,4–168	<u>46,1</u> 6,52–177	<u>27,7</u> 7,35–81,0	<u>3,87</u> 0,78–10,1	<u>0,70</u> 0,10–2,33
Ацидофиты							
<u>1,17</u> 0,37–3,41	<u>0,55</u> 0,08–1,57	<u>0,25</u> 0,01–0,86	<u>62,7</u> 17,9–347	<u>38,8</u> 7,09–157	<u>842</u> 96,0–2600	<u>3,97</u> 1,86–6,64	<u>3,53</u> 0,21–10,3
Серпентинофиты							
<u>1,18</u> 0,29–3,21	<u>0,36</u> 0,05–1,0	<u>0,88</u> 0,21–1,39	<u>189</u> 26,7–911	<u>44,5</u> 11,9–239	<u>42,2</u> 6,44–182	<u>3,20</u> 0,63–12,2	<u>47,6</u> 5,52–138
Амфитолерантные виды (I)							
<u>0,97</u> 0,38–1,91	<u>0,44</u> 0,09–1,35	<u>0,77</u> 0,05–2,12	<u>76,6</u> 9,07–424	<u>40,5</u> 7,35–198	<u>87,6</u> 14,3–296	<u>3,59</u> 1,17–7,48	<u>22,2</u> 2,19–68,1
Амфитолерантные виды (II)							
<u>0,86</u> 0,37–2,64	<u>1,62</u> 0,37–3,75	<u>0,32</u> 0,04–0,93	<u>59,5</u> 17,4–175	<u>46,8</u> 11,1–213	<u>72,9</u> 3,95–508	<u>3,79</u> 1,05–7,03	<u>1,20</u> 0,18–4,27
Амфитолерантные виды (III)							
<u>1,28</u> 0,41–2,74	<u>0,66</u> 0,15–1,84	<u>0,25</u> 0,06–1,49	<u>77,8</u> 25,8–266	<u>47,0</u> 11,1–165	<u>622</u> 15,7–2740	<u>5,53</u> 2,31–12,5	<u>6,08</u> 1,0–6,08

Примечания. I – ультраосновные, II – карбонатные, III – кислые горные породы. Над чертой – средние содержания макро- и микроэлементов, под чертой – диапазон содержания.

Среднее содержание макро- и микроэлементов у *Alyssum obovatum*

Элементы							
К	Ca	Mg	Fe	Zn	Mn	Cu	Ni
%			мг/кг				
1,28±0,17	1,33±0,36	1,43±0,49	202±137	28,3±13,9	43,1±35,3	1,87±0,23	2730±930

Примечание. n=8

Общий признак видов – кальцефитов и серпентинофитов – низкое содержание Mn. Оно является следствием слабой подвижности Mn в щелочной среде почв, сформированных на серпентинитах и известняках, а также антагонистического влияния на поглощение Mn высоких концентраций ионов  $Ca^{2+}$  в почвенном поглощающем комплексе – на первых и  $Mg^{2+}$  – на вторых. В кислых почвах, напротив, образуются легко растворимые соединения таких элементов как Mn, Fe, Al и возрастает миграционная подвижность большинства химических элементов. Содержание Mn у видов – ацидофитов превышает таковое для кальцефитов в 30 раз, серпентинофитов – в 20. Показано, что соотношения Fe/Mn у видов, встречающихся только на кислых породах значительно < 1. Известно, что величина этого соотношения является отражением величины окислительно-восстановительного потенциала, и повышение его за счет возрастания уровня Mn расширяет возможности участия металлов в биохимических реакциях растений (Игошина и др., 1996).

Виды – серпентинофиты характеризуются наиболее высоким средним содержанием Fe – элемента, который наряду с Ni содержится в почвах, сформированных на ультраосновных горных породах в количествах, превышающих таковые в почвах на кислых породах в 2,2 и в 127 раз соответственно. Известно, что при высоких концентрациях элементов в среде значительно увеличивается доля пассивного нефизиологического поглощения. Кроме того, механизмы, ограничивающие поступление избытка металла в растение, менее надежны, чем те, которые развиваются в корнях при абсорбции микроэлементов, находящихся в недостатке (Kabata-Pendias, 2004).

Не выявлено четких закономерностей изменения содержания K, Zn и Cu в зависимости от принадлежности растения к экологической группе. Отметим лишь небольшое (на 18%) снижение уровня K у амфитолерантных видов на известняках по сравнению с кальцефитами и повышение уровня Cu (на 29 %) у амфитолерантных видов на кислых породах по сравнению с ацидофитами.

Показано, что амфитолерантные виды имеют широкую амплитуду к минеральному режиму почв. Данные виды, произрастая на разных субстратах, изменяют не только уровень накопления элементов, но даже их соотношение. Так, соотношение Ca/Mg у амфитолерантных видов на ультраосновных породах составило 0,57 на кислых – 2,64; Fe/Mn – 0,87 и 0,12 соответственно. В то же время эти виды содержат в среднем 2 раза меньше Ni и в 2,5 меньше Fe, чем виды – серпентинофиты. Растения амфитолерантных видов накапливают на известняках в 2,6 раза больше Mn, чем виды – кальцефиты, при этом соотношение Ca/Mn у первых – в 3,1 раза ниже.

Таким образом, растения разных экологических групп имеют специфический макро- и микроэлементный состав. Наиболее отчетливо своеобразие минерального состава растений на 3 типах горных пород проявляется у видов, характерных только для определенного субстрата. Амфитолерантные виды обладают большей селективностью поглощения элементов по сравнению с видами, облигатно приуроченных к породам того или иного состава. Одним из факторов, обуславливающих поселение этих видов, как на ультраосновных, так и на карбонатных и кислых горных породах, является способность изменять свойственное им соотношение катионов. Анализ данных по уровням накопления макро- и микроэлементов у амфитолерантных видов позволяет оценить влияние субстрата на минеральный обмен растений, т.к. при этом может не учитываться видоспецифическая реакция растений на определенные почвенные факторы.

*Работа поддержана Программой Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов».*

#### Литература

Игошина Т.И., Алексеева-Попова Н.В., Секретарева Н.А. 1996 О накоплении минеральных элементов представителями семейств *Salicaceae* и *Ericaceae* на известковых и силикатных породах (юго-восток Чукотского полуострова) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 1. С. 38–48.

Катаева М.Н., Холод С.С. Дифференциация растительности и почв Полярного Урала в контрастных геохимических условиях // Проблемы экологии растительных сообществ Севера. СПб., 2005. С. 352–391.

Юрцев Б.А. Проблемы ботанической географии Северо-восточной Азии // Л., 1974. 159 с.

Юрцев Б.А., Алексеева-Попова Н.В., Катаева М.Н. Видовое разнообразие локальных флор Полярного Урала в контрастных геохимических условиях // Междунар. конф. «Биоразнообразие Европейского Севера». Тез. докл. Петрозаводск, 2001. С. 204–205.

Юрцев Б.А., Алексеева-Попова Н.В., Дроздова Н.В., Катаева М.Н. Характеристика растительности и почв Полярного Урала в контрастных геохимических условиях. 1. Кальцефитные и ацидофитные сообщества // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 1. С. 28–41.

- Braun-Blanquet J.* Bodenfaktoren // Pflanzensoziologie. Wien, 1951. S. 206–261.  
*Böhling N.* Zeigerwerte der Phanerogamen – Flora von Naxos (Griechenland). Ein Beitrag zur ökologischen Kennzeichnung der mediterranen Pflanzenwelt // Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie A (Biologie). 1995. N 533. 75 S.  
*Kabata-Pendias A.* Soil-plant transfer of trace elements – an environmental issue // Geoderma. 2004. Vol. 122. N 2–4. P. 143–149.  
*Rune O.* Plant life on serpentines and related rocks in the North of Sweden // Acta Phytogeogr. Suec. 1953. Vol. 31. P. 5–136.

## НЕТТО-ФОТОСИНТЕЗ РАСТЕНИЙ, КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ПОКАЗАТЕЛЬ БИОРАЗНООБРАЗИЯ

Дроздов С.Н., Холопцева Е.С., Попов Э.Г.

*Петрозаводск, Институт биологии Карельского научного центра РАН*

Одним из приоритетов в биологии в последние годы становится изучение биоразнообразия, основным компонентом оценки которого является определение видового состава (Лебедева и др., 1999). К сожалению, из сферы исследований практически выпадает не менее важное внутри видовое разнообразие, обогащающее ценными свойствами и определяющее пластичность и жизнеспособность вида. Особенно остро вопрос адаптации растений стоит в условиях северных регионов, где развитие растений ограничено не только средними климатическими показателями, но и резкими флюктуациями внешних факторов в вегетационный период. Поэтому, особенно в связи с наблюдаемыми изменениями климата, возрастает значение экологической составляющей генотипа. Эти сведения необходимы и для охраны вида (экотипа) в природе и для сохранения их в культуре, при интродукции, селекции сортов для конкретных условий региона, их географическом и внутрихозяйственном размещении и разработки агротехники их выращивания. Возрастание роли экологических показателей в решении конкретных практических вопросов требует их перевода из качественного описания в количественное. Последнее стало возможным в результате развития фитотроники, вычислительной техники и разработки методики проведения многофакторных планируемых экспериментов на базе системного подхода и моделирования (Курец, Попов, 1991). Имеющиеся в научной литературе сведения о биолого-экологической характеристике растений в основном получены в полевых и вегетационных исследованиях и базируются на фенологических наблюдениях, анатомо-морфологических и цитогенетических данных. Экофизиологические показатели используются гораздо реже, в то время как именно они определяют возможности произрастания растений в конкретных условиях среды (Жученко, 2001). При этом, учитывая большое влияние фактора времени, в связи с ростом и развитием растения, для оценки его реакции на действие внешней среды в активном многофакторном планируемом эксперименте наиболее удобным интегральным показателем является первичный процесс продуктивности –  $\text{CO}_2$  – газообмен, быстро реагирующий на изменения условий среды и доступный для регистрации без контакта с растением, дистанционно и непрерывно. При планировании многофакторного эксперимента нужно учитывать зональность влияния факторов среды на растения, так как переход интенсивности фактора из зоны в зону затрагивает геном и ведет к качественным изменениям реакции организма (Дроздов, Курец, 2003).

Задачей данного исследования было проведение планируемых многофакторных экспериментов по определению свето – температурных условий, обеспечивающих проявление фотосинтетической способности интактных растений ряда видов и сортов, с последующей обработкой полученных данных методами множественного регрессионного анализа с определением коэффициентов уравнений – моделей влияния исследуемых условий среды на нетто-фотосинтез растений.

Исследования проводили с несколькими видами и сортами представителей семейства бобовых: галегой восточной – козлятником (*Galega orientalis* Lam.); тремя видами астрагалов – серпоплодным (*Astragalus falcatus* L.); нутовым (*A. cicer* L.) и сладколистным (*A. glycyphyllus* Lam.), тремя сортами клевера красного (*Trifolium pratense* L.): с. Тимирязевец – селекции ТСХА, с. Нива – селекции Архангельской опытной станции и с. ВИК-7 – селекции Всесоюзного института кормов; четырьмя сортами люпина узколистного (*Lupinus angustifolius* L.): двумя алкалоидными сортами № 843 и Немчиновский 846 и двумя слабоалкалоидными сортами №22 и Ладный; тимофеевкой луговой (*Phleum pratense* L.) с. Олонекская местная; лисохвостом луговым (*Alopercurus pratensis* L.) с. Серебристый.

Проведение многофакторного эксперимента и получение достоверных результатов возможно только при использовании выровненного материала, что требует повышенного внимания на всех этапах его подготовки от качества семян до исследуемой фазы развития растений. В наших экспериментах растения выращивали в песчаной культуре в специальных для фитотрона сосудах объемом 0,5 л. с поливом питательным раствором и добавлением микроэлементов, с заданным рН в диапазоне 6,0–6,8 дополненным микроэлементами при освещенности 120–150 Вт/м<sup>2</sup> и температуре 20–18°C (день/ночь). Продолжительность фотопериода (12–

16 ч.) и количество растений высаживаемых в сосуд (10–15) подбирались в зависимости от культуры. Отстающие в росте и имеющие видимые отклонения растения удаляли. В определенном, индивидуальном для каждого вида возрасте растения по одному сосуду помещали в установку для исследования CO<sub>2</sub>-газообмена. Далее в двух повторностях проводили двухфакторный эксперимент по несимметричному квази-D-оптимальному трехуровневому плану (Голикова, Панченко, Фридман, 1974), в котором облученность варьировали на трех, а температуру на четырех уровнях, измеряя CO<sub>2</sub>-газообмен при каждом сочетании факторов. Во время 40–60 минутной экспозиции на каждой ступени плана при помощи оптико – акустического газоанализатора Инфралит–4 регистрировали установившиеся значения разности содержания углекислоты в токе воздуха на входе и выходе в установке, которую пересчитывали на единицу сухого вещества целых растений (Таланов, 1990). Расчет ассимиляции углекислоты растениями на каждой ступени плана и обработка экспериментальных данных методом множественного регрессионного анализа позволили получить модель влияния температуры и света на нетто-фотосинтез интактных растений:

$$P_n = a_0 + a_1 E + a_2 T + a_3 ET + a_4 E^2 + a_5 T^2$$

где P<sub>n</sub> -интенсивность нетто-фотосинтеза, мг г<sup>-1</sup> сухой массы в 1 ч<sup>-1</sup>;

E – освещенность, Вт·м<sup>-2</sup>;

T – температура, °C;

a<sub>1</sub>-a<sub>5</sub> – коэффициенты, определенные по опытным данным.

Полученные уравнения второго порядка зависимости CO<sub>2</sub>-газообмена растений от света и температуры можно рассматривать как эколого-физиологические характеристики видов и сортов по изученным факторам (Курец, Попов, 1991).

Исследования показали (таблица), что потенциальный максимум нетто-фотосинтеза интактных растений исследованных видов на ранних фазах их развития при естественном содержании углекислоты значительно различается как по интенсивности от 9,1 мг·г<sup>-1</sup>·ч<sup>-1</sup> у растений галеги восточной до 42,6 мг·г<sup>-1</sup>·ч<sup>-1</sup> у астрагала серпоплодного, так и по свето-температурным условиям, обеспечивающим его достижение. Световой диапазон, обеспечивающий достижение максимума фотосинтетической способности исследуемых видов – от 390 Вт·м<sup>-2</sup> у клевера красного с. Тимирязевец до 540–570 Вт·м<sup>-2</sup> у сортов люпина узколистного с. Ладный, с. №22, Немчиновский 846, с. № 843, что свидетельствует о высоком светолюбии последних. В то же время их температурный диапазон – от 17°C у люпина узколистного с. Ладный до 32°C у клевера красного с. ВИК-7 – указывает на наличие среди изученных сортов и видов как растений умеренных широт, так и теплолюбивых. Однако для формирования продуктивности растений определяющее значение имеют свето-температурные условия внешней среды, обеспечивающие не потенциальный максимум нетто-фотосинтеза, практически очень редко наблюдаемый в природе, а условия среды, обеспечивающие его оптимум и в случае их совпадения, определяющие успешное произрастание данного генотипа (Лархер, 1978). Световые условия оптимума нетто-фотосинтеза наиболее светолюбивого из исследуемых видов люпина узколистного превышали 400 Вт·м<sup>-2</sup>, а у наименее требовательного к интенсивности света клевера красного с. Тимирязевец – 270 Вт·м<sup>-2</sup>. Сохранились существенные видовые и сортовые различия границ диапазонов оптимальных температур. Так их нижний уровень у исследованных образцов находился в диапазоне от 5,5°C у люпина с. Ладный до 20,0°C у клевера красного с. ВИК-7, верхняя граница зоны оптимума которого достигала 45,0°C, а у наименее теплолюбивого из исследуемых видов лисохвоста лугового с. Серебристый находилась в районе 26,0°C.

**Интенсивность нетто-фотосинтеза интактных растений ряда видов и сортов и свето-температурные условия, обеспечивающие достижение их фотосинтетической способности.**

Вид, сорт	Максимум			Оптимум		
	Мг·г <sup>-1</sup> ·ч <sup>-1</sup>	Е, Вт·м <sup>-2</sup>	Т°C	Мг·г <sup>-1</sup> ·ч <sup>-1</sup>	Е, Вт·м <sup>-2</sup>	Т°C
Астрагал сладколистный	33,4	460	24,5	29,4	320	14,0–35,0
Астрагал нутовый	26,3	470	22,5	24,4	325	14,5–31,5
Астрагал серпоплодный	42,6	510	24,8	38,8	350	17,5–33,0
Галега восточная	9,1	550	23,0	8,2	340	12,5–32,5
Клевер красный с.Тимирязевец	18,1	390	20,0	16,5	270	12,0–28,0
с. Нива	20,1	460	24,9	18,2	320	15,0–34,5
с. Вик – 7	30,0	555	32,5	27,3	380	20,0–45,0
Люпин узколистныйс. N 843	32,6	570	23,0	29,7	400	11,5–35,0
с. Немчиновский 846	33,4	565	21,5	30,4	400	11,0–22,0
с. N 22	30,6	560	21,5	27,8	390	10,0–33,0
с. Ладный	32,0	540	17,0	29,1	385	5,5–28,0
Тимофеевка луговая с. Олонцкая	25,2	560	19,0	22,6	390	11,0–27,0
Овсяница луговая с. Карельская	12,6	305	17,0	11,4	225	9,0–22,5
Лисохвост Серебристый	27,0	490	18,0	24,3	335	10,0–26,0

На фоне межвидовых различий в свето-температурных характеристиках у некоторых видов наблюдается и значительное внутривидовое (сортовое) разнообразие. Так, например, из трех сортов клевера красного наиболее требовательным к температуре и интенсивности света в области максимума нетто-фотосинтеза является сорт ВИК-7 (32,5°C и 450 Вт·м<sup>-2</sup> соответственно). Среди сортов люпина узколистного эти различия выражены слабее.

Таким образом, проведенные исследования показали, что изученные сорта значительно различаются как по возможному потенциальному максимуму нетто – фотосинтеза, так и по свето – температурным условиям, обеспечивающим его достижение. При этом об экологической характеристике вида нельзя судить по отдельным его представителям, о чем свидетельствуют данные свето – температурной характеристики исследованных сортов люпина узколистного и клевера красного. Фотосинтетическая способность большинства исследованных сортов растений семейства бобовых достигается при температуре 20°C или несколько выше, но имеются и сорта с ярко выраженными холодолюбивыми показателями, такие как с. Ладный, среди сортов люпина узколистного, с максимумом при 17°C и нижней границей оптимума видимого фотосинтеза на уровне 5,5°C или растений с. Тимирязевец клевера красного, с нижней границей оптимума видимого фотосинтеза при 12°C и верхней – при 28°C. Эти примеры свидетельствуют о значительных резервах внутри видового разнообразия по терморезистентности. Кроме того, судя по сортам клевера красного, имеются значительные внутри видовые различия и по их отношению к интенсивности света. Полученные данные свидетельствуют о значительных резервах биоразнообразия растительного мира, которое выражается как на межвидовом, так и на внутривидовом уровне. Изучение подобных характеристик позволит прогнозировать возможность внедрения того или иного вида и сорта растений в регионы с соответствующими природно-климатическими условиями, а так же облегчит подбор селекционного материала при выведении новых более продуктивных и устойчивых сортов.

#### Литература

- Голикова Т.И., Панченко Л.А., Фридман М.З. Каталог планов второго порядка. М.: МГУ, 1974. Ч.1. Вып. 47. 383 с.
- Дроздов С.Н., Курец В.К. Некоторые аспекты экологической физиологии растений. Петрозаводск. Изд. ПГУ, 2003. 166 с.
- Жученко А.А. Научные приоритеты развития растениеводства в XXI веке // Вестник Российской академии сельскохозяйственных наук. 2000. № 2. С. 9–13.
- Курец В.К., Попов Э.Г. Статистическое моделирование системы связей растение – среда. Л.: Наука, 1991. 152 с.
- Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. 384 с.
- Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Кривошук Д.А. Биоразнообразие и методы его оценки. Учебное пособие. Изд. Моск. Университета, 1999. 95 с.
- Таланов А.В. Расчет скорости CO<sub>2</sub>-газообмена в системе фитотрон- растение при изменяющихся условиях среды // Инфракрасные газоанализаторы в изучении газообмена растений / Под редакцией Нечипоровича А.А. М.: Наука, 1990. С. 64–74.

### ВЛИЯНИЕ ВЫСОКИХ КОНЦЕНТРАЦИЙ ДИОКСИДА УГЛЕРОДА И ГИПОКСИИ НА ОБРАЗОВАНИЕ АКТИВНЫХ ФОРМ КИСЛОРОДА И АКТИВНОСТЬ АНТИОКСИДАНТНЫХ ФЕРМЕНТОВ *PISUM SATIVUM* (L)

Ершова А.Н., Попова Н.В., Бердникова О.С.

Воронеж, Воронежский госпедуниверситет

Процессы перекисного окисления липидов протекают у растений в обычных условиях, обеспечивая катаболизм липидов, но значительно усиливаются при воздействии на растения неблагоприятных факторов внешней среды. Предполагается (Crawford et al., 1996), что в условиях кислородного дефицита у растений активируются процессы пероксидации липидов, что и определяет степень их устойчивости к анаэробизму. Основным субстратом ПОЛ являются полиненасыщенные жирные кислоты, в основном линолевая и линоленовая (Мерзляк, 1993). В условиях дефицита кислорода в среде обитания растений содержание ненасыщенных жирных кислот в липидах снижается (Чиркова и др. 1991) и это происходит более значительно при действии среды повышенных концентраций диоксида углерода (Землянухин, Ершова и др., 1985)

Предполагается, что усиление процессов ПОЛ при гипоксии является следствием активации у растений неферментативных свободнорадикальных процессов, включая образование активных форм кислорода (АФК). Образование свободных радикалов при гипоксии путем неферментативных реакций ПОЛ показано для некоторых неустойчивых к затоплению видов растений (Калашников и др., 1994; Blokhina et al., 2003). Отличительной чертой активных форм кислорода, таких как супероксидный анион-радикал, гидроксильный радикал, пероксид водорода является, зависящий от их количества, дифференциальный эффект на структуры растительной клетки. Накопление значительных количеств АФК

приводит к нарушению в клетках растений мембранных структур, инактивации белков и изменению активности ряда ферментов (Crawford et al., 1996). Ряд авторов (Минибаева, 1997) указывает, что образование АФК у растений может являться одним из ранних клеточных ответов растений на действие стрессовых факторов, включая и гипоксию. Содержания АФК на физиологически безопасном для клетки уровне поддерживается за счет функционирования у растений высокоспецифичной антиоксидантной системы. В ее состав включаются как низкомолекулярные соединения, такие как,  $\alpha$ -токоферол, глутатион, аскорбиновая кислота, так и ряд ферментов: супероксиддисмутазы, каталазы, аскорбатпероксидазы (Мерзляк, 1993; Blokhina et al., 2003).

Однако, существующие к настоящему времени данные о скорости образования АФК и активности ферментов антиоксидантной защиты у растений в условиях гипоксии достаточно разноречивы. Ряд авторов считает (Чиркова и др., 1991), что процессы пероксидации липидов могут протекать у растений в условиях гипо- и аноксии, но значительно усиливаются при возвращении растений на воздух. В то же время наши исследования (Ершова и др. 1996) выявили ускорение процессов перекисного окисления липидов в условиях даже кратковременной гипоксии. Было так же обнаружено (Ершова, 2007), что высокие концентрации диоксида углерода усиливали все эффекты гипоксии, включая и процессы пероксидации липидных компонентов биологических мембран. В связи с этим целью работы являлось изучение скорости образования некоторых видов АФК, таких как супероксидные анион-радикалы и гидроперекиси, а также активность ферментов-антиоксидантов каталазы, аскорбатпероксидазы и общей пероксидазы у растений в условиях кратковременной гипоксии и высоких концентраций диоксида углерода

Объектом исследования служили 2-х недельные проростки гороха «Рамонский 77», выращенных методом водных культур при 12-часовом фотопериоде. Надземную часть растений без корней и семядолей помещали в темновых условия в различные газовые среды: воздух (контроль), азот и  $\text{CO}_2$  (100%), на 3, 6, 9 и 24 часа. Продукцию супероксидного анион-радикала в тканях оценивали по методу (Часов, 2000), образование гидроперекисей по методу (Романова и др., 1977) в нашей модификации. Активность ферментов каталазы, аскорбатпероксидазы и общей пероксидазы определяли методом спектрофотометрии и рассчитывали, используя соответствующие коэффициенты экстинкции (De Maeso et al., 1996). Количество белка определяли по методу Lowry.

При определении продукции в растениях гороха, неустойчивого к гипоксии, супероксидного анион-радикала, являющегося первым продуктом в ряду образования АФК, было обнаружено, что его содержание в тканях существенно не увеличилось при всех сроках экспозиции проростков в условиях дефицита кислорода. Через три часа действия гипоксии содержание супероксидного анион-радикала увеличилось только на 15% и через 24 часа возросло до 128% в тканях по отношению к контрольным растениям. При действии среды диоксида углерода образование супероксидных анион-радикалов была более значительным, чем в условиях обычной гипоксии. В первые три часа концентрация супероксидов в тканях проростков увеличилась на 20% и далее она продолжала возрастать. К концу опыта содержание супероксидного анион-радикала было уже в полтора раза выше, чем у контрольных растений и достигало 24 мкМоль/мг белка.

Содержание гидроперекисей в тканях растений, находящихся в разных условиях аэрации, менялось более существенно. Через три часа воздействия гипоксического стресса уровень гидроперекисей в тканях проростков гороха практически не менялся, составляя 0,211 мкМоль/мг белка. С увеличением сроков действия количество гидроперекисей постепенно возрастало и к концу опыта (24 часа) достигало 0,638 мкМоль/мг белка, что на 64% было выше, чем у аэрируемых проростков в этот период.

При воздействии  $\text{CO}_2$ -среды содержание гидроперекисей в тканях растений изменялось более существенно. В первые 3 часа действия  $\text{CO}_2$  – среды содержание гидроперекисей возросло на 35% и составило 0,268 мкМоль/мг белка, а к концу опыта оно было выше уровня контрольных растений на 70%, и составило 0,665 мкМоль/мг белка. Нужно отметить, что при 3-часовом действии высоких концентраций диоксида углерода в тканях растений накапливалось такое же количество гидроперекисей, как и при воздействии 9-часовой обычной гипоксии. Подобное, более значительное воздействие среды диоксида углерода на метаболизм растений мы наблюдали и раньше, исследуя изменения процессов накопления аминокислот, органических кислот, деструкцию фосфолипидных компонентов биологических мембран растений процессов ПОЛ (Землянухин, Ершова и др., 1985).

Как известно, содержание АФК в клетках растений регулируется активностью антиоксидантных ферментов. В связи с этим в своих дальнейших экспериментах мы провели определение активности ферментов каталазы, аскорбатпероксидазы и общей пероксидазы у растений гороха в те же сроки воздействия газовых сред. В проведенных опытах было обнаружено, что у проростков гороха (табл. 1), активность каталазы при трехчасовом действии среды диоксида углерода повышалась на 40,8% от уровня аэрируемых растений, а в условиях гипоксии, наоборот, уменьшалась на ту же величину. К концу

опыта активность каталазы у растений при действии CO<sub>2</sub>-среды стала резко падать и составила 16% от величины контрольных растений. В условиях же гипоксии активность этого фермента оставалась столь же низкой, как и в начале опыта.

**Влияние гипоксии и CO<sub>2</sub>-среды на удельную активность ферментов антиоксидантной системы в клетках проростков гороха (% от аэрируемого контроля)**

Вариант	Экспозиция			
	3 часа		24 часа	
	ФЕ/мг белка	%	ФЕ/мг белка	%
<b>Каталаза</b>				
контроль	826,0±150,0	100,0	1073,0±8,0	100,0
гипоксия	490,0±50,0	59,3	541,0±36,0	50,4
CO <sub>2</sub> -среда	1163,0±109,0	140,8	175,0±5,0	16,3
<b>Аскорбатпероксидаза</b>				
контроль	27,0±0,3	100,0	17,0±1,0	100,0
гипоксия	22,0±2,4	82,7	7,0±0,3	43,0
CO <sub>2</sub> -среда	38,0±1,6	141,7	7,7±0,1	45,3
<b>Общая пероксидаза</b>				
контроль	19,0±2,8	100,0	17,6±1,2	100,0
гипоксия	12,0±0,0	59,9	27,5±5,3	156,1
CO <sub>2</sub> -среда	42,0±4,3	218,8	26,1±7,0	148,2

Активность ферментов пероксидазной группы у растений в условиях CO<sub>2</sub>-среды увеличивалась уже через три часа экспозиции. Активность аскорбатпероксидазы возрастала у растений гороха на 41,7% , а общей пероксидазы на 118,8% от уровня контроля. Через 24 часа активность общей пероксидазы оставалась все еще высокой, а аскорбатпероксидазы, наоборот, снижалась. В условиях гипоксии у растений наблюдалось повышение активности только общей пероксидазы. К концу опыта активность аскорбатпероксидазы при всех сроках воздействия гипоксии оставалась ниже уровня аэрированных растений.

Таким образом, нами впервые было проведено определение содержания некоторых видов АФК, таких как супероксидных анион-радикалов и гидроперекисей в тканях растений в условиях кратковременной (до суток) гипоксии. Обнаружено, что уже через три часа действия гипоксического стресса в клетках проростков гороха повышалось содержание как супероксидных анион-радикалов, так и гидроперекисей, что хорошо совпадает с низкой активностью ферментов антиоксидантной системы растений в этот период. Несмотря на то, что через 24 час гипоксии в клетках растений наблюдалось повышение активности общей пероксидазы, это не могло сдерживать усилившихся процессов образования АФК в проростках гороха, неустойчивых к гипоксии. Полученные нами данные хорошо совпадают с представлениями ряда авторов (Crawford et al. 1996), что устойчивость растений к гипоксии объясняется уровнем активности систем ферментативной и химической антиоксидантной защиты их липидов от процессов перекисного разрушения от АФК. Обнаружено, что в условиях повышенного содержания диоксида углерода усиливались процессы образования как супероксидных анионов, так и гидроперекисей и это не компенсировалось увеличением активности ферментов каталазы, аскорбатпероксидазы и общей пероксидазы. Показано, что среда диоксида углерода при кратковременном воздействии вызывала такие изменения активности фермента пероксидазы, которые наблюдались у проростков гороха только при длительном (24 ч.) воздействии условий гипоксии. Полученные результаты подтверждают специфичность действия диоксида углерода на метаболические процессы растений, включая образование активных форм кислорода, которые и могут обуславливать высокую скорость процессов пероксидации липидов у растений, наблюдавшуюся нами ранее (Ершова, Хрипач, 1996).

*Литература*

- Ершова А.Н., Хрипач В.А.* Влияние эфирбассинолида на процессы перекисного окисления липидов *Pisum sativum* в нормальных условиях и при кислородном стрессе // Физиол. раст. 1996. Т.43. №6. С.870–873
- Ершова А.Н.* Метаболическая адаптация растений к гипоксии и повышенному содержанию диоксида углерода. Воронеж. 2007. 264 с.
- Землянхин А.А., Ершова А.Н., Колесникова В.И.* Метаболизм фосфолипидов проростков кукурузы в условиях N<sub>2</sub>- и CO<sub>2</sub>-среды. // Физиология растений. 1985. Т.32. №.5. С. 884–894.
- Калашиников Ю.Е., Балахнина Т.И., Закржевский Д.А.* Действие почвенной гипоксии на активацию кислорода и систему защиты от окислительной деструкции в корнях и листьях ячменя. // Физиология растений. 1994. Т.41. №4. С.583–588.
- Мерзляк М.Н., Хендри Дж.А., Атертон Н.М.* Деградация пигментов, перекисное окисление липидов и активность свободнорадикальных процессов при осеннем старении листьев // Биохимия. 1993. Т.58. № 2. С.240–249.

Минибаева Ф.М., Рахмадулина Д.Ф., Гордон Л.Х., Вылегжанина Н.Н. Роль супероксида в формировании неспецифического адаптационного синдрома корневых клеток // Доклады РАН. 1997. Т.355. № 7. С.554–556.

Романова Л.А., Стальная И.Д. Метод определения гидроперекисей липидов с помощью тиоцианата аммония // Современные методы в биохимии. М., 1977. С.64–66.

Часов А.В., Гордон Л.Х., Колесников О.П. Минибаева Ф.В. Пероксидаза клеточной поверхности-генератор супероксид-аниона в корневых клетках пшеницы при раневом стрессе // Цитология. 2002. Т.44. № 7. С.691–696.

Чиркова Т.В., Блохина О.Б. Влияние аноксии на уровень эндогенного перекисного окисления липидов в корнях растений, различающихся по устойчивости к недостатку кислорода // Вестник ЛГУ, 1991, Сер.3. № 24. С.85–90.

Blokhina O.B., Virolainen E., Fagerstedt K.V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review // Ann Bot. 2003. V.91. №2. P.179–194.

Crawford R.M.M., Braendle R. Oxygen deprivation stress in a changing environment// J. Exp. Bot. 1996. V.47. P.145–159.

De Marco A., Roubelakis-Angelakis K.A. The complexity of enzymatic control of hydrogen peroxide concentration may affect the regeneration potential of plant protoplasts// Plant Physiol. 1996. V.110. P.137–145.

## МОРФОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИСТВЕННИЦЫ НА СЕВЕРНОМ УРАЛЕ

Загирова С.В.

Сыктывкар, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН

Лиственница является самой распространенной лесообразующей породой на территории Евразии и Северной Америки. В европейской части России этот вид характеризуется фрагментарным ареалом, считается вымирающим и вытесняемым другими хвойными растениями, в частности елью. Лиственница, произрастающая на европейском Северо-Востоке, В.Н. Сукачевым (1924) была описана как *Larix sibirica* Ledeb. В последующем Н.В. Дылис (1947), занимаясь географией и систематикой лиственницы сибирской, выделил северорусскую лиственницу в самостоятельный вид и назвал ее *Larix sukaczewii* Н. Dyl., которая характеризуется более примитивными чертами и плохим семенным возобновлением. Однако самостоятельность данного вида признается не всеми авторами (Бобров, 1978). По мнению К.Н. Игошиной (1963), ареал лиственницы Сукачева распространяется от степей до тундры, а лиственницы сибирской – в пределах Полярного и Приполярного Урала. На основе исследований фенотипических признаков генеративных органов, хромосомного анализа и биохимических показателей описаны локальные популяции лиственницы Сукачева на Урале (Путенихин и др., 2004). Самой большой популяцией является центрально-североуральская, которая отделена от печоро-тиманской и пермско-камской узкой полосой темнохвойных лесов вдоль всего хребта Уральских гор. По описаниям В.С. Говорухина (1926) и Л.Б. Ланиной (1940) на территории Печоро-Ильчского заповедника чистые насаждения лиственницы приурочены к склонам гор Кычиль-из, Кожим-из, Тумбал-из, в долинах горных рек Пирс-ю и Щука-иоль. Цель наших исследований состояла в характеристике морфоструктуры и фотосинтетической активности лиственницы на западном склоне г. Щука-из. В силу того, что систематическое положение лиственниц на Урале остается дискуссионным, мы придерживаемся взгляда о принадлежности ее к *Larix sibirica*.

Сбор материала проводили в июле 2006 г. в период работы комплексной экспедиции Института биологии Коми НЦ УрО РАН в верховьях реки Ичет-Парус-Ель (62° 52' с.ш., 58° 53' в.д.), которая является левым притоком р. Ильч и имеет общую протяженность около 16 км. В горной части она течет в направлении СВ-ЮЗ. Для описания структуры древостоев на западном склоне г. Щука-из вдоль высотного градиента были выбраны четыре участка леса, на них заложены круговые площадки радиусом 9,78 м ( $S=300 \text{ м}^2$ ) в 4-5 повторностях, проведен сплошной пересчет деревьев и подроста. Характеристика насаждений выполнена согласно общепринятым лесоводственным методам. Для определения возраста и текущего прироста по диаметру отобраны керны с 10–15 деревьев лиственницы и 5–7 деревьев сопутствующих пород на каждом участке. Для изучения морфоструктуры побегов у лиственницы срезали боковые ветви из средней части крон. Видимый фотосинтез двухлетних побегов измеряли с помощью газоанализатора LiCor 6400 (США). Значения ФАР, температуры и влажности воздуха, приведенные в работе, соответствуют показаниям прибора в момент измерения газообмена. В первой пятидневке июля в районе исследований было прохладно и дождило, температура воздуха днем не поднималась выше +16 °С. Во второй декаде июля установилась необычно жаркая и сухая погода, днем температура воздуха достигала +36 °С, а влажность воздуха – 26 %.

Обследованное нами лиственничное редколесье, образованное *Larix sibirica* и *Betula tortuosa* Ledeb., имеет протяженность около 3 км. Часто встречающиеся каменистые осыпи создают сильно выраженную неоднородность мезорельефа, напочвенного покрова и неравномерное распределение деревьев по склону. Структура и состав лиственничных древостоев закономерно менялись вдоль высотного градиента (табл. 1).

Лиственница в долине Ичет-Парус-Ель образует чернично-вороничные и черничные типы сообществ. С понижением географической высоты эдификаторная роль лиственницы в фитоценозах ослабевала и усиливалось участие пихты. Лиственница была представлена разными поколениями деревьев, их максимальный

**ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА**

возраст составил 248 лет. На высоте 550 м н.у.м. отмечено наибольшее число деревьев на 1 га. Для лиственницы были характерны искривленная форма ствола, сухая вершина, часто встречались продольные морозобоины, покрытые сильными подтеками смолы. Число экземпляров со здоровой кроной варьировало в пределах 37–75 %, искривленных 16–34 %, а с усохшими вершинами – 8–32 % от общего их количества и не зависело от географической высоты. Самый многочисленный подрост лиственницы отмечен на границе леса и тундры. Количество и состояние лиственницы в подросте менялось вдоль градиента высот. Высокий процент поврежденных деревьев и подрост в насаждении в целом свидетельствует о неблагоприятных экологических условиях для их роста.

*Таблица 1*

**Лесоводственно-таксационная характеристика древостоев лиственничных фитоценозов**

№ участка	Высота над у.м., м	Состав древостоя	Вид	Возраст, лет	Средняя		Число деревьев, шт/га	Общий запас, м <sup>3</sup> /га
					высота, м	диаметр, см		
1	623	9Лц 1Б	Лц	61–135	6,5	20	144	23,6
			Б	32–109	3,4	6,9	200	1,7
			Всего				344	25,3
2	550	8Лц2БедПх	Лц	78–110	6,6	20,9	456	90,3
			Б	40–100	4,5	10,2	556	16,7
			Пихта	–*	3,8	9,0	22	0,3
			Всего				1034	107,3
3	540	7Лц2Б1Пх	Лц	71–248	9,6	28,2	133	48,3
			Б	43–100	4,9	10,9	400	14,9
			Пх	47–137	4,3	10	378	10,8
			Всего				911	74,0
4	502	6Пх2Лц2БедК	Пх	89–130	5,1	11,9	1167	64,8
			Лц	–34–88	7,7	28,6	78	16,2
			Б	41–240	5,3	12,5	289	26,9
			К		5,7	14,0	22	2,2
			Всего				1556	110,1

*Примечание:* \* – возраст не определяли

У лиственниц формируется два типа побегов – ауксибласты и брахибласты. На ауксибластах хвоя развивается только в первый год, в пазухах которой закладываются брахибласты. В зависимости от эндогенных и экзогенных факторов, в апексе укороченных побегов могут образовываться хвоя, ауксибласты, микро- и макростробилы. Брахибласты у лиственницы рассматриваются как эволюционно более молодые образования, что дает ей ряд преимуществ по сравнению с другими хвойными (Дылис, 1958). Благодаря их образованию суммарная поверхность хвои у данного вида превышает поверхность неассимилирующих органов надземной части в 16 раз, что позволяет снизить расходы на дыхание ветвей и ствола и более эффективно использовать фотоассимиляты на рост (Малкина, 1995). Поэтому лиственница при благоприятных условиях быстро растет и образует высокопродуктивные светлыхвойные леса.

В исследованном нами насаждении брахибласты лиственницы сохраняли способность формировать хвою до 15-летнего возраста. Морфометрический анализ побегов показал, что длина ауксибластов и число брахибластов на них варьируют по годам, что является, вероятно, следствием влияния погодных условий на физиолого-биохимические процессы в растущих органах. В то же время отмечено закономерное повышение числа и размеров хвои с увеличением возраста брахибласта (табл. 2). Причиной этому является возрастание объема апекса, что приводит к увеличению числа и размеров образующихся в ней метамеров. В хвое лиственницы 70–75 % объема занимает мезофилл. Клетки мезофилла у лиственницы, как светолюбивого вида, характеризуются высоким числом хлоропластов и митохондрий, повышенным числом тилакоидов в пластидах, хорошо выраженной складчатостью оболочек и высокой долей межклетников (Загирова, 2004).

*Таблица 2*

**Количественная характеристика побегов лиственницы разного возраста**

Возраст побега, лет	Длина ауксибласта, мм	Общее число брахибластов на ауксибласте	Число брахибластов с хвоей	Число хвои в одном брахибласте	Длина хвои, мм
2	44±16	15±6	14±6	33±7	24±5
3	40±17	13±6	11±7	37±8	26±5
4	39±16	11±6	7±4	36±8	26±5
5	51±19	14±6	9±6	39±9	33±9
6	50±16	13±5	8±5	43±11	31±6
7	50±21	13±5	8±3	44±8	31±6
8	54±19	14±5	9±4	45±6	31±3

Согласно нашим наблюдениям, в июле при дневной температуре воздуха +14–15 °С скорость видимого фотосинтеза лиственницы определялась интенсивностью ФАР. С наступлением жаркой погоды, когда температура воздуха днем повышалась до +36 °С и отсутствовали осадки, отмечена дневная депрессия поглощения CO<sub>2</sub> хвоей и снижение величины максимальной скорости фотосинтеза в связи с увеличением устьичного сопротивления (табл. 3). В дни с безоблачной погодой, повышенной температурой и влажностью воздуха скорость фотосинтеза снова возрастала, однако такие дни на Урале бывают редко.

Таблица 3

Вариабельность погодных условий и скорости CO<sub>2</sub>–газообмена хвои лиственницы

Дата	Характер погоды	ФАР, мкмоль м <sup>-2</sup> с <sup>-1</sup>	Температура воздуха, °С	Влажность воздуха, %	Фотосинтез, мкмоль м <sup>-2</sup> с <sup>-1</sup>
4.07.06	Переменная облачность	278–1194*	7,4–13,7	41–64	1,48–2,56
8.07.06	Ясно	282–1834	15,1–28,6	27–58	1,53–3,19
11.07.06	Ясно	201–1681	22,9–36,0	25–57	0,83–3,09
17.07.06	Ясно	481–1510	21,4–30,7	42–73	2,74–4,06

Примечание:\* – показаны минимальные и максимальные значения

Полученные нами значения максимальной скорости фотосинтеза лиственницы были близки к величинам, приведенным в литературе для лиственницы европейской (Bencke et al., 1981) и лиственницы сибирской (Суворова и др., 2003), произрастающих в других географических районах. Значительно более высокой ассимиляционной способностью характеризуются лиственница Гмелина в условиях резко-континентального климата Восточной Сибири (Vugodskaya et al., 1997) и лиственница Каяндера в Якутии (Максимов и др., 2005). У всех изученных видов лиственниц наиболее высокая фотосинтетическая активность отмечена в условиях достаточно жаркого и умеренно влажного лета, в жаркую и сухую погоду она снижалась в 1,6–2 раза (Щербатюк и др., 1999).

В горах Северного Урала вегетационный период короткий, характеризуется неустойчивой холодной погодой, с частыми дождями, что также ограничивает возможность реализации фотосинтетического потенциала у лиственницы и влияет на ее рост и жизненное состояние. Поэтому выявленная нами депрессия годичного прироста по диаметру ствола у лиственницы в исследуемом насаждении в 60–70-х годах прошлого столетия, вероятно, была обусловлена низкими температурами и отрицательным балансом осадков на территории Европейской части России в этот период. В последующем повышение среднегодовых температур и сумм осадков вызвало увеличение ширины годичных колец. Максимальные значения годичного прироста по диаметру у лиственницы отмечены в 80–90-х годах, а в последние пять лет наметилась тенденция к его снижению.

Таким образом, морфоструктура деревьев лиственницы отражает влияние экстремальных горных условий на процессы их роста и развития. Экологическая пластичность фотосинтеза, прежде всего по отношению к температуре, обеспечивает сохранность популяций лиственницы на западном макросклоне Северного Урала.

*Работа выполнена при финансовой поддержке программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие и генетика генофондов»*

#### Литература

- Бобров Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л., 1978. 189 с.  
 Говорухин В.С. Растительность бассейна р. Ыльч. //Тр. общ-ва изучения Урала. М., 1925. Т. I. Вып. 1. С. 1–104.  
 Дылис Н.В. Сибирская лиственница. М., 1947. 137 с.  
 Дылис Н.В. О происхождении брахибластов у Larix // Докл. АН СССР. 1958. Т. 122.  
 Работа выполнена при финансовой поддержке программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие и генетика генофондов» № 1.С. 138–141.  
 Загирова С.В. Структурно-функциональная организация фотосинтетического аппарата хвойных растений елового фитоценоза // Ботанический журнал. 2004. Т. 89. № 11. С. 1795–1809.  
 Игошина К.Н. Лиственница на Урале // Матер. по истории флоры и растительности СССР. М.,Л.: 1963.С.462–492.  
 Ланина Л.Б. Флора цветковых и сосудистых споровых растений Печоро-Ильчского заповедника // Тр. Печ.-Ильч. гос. зап. 1940. Вып. III. С. 1–144.  
 Максимов Т.Х., Максимов А.П., Кононов А.В., Сугимото А., Долман А., Мурс Э.Й., Ван дер Молен М.К., Иванов Б.И. Эколого-физиологические особенности фотосинтеза лиственницы Каяндера в криолитозоне // Лесоведение. 2005. № 6. С. 3–10.  
 Малкина И.С. Обмен CO<sub>2</sub> молодых деревьев лиственницы // Лесоведение. 1995. № 5. С. 59–66.  
 Путенихин В.П., Фарукишина Г.Г., Шигапов З.Х. Лиственница Сукачева на Урале: изменчивость и популяционно-генетическая структура. М., 2004. 276 с.  
 Сукачев В.Н. К истории развития лиственниц // Лесное дело. Л., 1924.С. 12–44.  
 Щербатюк А.С., Суворова Г.Г., Янькова Л.С., Русакова Л.В., Копытова Л.Д. Видовая специфичность реакции фотосинтеза хвойных на факторы среды. Лесоведение. 1999. № 5. С. 41–49.  
 Суворова Г.Г., Щербатюк А.С., Янькова Л.С., Копытова Л.Д. Максимальная интенсивность фотосинтеза ели сибирской и лиственницы сибирской в Прибайкалье // Лесоведение. 2003. № 6. С. 58–65.

*Benecke U., Schulze E.-D., Mattyssek R., Havnarek W.M.* Environmental control of CO<sub>2</sub>-assimilation and leaf conductance in *Larix decidua* Mill. 1. A comparison of contrasting natural environments // *Oecologia*. 1981. N 50. P. 54–61.

*Vygodskaya N.N., Milukova I., Varlagin A., Tatarinov F., Sogachev A., Kobak K.I., Desyatkin R., Bauer G., Hollinger D.Y., Kelliher F.M., Schulze E.-D.* Leaf conductance and CO<sub>2</sub> assimilation of *Larix gmelinii* growing in an eastern Siberian boreal forest // *Tree Physiology*. 1997. V. 17. P. 607–615.

## ИЗМЕНЕНИЕ УДЕЛЬНОЙ ПОВЕРХНОСТНОЙ ПЛОТНОСТИ ЛИСТА РАСТЕНИЙ ВДОЛЬ ШИРОТНОГО ГРАДИЕНТА АРИДНОСТИ

**Иванов Л.А., Иванова Л.А., Ронжина Д.А.**

*Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН*

Удельная поверхностная плотность листа (УППЛ, мг/дм<sup>2</sup>) является одной из фундаментальных характеристик листа (Wilson et al., 1999; Reich et al., 1999), так как ассоциируется со многими аспектами роста и развития растений (Shiple, Vu, 2002). Этот показатель тесно связан с функциональными характеристиками листа и коррелирует с такими параметрами, как уровень нетто-фотосинтеза (Field, Mooney, 1986), содержание азота в листе (Wright et al., 2004), продолжительность жизни листьев, и относительная скорость роста растений (Shiple, Vu, 2002). УППЛ является важной составляющей при расчете относительной скорости роста растений. М. Westoby (1998) обосновал и использовал этот показатель в качестве основного в LHS-схеме экологических стратегий растений. С другой стороны показана связь УППЛ с климатическими показателями, такими как среднегодовая температура воздуха, потенциальная эвапотранспирация, уровень солнечной радиации и индекс аридности (Wright et al., 2004; Иванов и др., 2008). В связи с этим представляет интерес изучение широтных закономерностей изменения УППЛ.

Целью нашей работы было изучение закономерностей изменений УППЛ в пределах степной зоны Северной Евразии.

Нами, в течение 1996–2007 гг. на территории России и Монголии в диапазоне между 44°–56,5° с.ш было исследовано 406 видов степных растений, относящихся преимущественно к доминантам и эдификаторам растительного покрова. Исследовали в основном травянистые растения с типичными плоскими листьями. Измерение УППЛ проводили на листьях среднего яруса полностью сформированных растений в фазе цветения. Исследованные территории имели разный индекс аридности. Аридность климата характеризовали по индексу аридности Э. де Маргонна:  $I=P/(T+10)$ , где  $P$  – среднегодовое количество осадков,  $T$  – среднегодовая температура. Климатические данные взяты с сайта <http://www.pik-potsdam.de/members/cramer/climate>. Сравнение групп проводили с помощью  $t$ -критерия.

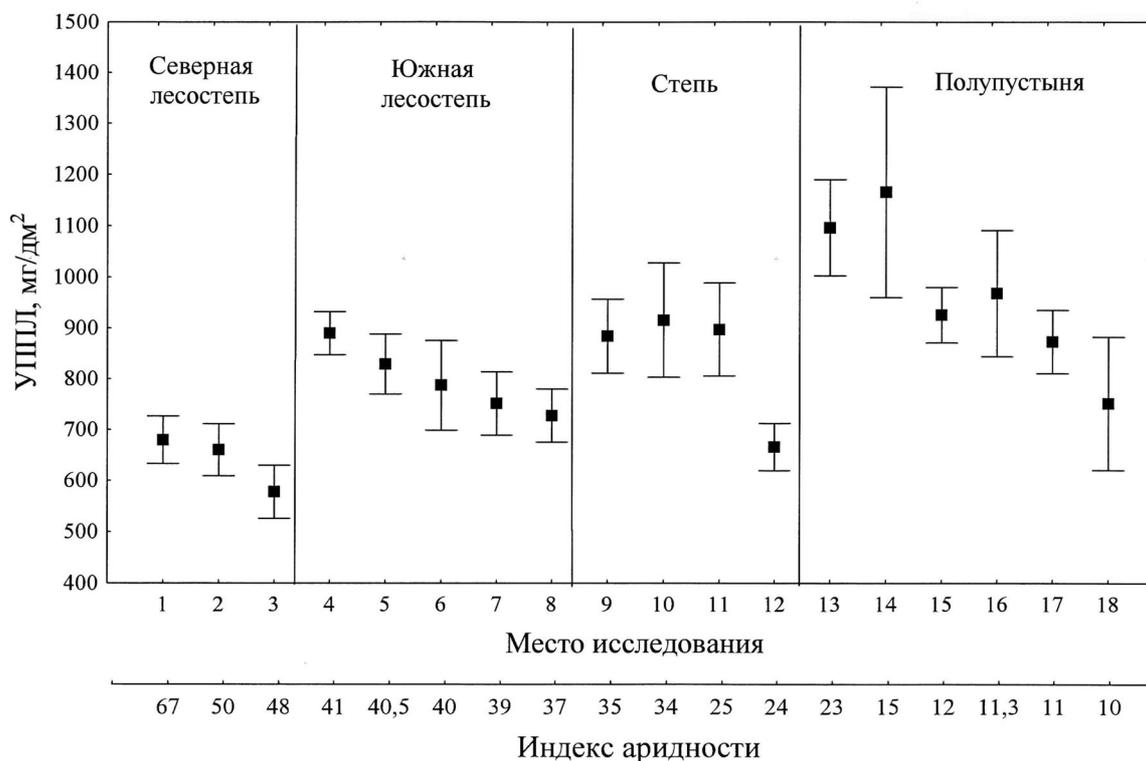
Анализ данных позволил выявить закономерности изменения плотности листа (УППЛ) в зависимости от среднесуточных параметров климата. Обнаружена положительная корреляция УППЛ со среднесуточной температурой воздуха ( $r=0,14$ ,  $p<0,01$ ) и отрицательная корреляция этого параметра со среднесуточным количеством осадков ( $r=-0,18$ ,  $p<0,001$ ). Подобный характер зависимости УППЛ от температуры и осадков показан и в работах I.J. Wright et al. (2004) и J.-S. He et al. (2006). Анализ зависимости УППЛ от индекса аридности обнаружил более тесную связь ( $r=-0,26$ ,  $p<0,01$ ). Повышение УППЛ при усилении аридности климата связано со структурной перестройкой фотосинтетического аппарата растений при адаптации к условиям недостатка влаги, связанной с надстройкой протекторных тканей (Воронин и др., 2003; Иванов и др., 2008).

В то же время, как показали наши исследования, увеличение УППЛ при усилении аридности носило нелинейный характер (рис.). В ряду изученных районов, расположенных в порядке увеличения аридности, нами обнаружено несколько последовательностей постепенного снижения УППЛ, при переходе между которыми наблюдается резкий скачок этого параметра.

Мы полагаем, что обнаруженные нами скачки УППЛ связаны с зональной сменой типов растительности. Например, при переходе от северной лесостепи к южной лесостепи происходит скачок УППЛ (рис.). Возможно, при определенном сочетании климатических факторов происходит замена одних видов растений на виды с новыми функциональными свойствами более адаптированными к новым условиям среды. В результате происходит смена доминирующих видов, что находит свое отражение в смене типов растительности. Внутри одного типа растительности при усилении аридности климата происходит постепенное снижение УППЛ. Таким образом, сложный характер изменения УППЛ вдоль широтного градиента аридности связан со сменой соотношения видов растений с разными функциональными свойствами.

Мы выражаем благодарность сотрудникам Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АНМ и заповедника «Оренбургский» за помощь в проведении исследований.

*Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 05-04-48771).*



Изменение удельной поверхностной плотности листа (УППЛ) растений при изменении индекса аридности территории. Приведены средние арифметические значения и стандартные ошибки. Места исследований расположены в направлении усиления аридности климата (уменьшении индекса аридности):

1 – г. Северобайкальск (Иркутская обл.); 2– с. Ягодное (Бурятия); 3– г. Екатеринбург; 4– ст. Сульфат (Бурятия); 5– п. Налайх (Монголия); 6– п. Красное Поле (Пензенская обл.); 7– г. Дархан (Монголия); 8– п. Усть-Киран (Бурятия); 9– п. Партизан (Монголия); 10– п. Аркаим (Челябинская обл.), 11– г. Камышин (Волгоградская обл.); 12– Зап. «Оренбургский»; 13– п. Унджул (Монголия); 14– п. Царев (Волгоградская обл.); 15– п. Ховд (Монголия); 16– п. Замын-Уд (Монголия); 17– Джегес-Нур (Монголия); 18– п. Богд (Монголия).

#### Литература

- Иванов Л.А., Ронжина Д.А., Иванова Л.А. Изменение листовых параметров как показатель смены функциональных типов степных растений вдоль градиента аридности // Физ. раст. 2008. Т.55. № 3. С. 1–8.
- Воронин П. Ю., Иванова Л.А., Ронжина Д.А., Иванов Л. А., Аненхонов О.А., Блэк К.К., Гунин П.Д., Пьянков В.И. Структурно-функциональные изменения листьев растений степных сообществ в ответ на аридизацию климата Евразии // Физ. раст. 2003. Т.50. № 5. С. 680–687.
- Field C.B., Mooney H.A. The photosynthesis-nitrogen relationships in wild plants // On the economy of plant form and function. Cambridge, 1986. P. 25–55.
- He J.-S., Wang Z., Wang X., Schmid B., Zuo W., Zhou M., Zheng C., Wang M., Fang J. A test of the generality of leaf trait relationships on the Tibetan Plateau / New Phytol. 2006. Vol. 170. P. 835–848.
- Reich P.B., Ellsworth D.S., Walters M.B., Vose J.M., Gresham C., Volin J.C., Bowman W.D. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes // Ecology. 1999. № 6. P. 1955–1969.
- Shipley B., Vu T.-T. Dry matter content as a measure of dry matter concentration in plant and their parts // New Phytol. 2002. Vol.153. P. 359–364.
- Westoby M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme // Plant and Soil. 1998. Vol. 199. P. 213–227.
- Wilson P.J., Thompson K., Hodgson J.G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies // New Phytol. 1999. Vol.143. P. 155–162.
- Wright L.J., Reich P.B., Westoby M., Ackerly D.D., Baruch Z., Bongers F., Cavender-Bares J., Chapin T., Cornelissen J.H.C., Diemer M., Flexas J., Garnier E., Groom P.K., Gulias J., Hikosaka K., Lament B.B., Lee T., Lee W.J., Lusk C., Midgley J.J., Navas M.-L., Niinemets U., Oleksyn J., Osada N., Poorter H., Foot P., Prior L., Pyankov V.I., Roumet C., Thomas S.C., Tjoelker M.G., Veneklaas E.J., Villar R. The worldwide leaf economics spectrum // Nature. 2004. Vol. 428. P. 821–827.

ЗАВИСИМОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА ОТ СТРУКТУРНЫХ ПАРАМЕТРОВ ЛИСТА У РАСТЕНИЙ  
РАЗНЫХ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ТИПОВ

Иванова Л.А.\*, Ронжина Д.А.\*, Юдина П.К.\*, Иванов Л.А.\*, Неуймин С.И.\*, Ладатко В.А.\*\*\*, Воронин П.Ю.\*\*\*

\*Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН

\*\* Краснодар, ГНУ Всероссийский научно-исследовательский институт риса

\*\*\*Москва, Институт физиологии растений им. К.А.Тимирязева РАН

Фотосинтетическая способность листа зависит не только от функциональной активности отдельных клеток и хлоропластов, но и от структуры листа. Большое число исследований посвящено связи фотосинтеза с листовыми параметрами – толщиной и удельной поверхностной плотностью (УППЛ). Максимальная интенсивность фотосинтеза при насыщенном свете ( $A_{max}$ ) часто отрицательно коррелирует с УППЛ (Poorter, Evans, 1998; Gulias et al., 2003), иногда находят положительную корреляцию (Цельникер, 1978; Niinemets, 1999), в некоторых случаях корреляция отсутствует (Patton, Jones, 1989). Также известна связь фотосинтеза с толщиной листа (Niinemets, 1999; Hanba et al., 1999; Terashima et al., 2001).

Тесную связь  $A_{max}$  с УППЛ и толщиной листа часто находят для листьев одного и того же вида. Однако, для разных видов существует слабая корреляция между этими параметрами (Bjorkman, 1981). УППЛ и толщина листа являются результирующими параметрами, которые зависят от внутренних компонентов листа – величины покровных, проводящих и фотосинтетических тканей, размеров и плотности клеток и хлоропластов, соотношения структурных и биохимических элементов (Pyankov et al., 1999; Воронин и др., 2003). Для видов с разными экологическими и функциональными свойствами может быть разное соотношение между внутрилиственными компонентами (Шереметьев, 2005). В то же время у видов со сходными свойствами такое соотношение должно быть одинаковым. Так, растения разных экологических групп Монголии (ксерофиты и мезофиты) различались по связи между потенциальной интенсивностью фотосинтеза и структурой ассимилирующих органов (Слемнев, 1989). Характер связи между потенциальной проводимостью мезофилла для  $CO_2$  и толщиной и плотностью листа зависел от принадлежности вида к определенному функциональному типу (стресс-толеранты, конкуренты, рудералы согласно Grime et al., 1988) (Иванова и др., 2008). В работе Hanba et al. (1999) корреляция между толщиной и внутренней проводимостью листа также различалась в зависимости от функционального типа листа (вечнозеленый, листопадный, однолетний). Поскольку внутренняя проводимость листа пропорциональна  $A_{max}$ , то можно предположить, что зависимость между  $A_{max}$  и листовыми параметрами будет различной у разных ФТР.

С целью проверки этого предположения мы изучили световые кривые фотосинтеза и листовые параметры у 8 видов с разными функциональными свойствами (табл. 1), 4 из которых (тополь, береза, рогоз и частуха) обычны для Среднего Урала, обладают высокой конкурентоспособностью. Морфотипы *Agropyron cristatum* привезены из степной зоны (Оренбург) и характеризуются высокой устойчивостью к засушливым условиям. *Heracleum sosnowskyi* (представитель Кавказского крупнотравья) и виды рода *Reynoutria* (Дальневосточное крупнотравье) культивируются на Среднем Урале, обладают высокой скоростью роста и активно внедряются в естественные сообщества. ФТР определяли согласно (Grime, 1978). Измерение газообмена проводили в полевых условиях при концентрации  $CO_2$  в воздухе 310–380 мкмоль/моль, температуре воздуха 20–22°C с помощью системы газоанализа Li-6400 (Li-COR, США). Одновременно у тех же листьев определяли толщину (на поперечных срезах) и УППЛ (сухой вес единицы площади листа). Исследовали полностью сформированные листья в трех–четырёх биологических повторностях и от 3 (световые кривые фотосинтеза и УППЛ) до 10 (толщина листа и мезофилла) аналитических повторностях.

Таблица 1

Список изученных видов. ФТР – функциональный тип растения, S–стресс-толерант, C – конкурент, R – рудерал (согласно Grime et al., 1988)

	Вид	Жизненная форма	ФТР
1	<i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv. (3 морфотипа)	Травянистый многолетник	S
2	<i>Populus alba</i> L.	Дерево	C
3	<i>Betula pendula</i> Roth	Дерево	C
4	<i>Typha latifolia</i> L.	Травянистый многолетник	C
5	<i>Heracleum sosnowskyi</i> Manden	Травянистый многолетник	R
6	<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	Травянистый многолетник	R
7	<i>Reynoutria sachalinensis</i> (Fr. Schmidt) Nakai	Травянистый многолетник	R
8	<i>Reynoutria japonica</i> Houtt.	Травянистый многолетник	R

Изученные растения разных функциональных типов обнаружили различный характер связи между  $A_{max}$  и листовыми параметрами (табл.2). Виды с высокой конкурентоспособностью (C – см. табл.1) имели сильную

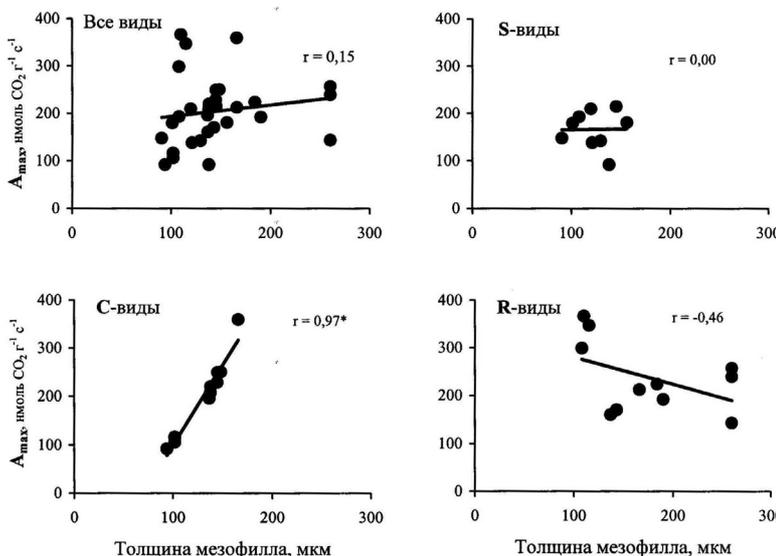
положительную корреляцию  $A_{\max}$  с толщиной и плотностью листа. У растений со стресс-толерантными свойствами (S) связь между  $A_{\max}$  и листовыми параметрами отсутствовала. Рудеральные растения (R) имели сильную отрицательную связь между  $A_{\max}$  в расчете на единицу площади и толщиной листа.

Таблица 2

**Коэффициенты корреляции между максимальной интенсивностью фотосинтеза при насыщающем свете ( $A_{\max}$ ) и параметрами листьев у растений разных функциональных типов. УППЛ – удельная поверхностная плотность листа (сухой вес единицы площади листа), Т листа – толщина листа. \*достоверность коэффициента корреляции  $p < 0,05$**

ФТР	$A_{\max}$ на ед. площади листа		$A_{\max}$ на ед. массы листа	
	УППЛ	Т листа	УППЛ	Т листа
S (n=9)	-0,28	-0,48	-0,67	0,00
C (n=10)	0,89*	0,78*	0,82*	0,79*
R (n=8)	0,44	-0,81*	-0,15	-0,45

Полученные результаты хорошо согласуются с найденными ранее различиями в характере связи между потенциальной внутрилистовой проводимостью для  $CO_2$  и структурой листьев у растений разных функциональных типов (Иванова и др., 2008). У растений С-типа была обнаружена сильная положительная корреляция проводимости мезофилла для  $CO_2$  с толщиной и плотностью листа, в то время как у S-видов (с высокой устойчивостью к экологическому стрессу) такая связь отсутствовала. На наш взгляд, такие различия между S- и R-видами связаны с разной структурной организацией листа, и прежде всего соотношением фотосинтетических и нефотосинтетических тканей. Варьирование толщины и плотности листа у стресс-толерантов в большей степени связано с изменением доли нефотосинтезирующих тканей в листе (Pyankov et al., 1998; Воронин и др., 2003; Иванова и др., 2008), в то время как у С-видов изменения параметров листа тесно связаны со структурой фотосинтетических тканей (Pyankov et al., 1998; Иванова и др., 2008). В наших исследованиях S-виды отличались минимальной объемной долей мезофилла в листе, которая составила 68% (включая межклетники), при этом  $A_{\max}$  у S-видов не зависела от толщины мезофилла (рис.). У С-видов доля фотосинтетических тканей в листе составила 77%, и  $A_{\max}$  была прямо пропорциональна толщине фотосинтетических тканей.



Зависимость максимальной интенсивности фотосинтеза при насыщающем свете от толщины мезофилла у растений разных функциональных типов.  $r$  - коэффициент корреляции, \* $p < 0,05$ .

R-виды содержали 78% мезофилла в листе и отличались высокой отрицательной связью между  $A_{\max}$  и толщиной фотосинтетических тканей. При одинаковой доле мезофилла, R- и С-виды отличаются по его клеточной структуре. С-виды характеризуются мелкими клетками и большим их количеством в единице площади листа и увеличивают толщину листьев путем возрастания числа клеточных слоев. R-виды, как правило, имеют крупные размеры клеток (Pyankov et al., 1998; Hanba et al., 1999; Иванова и др., 2008), и изменяют толщину листа и мезофилла за счет размеров клеток (Иванова и др., 2008). Показано, что объем фотосинтетической клетки обратно пропорционален интенсивности фотосинтеза (Wilson, Cooper, 1969). Это связано с тем, что мелкие клетки обуславливают высокое отношение поверхность/объем фотосинтетических тканей (Иванова, Пьянков, 2002), которое влияет на интенсивность обмена веществ листа. Следовательно, различия в характере связи между  $A_{\max}$  и толщиной листа у С- и R-видов может быть обусловлен разным типом клеточной упаковки мезофилла.

Таким образом, растения разных функциональных типов значительно различались по характеру связи между максимальной интенсивностью фотосинтеза при насыщающем свете и внешними листовыми параметрами – толщиной и плотностью. Данные различия связаны в большой степени с архитектурой листа – соотно-

шением фотосинтетических и нефотосинтетических тканей и типом клеточной упаковки мезофилла. Полученные результаты можно использовать для идентификации функциональных типов растений и прогнозирования изменения структурно-функциональных параметров растений при смене экологических условий. Зависимость максимальной интенсивности фотосинтеза при насыщающем свете от толщины мезофилла у растений разных функциональных типов.  $r$  – коэффициент корреляции,  $*p < 0,05$ .

*Литература*

Воронин П.Ю., Иванова Л.А., Ронжина Д.А., Иванов Л.А., Аненхонов О.А., Блэк К., Пьянков В.И. Структурно-функциональные изменения листьев растений степных сообществ при аридизации климата Евразии // Физиология растений. 2003. №5. С. 680–687.

Иванова Л.А., Иванов Л.А., Ронжина Д.А., Пьянков В.И. Структурные параметры мезофилла листа при затенении растений разных функциональных типов // Физиология растений. 2008. Т.55. №2. С. 230–239.

Иванова Л.А., Пьянков В.И. Структурная адаптация мезофилла листа к затенению // Физиология растений. 2002. Т. 49. С. 467–480.

Слемнев Н.Н. О взаимосвязи между интенсивностью фотосинтеза, концентрацией хлорофилла и структурой листьев растений Монголии // Факторы среды и организация первичного процесса фотосинтеза / Под ред. Островской Л.К. Киев: Наукова думка, 1989. С. 137–143.

Цельникер Ю.Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука, 1978. 215 с.

Шереметьев С.Н. Травы на градиенте влажности почвы. Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2005. 271 с.

Bjorkman O. Response to different quantum flux densities // Physiological plant ecology I. Encyclopaedia of plant physiology. Vol. 12A. / Eds. Lange O.L., Nobel P.S., Osmond C.B., Ziegler H. Berlin-Heidelberg- New York: Springer-Verlag, 1981. P.57–107.

Gulias J., Flexas J., Mus M., Cifre J., Lefi E., Medrano H. Relationship between maximum leaf photosynthesis, nitrogen content and specific leaf area in Balearic endemic and non-endemic mediterranean species // Annals of Botany. 2003. Vol. 92. P. 215–222.

Grime J.P., Hodson J.G., Hunt R. Comparative Plant Ecology: a Functional Approach to Common British Species. London: Unwin Hyman, 1988. 742 p.

Hanba Y.T., Miyazawa S., Terashima I. The influence of leaf thickness on the CO<sub>2</sub> transfer conductance and leaf stable carbon isotope ratio for some evergreen tree species in Japanese warm-temperate forests // Functional Ecology. 1999. Vol.13. P.632–639.

Niinemets U. Components of leaf dry mass per area-thickness and density-alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants // New Phytol. 1999. Vol. 144. P. 35–47.

Patton L., Jones M.J. Some relationships between leaf anatomy and photosynthetic characteristics of willows // New Phytologist. 1989. Vol. 111. P. 657–661.

Poorter H., Evans J.R. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area // Oecologia. 1998. Vol.116. P.26–37.

Pyanikov V.I., Ivanova L.A., Lambers H. Quantitative Anatomy of Photosynthetic Tissues of Plants Species of Different Functional Types in a Boreal Vegetation // Inherent Variation in Plant Growth. Physiological Mechanisms and Ecological Consequences / Eds. Lambers H., Poorter H., Van Vuuren M.M.I. Leiden: Backhuys Publishers, 1998. P. 71–87.

Pyanikov V.I., Kondratchuk A.V., Shipley B. Leaf structure and specific leaf mass: the alpine desert plants of the Eastern Pamirs, Tadjikistan // New Phytol. 1999. Vol. 143. P.131–142.

Terashima I., Miyazawa S., Hanba Y.T. Why are sun leaves thicker than shade leaves?—Consideration based on analyses of CO<sub>2</sub> diffusion in the leaf // J. Plant Res. 2001. Vol.114. P.93–105.

Wilson D., Cooper J.P. Effect of temperature during growth on leaf anatomy and subsequent light-saturated photosynthesis among contrasting *Lolium* genotypes // New Phytol. 1969. Vol. 68. P. 1115–1123.

## ОПТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЛИСТЬЕВ ПРИ ОКИСЛИТЕЛЬНОМ СТРЕССЕ И ИХ СВЯЗЬ С УСТОЙЧИВОСТЬЮ И ПРОДУКТИВНОСТЬЮ РАСТЕНИЙ

Канаш Е.В., Осипов Ю.А.

Санкт-Петербург, Агрофизический научно-исследовательский институт

Диагностика состояния растительного покрова, устойчивости растений и прогноз вероятных последствий для экосистем глобального изменения климата и антропогенного загрязнения окружающей среды является одной из приоритетных задач экологической физиологии. Решение данной задачи невозможно без приме-

нения методов контактного и дистанционного зондирования растений и растительного покрова. Оптические свойства листьев являются важнейшей характеристикой растений и главным образом определяются содержащимися в их тканях фотосинтетическими пигментами, зависят от структуры листа, содержания нефотосинтетических соединений и воды. По содержанию пигментов можно оценить количество поглощенной фотосинтетически активной радиации, интенсивность фотосинтеза и, в итоге, физиологическое состояние и продуктивность растения в целом. Качественные и количественные изменения биохимического состава и структуры неизбежно сопровождаются изменением оптических свойств листьев, что позволяет выявлять возникновение стрессов и исследовать механизмы стрессовой реакции, устойчивости и адаптации растений с помощью не повреждающих их ткани контактных и дистанционных сенсоров.

Цель данной работы – исследование оптических характеристик листьев при окислительном стрессе, вызванном действием УФ-В радиации, и выявление критериев для диагностики физиологического состояния и УФ устойчивости растений *in situ*.

Материал и методы исследования. Растения пшеницы *Triticum aestivum L.* сортов Саратовская 29, Опал, Белорусская 12 и Вега, различающиеся по засухоустойчивости и, как показали наши более ранние исследования, по устойчивости к действию УФ-В радиации (Канаш, Ермаков, 2007), выращивали в наполненной смесью торфа с керамзитом 2-литровых сосудах. Растения ежедневно поливали водой и 2 раза в неделю раствором Кноп. Vegetационная установка, снабженная лампами дневного света, была поделена на два отсека с помощью полиэтиленовой пленки, не пропускающей радиацию 280–320 нм (УФ-В радиация). Над одним из отсеков размещали эритемные лампы ЛЭ-30, спектр излучения которых (280–380 нм с максимумом 320 нм) позволяет моделировать повышенные уровни УФ-В радиации. В этом отсеке суточная доза УФ-В радиации на уровне верхних ярусов листьев в течение всей вегетации была равна 6 кДж/м<sup>2</sup>. Интенсивность ФАР в обоих отсеках в течение вегетации – 40–50 Вт/м<sup>2</sup>, температура воздуха 20–22<sup>0</sup>С, фотопериод 14 часов. Морфофизиологические показатели роста растений и их нетто продуктивность определяли на 6 и 15 сутки после начала досветки УФ-В радиацией. Это соответствовало 16 и 25 суткам вегетации и приходилось на стадии кушения и выхода в трубку соответственно.

Спектры отражения листьев растений в диапазоне от 400 до 1100 нм с шагом 0,3 нм регистрировали *in situ* с помощью миниатюрной оптоволоконной спектрорадиометрической системы фирмы Ocean Optics (США), которая обеспечивает оптическое разрешение 0,065 нм. Данная система включает 4 основных элемента: спектрометр HR2000, специальное программное обеспечение OOIBase32, эталонный вольфрам-галогеновый источник света (LS-1) и оптические аксессуары для проведения измерений. На экран компьютера выводится спектр отражения листа в процентах к отражению эталона (WS-1), который может быть сохранен в виде цифрового файла.

При исследовании связи между нетто продуктивностью (биомасса растения, включая стебли) и спектральными характеристиками листьев учитывали средние значения индексов отражения листьев верхних ярусов. Статистическая обработка данных выполнена с помощью программ Excel XP и Statistica 6.0.

Результаты и обсуждение. При оценке физиологического состояния растений с помощью неразрушающих ткани листьев оптических методов сигналом возникновения стресса и угнетения растений обычно служит уменьшение концентрации хлорофилла, что является показателем снижения интенсивности (емкости) фотосинтетической системы, но не позволяет оценить эффективность превращения световой энергии в фотохимических процессах фотосинтеза. Исследование особенностей спектров отражения листьев, отличающихся по устойчивости к действию УФ-В радиации сортов пшеницы, позволило подобрать ряд индексов отражения, по которым можно оценить как емкость фотосинтетической системы, так и эффективность ее работы (табл. 1).

Таблица 1

**Основные индексы отражения для характеристики физиологического состояния растений и выявления окислительного стресса растений**

Индекс отражения	Измеряемый показатель	Расчетная формула	Разработчики индексов
<i>ChlRI</i>	Содержание хлорофилла	$(R_{750} - R_{705}) / (R_{750} + R_{705} - 2R_{445})$	Sims, Gamon, 2002
<i>SIP1</i>	Отношение каротиноидов к хлорофиллу	$(R_{800} - R_{445}) / (R_{800} - R_{680})$	Peñuelas e.a., 1995
<i>PRI</i>	Фотохимическая активность фотосинтетического аппарата	$(R_{570} - R_{531}) / (R_{570} + R_{531})$	Peñuelas e.a., 1995
<i>ARI</i>	Содержание антоцианов	$R_{750} (1/R_{550} - 1/R_{700})$	Мерзляк и др., 2003
<i>FRI</i>	Содержание флавонолов	$((1/R_{410}) - (1/R_{460})) \times R_{800}$	Merzlyak e.a., 2005
<i>R<sub>800</sub></i>	Мера рассеяния света листом	$R_{800}$	Sims, Gamon, 2002

в расчетных формулах индексов R – отражение листа, цифры – длина волны отраженной радиации

Анализ данных, полученных при исследовании листьев растений различных сортов, отличающихся по возрасту и ярусу расположения, выращиваемых в оптимальных условиях и при постоянном действии УФ-В радиации, показал, что между величиной нетто продуктивности и средним значением *ChlRI* листьев трех

верхних ярусов существует тесная положительная корреляционная зависимость (табл. 2). В таблице 2 приведены также уравнения линейной регрессии, описывающие зависимость между нетто продуктивностью и другими индексами отражения, которые были применены нами в данной работе для оценки ответной реакции растений на действие УФ-В радиации.

Помимо хлорофиллов к универсальным и основным пигментам ассимиляционных тканей относятся каротиноиды, которые, так же как хлорофилл, поставляют энергию фотосинтетической системе, являясь неотъемлемой частью светособирающих комплексов пластид. Однако при высокой интенсивности падающего света, в присутствии УФ-В радиации или при действии других стрессовых факторов среды каротиноиды, как известно, защищают фотосинтетический аппарат от повреждения, осуществляя тушение возбужденных триплетных состояний хлорофилла и синглетного кислорода, устраняя свободные радикалы, возникающие в этих условиях, и рассеивая излишнюю энергию возбуждения в виде тепла. Перекрытие спектров поглощения каротиноидов и хлорофилла в синей области затрудняет их количественную оценку по отражению листа в данном диапазоне. В связи с этим мы пользовались индексом, характеризующим отношение концентраций каротиноидов и хлорофиллов ( $Kar/Xл$ ) – *SIFI*.

Таблица 2

**Критерии физиологического состояния и УФ устойчивости растений и их связь с нетто продуктивностью**

Индекс отражения	Связь индексов с величиной нетто продуктивности ( $P_n$ )	Достоверность связи индекса с $P_n$	
		r	p-уровень
<i>ChlRI</i>	$P_n = -0,188 + 0,892 \times ChlRI$	0,88	$1 \times 10^{-6}$
<i>SIFI</i>	$P_n = 3,22 - 2,99 \times SIFI$	-0,76	$4 \times 10^{-7}$
<i>PRI</i>	$P_n = 0,24 - 10,48 \times PRI$	-0,66	$5 \times 10^{-5}$
<i>ARI</i>	$P_n = 0,128 - 0,467 \times ARI$	-0,75	$2 \times 10^{-7}$
<i>R<sub>800</sub></i>	$P_n = 38, - 11,04 \times R_{800}$	-0,80	$3 \times 10^{-6}$

Как правило, *SIFI* под влиянием УФ-В радиации возрастает вследствие потери хлорофилла и/или накопления каротиноидов. При невысоких дозах УФ-В радиации *ChlRI* изменяется незначительно, а увеличение *SIFI* определяется накоплением каротиноидов. При оценке УФ устойчивости растений следует учитывать, что в условиях УФ-В облучения уровень каротиноидов не остается постоянно высоким, поскольку эти пигменты, осуществляя антиоксидантную функцию, окисляются и разрушаются.

Фотохимический индекс отражения (*PRI*) был разработан для оценки скорости изменения относительного уровня пигментов ксантофиллового цикла, который является активным регулятором светового потока в пигмент-белковых комплексах. Смысл изменений *PRI* зависит от временной шкалы измерений. Варьирование *PRI* в течение суток является результатом функционирования ксантофиллового цикла, тогда как изменение этого показателя за более длительный период времени (недели или месяцы) может быть результатом сочетания работы ксантофиллового цикла и изменения общего пула хлорофиллов и каротиноидов, который формируется в ответ на долговременную акклиматизацию растений к условиям их обитания. Обнаружено, что в ответ на кратковременное облучение растений УФ-В радиацией *PRI* обычно возрастает. При постоянном действии УФ-В радиации, вызывающей уменьшение концентрации хлорофилла, заметное угнетение растений и торможение их роста, наблюдается уменьшение *PRI*. Имеющиеся в литературе данные свидетельствуют о тесной взаимосвязи между *PRI* и показателем фотохимической активности фотосистемы II –  $\Delta F / F_m'$ , определяемым с помощью флуоресцентного анализа (Peñuelas e.a., 1995).

В отличие от *SIFI* и *PRI*, для которых не выявлено тесных корреляционных зависимостей со структурой листа, показатель рассеяния света *R<sub>800</sub>* зависит от внутренней структуры листа, границ раздела воздух-вода, размеров клеток и органелл и, прежде всего, от величины межклеточного воздушного пространства и отношения площади поверхности мезофилла к площади листа. В ответ на действие УФ-В радиации *R<sub>800</sub>* возрастает.

Помимо содержания хлорофиллов, каротиноидов и структурных особенностей спектральные характеристики отражения листьев определяются также содержанием фенольных соединений, например, антоцианов и флавонолов, присутствие которых изменяет как качество, так и количество света, достигающего хлоропластов. Между величиной нетто продуктивности и *ARI* существует тесная отрицательная зависимость. При оценке состояния растений и их УФ устойчивости по изменению *ARI* следует учитывать, что содержание антоцианов в молодых листьях более высокое, чем в закончивших рост, но интенсивно фотосинтезирующих листьях.

При вегетации в отсутствие УФ-В радиации (контроль) варьирование величины нетто продуктивности является результатом проявления особенностей генотипа растений (неодинаковые величины нетто продуктивности у различных особей) и пространственно-временной неоднородности среды их обитания. Наибольшей продуктивностью в этих условиях обладают растения с высоким содержанием хлорофилла и низкими значениями индексов, характеризующих рассеяние неиспользованного в фотосинтезе света. Анализ связи между нетто продуктивностью и показателями, характеризующими емкость фотосинтетической системы и эф-

фektivность ее работы, методом множественной регрессии показал, что при выращивании растений в отсутствии УФ-В радиации варьирование нетто продуктивности наиболее тесно связано с изменением рассеяния света листом ( $SIPI$ ,  $PRI$ ,  $R_{800}$ ). В условиях стресса, вызванного УФ-В радиацией, снижение нетто продуктивности определяется главным образом потерей хлорофилла. При этом также снижается эффективность превращения энергии света в фотохимических процессах фотосинтеза и возрастает тепловая диссипация и рассеяние, обусловленное изменением поверхности и/или внутренней структуры листа.

При действии стрессора, сильно лимитирующего рост и вызывающего резкое снижение концентрации хлорофилла, вывод об угнетении растений и ухудшении их физиологического состояния можно сделать, зарегистрировав уменьшение индекса отражения хлорофилла, заранее определенного для каждого вида и сорта в оптимальных условиях. Сигналом угнетения растений при неглубоком или мало выраженном стрессом воздействия, а также на ранних этапах возникновения стресса, когда концентрация хлорофилла не меняется или меняется незначительно, может служить увеличение  $SIPI$ ,  $PRI$ ,  $ARI$ ,  $R_{800}$ , свидетельствующее о снижении эффективности работы фотосинтетического аппарата и торможении роста. Степень изменения значений данных индексов после воздействия УФ-В радиации, тесно связанная с изменением нетто продуктивности, является мерой УФ устойчивости растений.

Рассмотренные оптические критерии, характеризующие активность фотосинтетического аппарата и физиологическое состояние растений, могут быть также применены для контактной и дистанционной диагностики состояния растений в агроэкосистемах и естественных экосистемах.

#### Литература

- Канаиш Е.В., Ермаков Е.И. Современные проблемы УФ-В радиации в физиологии растений и растениеводстве // Регулируемая агроэкосистема в растениеводстве и экофизиологии. СПб: ПИЯФ РАН, 2007. С. 232–253.
- Мерзляк М.Н., Гителсон А.А., Чивкунова О.Б., Соловченко А.Е., Погосян С.И. Использование спектроскопии отражения в анализе пигментов высших растений // Физиол. раст. 2003. Т. 50. № 5. С. 785–792.
- Merzlyak M.N., Solovchenko A.E., Smagin A.I., Gitelson A.A. Apple flavonols during fruit adaptation to solar radiation: spectral features and techniques for non-destructive assessment // Journal of plant physiology. 2005. V. 162. P. 151–160.
- Sims D.A., Gamon J.A. Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages // Remote Sensing of Environment. 2002. V. 81 (2–3). P. 337–354.
- Peñuelas J., Barret F., Fitella I. Semi-empirical indices to assess carotenoids/chlorophyll a ratio from leaf spectral reflectance // Photosynthetica. 1995. V. 31(2). P. 221–230.

## ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И АЛЛОМЕТРИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ РОСТА И РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ НЕФТЯНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ ПОЧВЫ

Киреева Н.А., Водопьянов В.В.\*, Баширова Р.М.

Уфа, Башкирский государственный университет

\* Уфа, Уфимский государственный авиационный технический университет

Наиболее типичными антропогенными факторами загрязнения почвы в Республике Башкортостан являются нефть и продукты ее переработки. Они оказывают негативное влияние на живые организмы и, в первую очередь, сосудистые растения, которые вследствие прикрепления к субстрату (почве) постоянно подвергаются воздействию как глобального, так и локального загрязнения, и могут поглощать разнообразные загрязнители. Растения являются основой любого биогеоценоза, и поэтому отклонения их биохимических, физиологических реакций, весьма чувствительных к изменению условий среды, могут служить индикатором ее состояния. Поэтому представляет интерес изучение действия нефти на некоторые эколого-физиологические параметры роста и развития сосудистых растений. В качестве индикаторных растений были использованы: яровая пшеница (*Triticum aestivum* L., сорт Жница), ячмень (*Hordeum distichon* L., сорт Омский-86), гречиха (*Fagopyrum esculentum* L., сорт Чишминская).

Было показано значительное влияние нефти на морфологические показатели исследуемых сельскохозяйственных растений. Анализ всхожести семян, количества, линейных размеров и веса листьев, стеблей и корней, содержания белка в сухой массе и продуктивности растений в полевых и лабораторных условиях позволил уточнить данные о количественной взаимосвязи разных уровней загрязнения темно-серой лесной почвы нефтью. Так при концентрации нефти в почве 6% и 8% в лабораторных условиях, не проросло ни одного семени растений пшеницы. Показано также, что у растений, выращенных в почвах, загрязненных нефтью, были обнаружены определенные изменения в линейных размерах корней, надземной части. Например, если в контрольном варианте опыта длина надземной части пшеницы в возрасте 20 суток составляла 26,05 см, то в варианте с концентрацией нефти 2% от веса почвы длина растения была лишь 15,91 см.

В полевых условиях наблюдалась аналогичная картина влияния нефтяного загрязнения почвы на рост и развитие растений яровой пшеницы, однако растения были устойчивы и к более высоким концентрациям поллютанта (6–10%).

Интегральным показателем интенсивности роста и развития сельскохозяйственных растений является их продуктивность. При загрязнении нефтью почвы 3% продуктивность пшеницы снизилась на 85%. Схожие данные получены при изучении влияния загрязнения почвы нефтью на другие растения: ячмень и гречиху.

Воздействие нефтяного загрязнения на растения пшеницы, гречихи и ячменя вызывало значительные изменения в функциональном состоянии растений, что, прежде всего, отражалось на окислительно-восстановительных процессах, осуществляемых пероксидазами и полифенолоксидазами.

Показано, что степень влияния нефтяных углеводов на активность оксидаз растений пшеницы определялась концентрацией поллютанта и была неоднозначной в различных органах тестируемого растения. Под действием различных концентраций нефти происходило достоверное увеличение активности пероксидаз как в листьях (в 2,5 – 3 раза), так и корнях (в 1,5 – 2,5 раза) растений пшеницы. Причем, с увеличением возраста растений активность этой группы ферментов повышалась. С повышением концентрации поллютанта, наоборот, значение величины активности снижалось, но сохранялось достоверно выше значений у растений, выращенных на незагрязненной (контрольной) почве.

В отличие от пероксидаз, повышенная активность полифенолоксидаз у растений пшеницы, выращенных на нефтезагрязненной почве, была отмечена только в листьях. Причем, активность этих ферментов в листьях независимо от концентрации поллютанта и возраста растений в 1,3 – 1,6 раз превышала таковую у растений, выращенных на незагрязненной почве. В корнях активность полифенолоксидаз была значительно ниже, чем пероксидаз и под влиянием нефтяных углеводов снижалась, но не изменялась столь значительно. Аналогичные данные были получены и в отношении активности пероксидаз и полифенолоксидаз у растений ячменя, выращенных на нефтезагрязненной почве.

В полевых опытах нефтяное загрязнение сильно подавляло развитие листовой поверхности растений пшеницы. По сравнению с контрольным вариантом ассимиляционная поверхность растений пшеницы на загрязненных делянках была в 3–15 раз ниже. Но при загрязнении почвы в концентрации нефти 1% заметно увеличивало ассимиляционную поверхность у растений пшеницы. Схожие данные получены при изучении влияния нефтяного загрязнения почвы на формирование ассимиляционной поверхности растений гречихи полевой.

Наиболее показательное влияние загрязнения почвы нефтью проявилось в резком снижении водоудерживающей способности (ВУС) листьев яровой пшеницы. При концентрации нефти 2% она составила 92% от контроля и при концентрации 4% снизилась до 6% по сравнению с контролем.

Одной из приспособительных реакций, позволяющих растениям адаптироваться к новым условиям, является изменение содержания пигментов в хлоропластах. Положительное влияние нефти в концентрации 1% отмечено на содержание суммарного хлорофилла в листьях пшеницы. В этом варианте опыта содержание хлорофилла на 11% превысило этот показатель в контрольном варианте. В то же время следует отметить, что при загрязнении почвы нефтью в концентрации 4% содержание хлорофилла в листьях пшеницы было почти в 2 раза меньше, чем в контрольном варианте.

Нефтяной стресс приводил к увеличению содержания флавоноидов и антоцианов в растениях, что является свидетельством адаптации растений к поллютанту.

Известно, что одним из веществ, занимающих доминирующее положение во внеклеточной и внутриклеточной антиоксидантной защите является аскорбиновая кислота (витамин С). Растения, выращенные на нефтезагрязненных почвах, характеризовались повышенным содержанием аскорбиновой кислоты. В целом, наибольшее содержание аскорбиновой кислоты отмечено в листьях 20-суточных растений пшеницы, выращенных при загрязнении почвы нефтью в концентрации 6%.

При загрязнении нефтью почвы в листьях растений пшеницы, ячменя и гречихи наблюдалась активация накопления как окисленной, так и восстановленной форм рибофлавина. Содержание окисленной формы рибофлавина превысило контрольный уровень в листьях 10-ти и 20-ти суточных проростков пшеницы в 2,0–3,0 раза, а в листьях растений фазы колошения – в 1,5–2,0 раза. Сходные результаты были получены и при анализе содержания восстановленных форм рибофлавина. Содержание этих веществ в листьях 10-ти и 20-ти суточных проростков ячменя и в растениях фазы колошения превышало фоновые значения в 1,5–2,5 раза. При этом необходимо отметить, что накопление обоих форм рибофлавина в листьях ячменя активизировалось в наибольшей степени через 10 и 20 суток после постановки опыта, а в дальнейшем (фаза колошения) содержание витамина В<sub>2</sub> снижалось. Особенно значительная активация накопления рибофлавина наблюдалась при высоком (6 %) уровне загрязнения почвы.

Клеточное деление относится к числу важнейших биологических процессов, так как с ним связана передача наследственной информации. Если в ткани больше делящихся клеток, то это характеризует и условия

роста растения. Из полученных данных видно, что у растений, выращенных на загрязненных нефтью почвах, число делящихся клеток меньше по сравнению с растениями, выращенными на почве без загрязнения.

Загрязненная нефтью почва не оказывала отрицательного влияния на жизнеспособность пыльцы растений пшеницы – активность дыхательных ферментов дегидрогеназ оставалась высокой.

В процессе роста растений их физиологические свойства изменяются. Как правило, эти процессы закономерны. При этом скорость изменения отношений количественных признаков к массе растения постоянна. Пусть  $P(t)$  и  $Q(t)$  – некоторые свойства организма, изменяемые в течение времени. Тогда это постоянство может быть выражено равенством удельных изменений свойств:

$$\frac{dP(t)}{P(t)} = b \frac{dQ(t)}{Q(t)}$$

Решение этого несложного дифференциального уравнения имеет вид  $P(t) = aQ(t)^b$ , где  $a$  и  $b$  – некоторые постоянные. Если два свойства удовлетворяют этому уравнению, Д.Хаксли назвал их аллометрически зависимыми.

Аллометрические зависимости характерны для многих биологических объектов. Хорошо известно, что существует аллометрическая зависимость, например, между биомассой корней и побегов растущих растений. Аллометрические зависимости установлены при развитии животных, а также человека.

Нарушения условий обитания, техногенные нарушения, не могут не сказаться на аллометрические зависимости в росте растений. Нами были проведены исследования роста растений на нефтезагрязненном выщелоченном черноземе и проведены расчеты аллометрических показателей в зависимости от степени загрязнения. В качестве сравниваемых свойств рассматривалась биомасса побегов растений  $P(t)$  и биомасса корней  $Q(t)$ , а индикаторного растения – люцерна.

Полученные результаты показывают (табл.), что аллометрическая зависимость в нефтезагрязненной почве, по сравнению с незагрязненной, качественно меняет свой характер. С ростом концентрации величина  $b$  все больше приближается к нулю. Это говорит о том, что зависимость рассмотренных свойств растений ослабевает с ростом концентрации загрязнения. При высоких дозах эта зависимость практически отсутствует. Полученные результаты подтверждаются изучением корреляции между биомассой побегов и корней. Если они в незагрязненной почве хорошо коррелируют, то в загрязненной почве (дозы 2 и 5%) корреляция полностью практически отсутствует. При этом при малой дозе загрязнения (1%) имеется отрицательная корреляционная зависимость. Это, по-видимому, связано с увеличением поступления токсичных веществ через корневую систему при увеличении ее размеров и подавлением в результате других свойств растений.

**Показатели аллометрической зависимости биомассы побегов растений и биомассы корней люцерны на выщелоченном черноземе**

Концентрация нефти, %	$a$	$b$	Коэффициент корреляции
0	0,03	2,6	0,99
1	65,4	-0,3	-0,88
2	9,0	0,3	0,3
5	7,4	0,07	0,04

При концентрации поллютанта 10% и более основная масса растений достаточно быстро погибала, и проследить аллометрическую зависимость в этом случае нет возможности.

### **ОСОБЕННОСТИ ВЛИЯНИЯ МЕЛАФЕНА НА ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ КАРТОФЕЛЯ**

**Кириллова И.Г.**

*Орёл, ГОУ ВПО Орловский государственный университет*

Как известно, в настоящее время много внимания уделяется изучению механизмов действия природных фитогормонов и их синтетических аналогов, поскольку им принадлежит ключевая роль в регуляции обменных процессов растительного организма. К регуляторам роста последнего поколения относится препарат мелафен (соль бис(оксиметил)-фосфиновой кислоты). В литературе имеются данные, что мелафен влияет на пластический и энергетический обмен клетки, а именно, повышает эффективность окислительного фосфорилирования, снижает генерацию АФК (активных форм кислорода), что предотвращает повреждение клеточных мембран и индукцию ПОЛ (перекисное окисление липидов) (Жигачева и др., 2007). Показано также, что добавление данного препарата в культуру клеток водоросли хлореллы положительно влияет на скорость тече-

ния процесса фотосинтеза, рост клеток (Лосева и др., 2007). Вместе с тем, исследований по действию данного регулятора роста на целое растение все еще недостаточно. В настоящей работе изучено влияние обработки мелафеном на некоторые физиолого- биохимические показатели картофеля сорта Удача. Растения выращивали в условиях вегетационного домика в почвенной культуре. Обработку мелафеном проводили путем замачивания посадочных клубней в водных растворах мелафена следующих концентраций:  $10^{-6}$ ,  $10^{-7}$  М/л в течение 10 часов. Определяли следующие показатели: интенсивность транспирации, водоудерживающую способность листа весовым методом, фотохимическую активность хлоропластов по скорости восстановления феррицианида калия ( Гавриленко и др., 1975), активность пероксидазы – по методу Бояркина, активность каталазы по количеству выделившегося кислорода, концентрацию сахарозы – резорциновым методом, количество продуктов ПОЛ- спектрофотометрическим методом (Артюхов, Наквасина, 2000). Опыты проводили в 5-кратной биологической и 5–7-кратной химической повторности. Достоверность результатов оценивали по критерию Стьюдента.

Как показали исследования, обработка мелафеном существенно не влияет на интенсивность транспирации листьев картофеля на первых этапах онтогенеза, но вместе с тем, повышает водоудерживающую способность листа (табл. 1), что может положительно сказаться на устойчивости растений к засухе.

*Таблица 1*

**Влияние мелафена на показатели водного обмена картофеля ( фаза всходов).**

Вариант	Интенсивность транспирации, (мг H <sub>2</sub> O/(г сыр.массы · час)	Водоудерживающая способность листа, % потери H <sub>2</sub> O/ч
Контроль	1080± 67	17,8 ± 0,89
Мелафен, $10^{-6}$ М/л	1189 ± 73	15,2 ± 0,64
Мелафен, $10^{-7}$ М/л	935 ± 56	14,9 ± 0,74

Хлоропласты, выделенные из листьев растений, обработанных мелафеном, отличались повышенной скоростью фотовосстановления феррицианида калия по сравнению с контрольным вариантом (табл.2), что указывает на активацию транспорта электронов в ЭТЦ хлоропластов.

*Таблица 2*

**Влияние мелафена на фотохимическую активность хлоропластов листьев картофеля, (фаза бутонизации)**

Вариант	Фотовосстановление феррицианида калия, мМ K <sub>3</sub> [Fe(CN) <sub>6</sub> ]/( мг хлорофилл · ч)
Контроль	0,24 ± 0,01
Мелафен, $10^{-6}$ М/л	0,28 ± 0,02
Мелафен, $10^{-7}$ М/л	0,29 ± 0,02

Есть сведения, что мелафен может обладать адаптогенным действием. Исследование действия данного препарата на активность ферментов- антиоксидантов показало, что в клубнях нового урожая повышается активность пероксидазы. Что касается фермента каталазы, то следует заметить, что в оптимальных условиях среды активность данного фермента при действии мелафена существенно не изменялась и имела тенденцию к некоторому снижению, что, вероятно, связано с уменьшением в клетках субстрата каталазы – перекиси водорода. Определение концентрации конечного продукта окисления липидов – малонового диальдегида (МДА) показало, что при обработке картофеля мелафеном в более высокой концентрации –  $10^{-6}$  М/л имело место его значительное снижение по сравнению с контролем (табл.3). В литературе есть данные, что мелафен может изменять физико-химические свойства мембран и влиять на индукцию ПОЛ. Определение концентрации сахарозы в клубнях – основной транспортной формы сахаров показало, что мелафен способствует ее увеличению (табл. 4).

*Таблица 3*

**Влияние мелафена на активность ферментов-антиоксидантов и количество продуктов ПОЛ в клубнях картофеля (окончание опытов)**

Вариант	Активность пероксидазы, отн.ед. /(г сыр. массы · мин)	Активность каталазы, мМ H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> / (г сыр. массы · мин)	Концентрация МДА*, нМ /г сыр. массы
Контроль	6,4 ± 0,32	0,68 ± 0,054	16,6 ± 0,98
Мелафен, $10^{-6}$ М/л	13,0 ± 0,78	0,54 ± 0, 038	3,8 ± 0,19
Мелафен, $10^{-7}$ М/л	11,3 ± 0,94	0,41 ± 0,025	17,3 ± 1,11

\*Малоновый диальдегид

*Таблица 4*

**Влияние мелафена на концентрацию сахарозы в клубнях картофеля, окончание опытов**

Вариант	Концентрация сахарозы, мг/г сух.массы
Контроль	9,2 ± 0,74
Мелафен, $10^{-6}$ М/л	18,9 ± 1,51
Мелафен, $10^{-7}$ М/л	22,6 ± 1,85

Подводя итоги проведенным исследованиям, следует отметить, что растения картофеля чувствительны к обработке фосфорорганическим регулятором роста -мелафеном, что проявилось в изменении некоторых физиолого-биохимических показателей, а именно: в увеличении водоудерживающей способности листьев, повышении фотохимической активности хлоропластов и концентрации сахарозы в аттрагирующих зонах (клубнях), активизации некоторых ферментов –антиоксидантов, снижении индукции ПОЛ. Вместе с тем, примененные в опыте концентрации не всегда однозначно влияли на указанные характеристики. Необходимо дальнейшее проведение исследований для выявления механизма действия мелафена при адаптации к стрессовым условиям среды.

*Литература*

Артюхов В.Г., Наквасина М.А. Биологические мембраны: структурная организация, функции, модификация физико-химическими агентами. Воронеж, 2000. 296 с.  
 Гавриленко В.Ф. и др. Большой практикум по физиологии растений. Фотосинтез. Дыхание. М. 1975. 392 с.  
 Жигачева И.В., Фаткуллина Л.Д., Шугаев А.Г., Генерозова И.П., Фаттахов С.Г., Резник В.С., Коновалов А.И. Функциональное состояние мембран митохондрий корнеплода сахарной свеклы при действии препарата мелафен // Физиология растений. 2007. Т.54. № 5. С. 672–677.  
 Лосева Н.Л., Кашина О.А., Алябьев А.Ю., Гордон Л.Х., Трибунских В.И., Фаттахов С.Г. Изучение влияния фосфорорганического соединения мелафена на рост и энергетические процессы клеток хлореллы // Тез. докл. VI съезда общ. физиологов растений. Сыктывкар.2007. Ч.1С.101–103.

**О ПРИЧИНАХ УСКОРЕНИЯ ПРОДОЛЬНОГО РОСТА КОРНЕЙ ЯЧМЕНЯ ПРИ ЗАМЕНЕ В СРЕДЕ НИТРАТА НА ХЛОРИД**

**Ктиторова И.Н., Скобелева, О.В., Шибанов Д.В.**

*Санкт-Петербург, Агрофизический институт Россельхозакадемии*

Известно, что при дефиците нитрата в корнеобитаемой среде соотношение по массе побегов и корней изменяется в пользу корней, и корни голодающих по азоту растений отличаются от контроля большей длиной и меньшим диаметром. Ускорение роста корней при дефиците нитрата обычно связывают исключительно с перераспределением ассимилятов в пользу корней, которое проявляется на 4–5 сутки нитратного голодания (Charin et al, 1988). Наши опыты на корнях ячменя показали, что замена в среде  $\text{NO}_3^-$  на  $\text{Cl}^-$  приводит к ускорению роста корней в длину уже в первые сутки (Ктиторова, Скобелева, 2008), когда согласно литературным данным, растения еще не испытывают ощутимого азотного голодания (Charin et al, 1988). Механизм ускорения роста корней в длину при дефиците  $\text{NO}_3^-$  до сих пор не анализировался. Можно предположить, что ускорение роста корней, проявляющееся в первые сутки после воздействия, отражает изменение скорости растяжения клеток в зоне роста, поскольку изменение темпов клеточного деления проявляются позднее (Иванов и др. 2003). В настоящей работе экспериментально исследованы параметры, от которых непосредственно зависит скорость растяжения клеток корня в зоне роста: внутрикорневое осмотическое давление и растяжимость клеточных стенок. Обсуждаются изменения рН в клеточных компартментах при дефиците  $\text{NO}_3^-$ , их влияние на свойства клеточной стенки и плазмалеммы, а также на проявление эффекта абсцизовой кислоты, накапливающейся в корнях при дефиците нитрата.

Объектами исследования служили корни проростков ячменя, растущих в 1 N растворе Кнопа (контроль) и перенесенных на 4 сутки выращивания в среду, отличающуюся заменой  $\text{NO}_3^-$  на  $\text{Cl}^-$  (опыт). В период 4–7 суток выращивания измеряли индивидуальный прирост длины корней ( $\delta l_k$ ) и побегов ( $\delta l_n$ ), внутрикорневое осмотическое давление ( $\Pi$ ), продольную ( $dl$ ) и поперечную ( $dD/D$ ) растяжимость корня в зоне роста и гидравлическую проводимость ( $L$ ) мембран ризодермы. Методика измерений описана нами ранее (Ктиторова и др., 2006 а). Бары на графиках соответствуют максимальным значениям доверительных интервалов при 95%-ом уровне вероятности по  $t$ -критерию, а нулевой момент времени – перенесению опытных проростков на дефицитную по нитрату среду.

Данные рис.1 показывают, что достоверное превышение длины корней и снижение длины побегов опытных растений относительно контроля обнаруживалось уже за первые сутки экспозиции корней проростков ячменя в среде без нитрата. Это не противоречит литературным данным, но дополняет их, поскольку ускорение темпов роста корней, регистрируемое, как правило, по приросту их биомассы, отмечалось исследователями, начиная с 5 суток азотного голодания (Charin et al, 1988). В наших опытах достоверное снижение диаметра корней наблюдали лишь через 5 суток нитратного голодания, на 3-и сутки наблюдали лишь тенденцию к снижению диаметра.

На рис.2 представлены значения параметров опытных корней (в процентах относительно контроля) через 1–3 суток после их перенесения на среду без нитрата. Результаты свидетельствуют о том, что ускорение роста корней за период наблюдения не может быть обусловлено динамикой внутрикорневого осмотического давления, которое снижалось в первые сутки после замены в среде  $\text{NO}_3^-$  на  $\text{Cl}^-$  и восстанавливалось до уров-

ня контроля на третьи сутки. Наши опыты впервые показали, что раннее ускорение роста корней ячменя при дефиците нитрата связано с увеличением продольной растяжимости корней ( $dl$ ) в зоне роста (рис.2). Одновременно мы зарегистрировали снижение поперечной растяжимости ( $dD/D$ ), которым можно объяснить постепенное уменьшение диаметра корней голодающих по нитрату растений. Известно, что продольная и поперечная растяжимость корней связаны с анизотропными механическими свойствами клеточных стенок. Проанализируем возможные изменения в структуре клеточных стенок при дефиците нитрата и их причины.

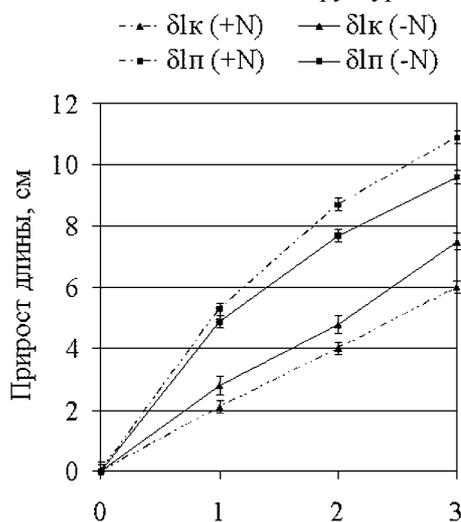


Рис. 1. Прирост длины корней и побегов ячменя при удалении из среды нитрата

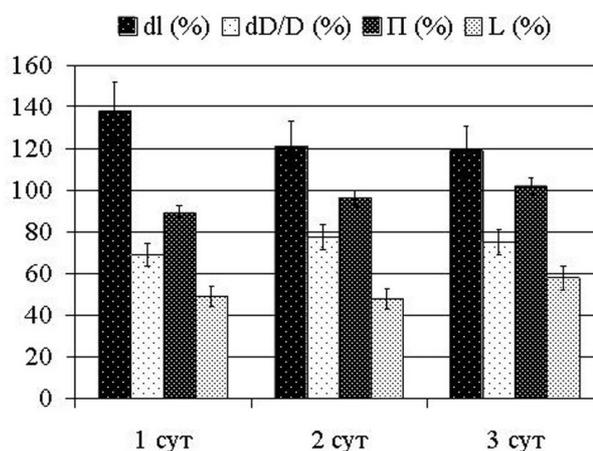


Рис. 2. Продольная ( $dl$ ) и поперечная ( $dD/D$ ) растяжимость, осмотическое давление ( $\Pi$ ) и гидравлическая проводимость ( $L$ ) корней ячменя после удаления из среды нитрата

Рост корней в присутствии  $\text{NO}_3^-$  сопровождался слабым ( $<0,3$  ед. рН за сутки) защелачиванием среды, в которую были погружены пластины с проростками, а в присутствии  $\text{Cl}^-$  – столь же слабым закислением среды. Таким образом, замена в среде  $\text{NO}_3^-$  на  $\text{Cl}^-$  приводила к смене направления суммарного потока протонов на плазмалемме от входящего на выходящий. При этом незначительные изменения рН в объеме среды ( $\text{pH}_0$ ) могут сопровождаться (в отсутствие перемешивания) резким изменением рН в неперемешиваемом слое у поверхности корня ( $\text{pH}_s$ ). Последнее, как показано нами ранее (Ктиторова, Скобелева, 2008), является непосредственной причиной двукратного снижения гидравлической проводимости ризодермы ( $L$ ) при дефиците нитрата (рис.2). Мы полагаем, что изменения растяжимости клеточных стенок в этих условиях также связаны с закислением в НС и апопласте корня. Обсудим его причины и последствия.

Известно, что способность корня закислять или защелачивать среду зависит от условий минерального питания и объясняется условием электронейтральности, согласно которому электрический ток через поверхность корня при разомкнутой цепи (в отсутствие токовых электродов) равен нулю. Таким образом, когда потоки основных минеральных анионов и катионов не уравниваются друг друга по заряду, следует ожидать выброса в среду  $\text{H}^+$  или  $\text{HCO}_3^-$ , что и наблюдается в прикорневой зоне в естественных условиях (Най, Тинкер, 1980, с. 191). В частности, при нитратном питании, когда растения поглощают больше анионов, чем катионов, корнеобитаемая среда защелачивается, а при аммонийном – закисляется. В наших опытах замена в среде  $\text{NO}_3^-$  на  $\text{Cl}^-$  должна была привести к снижению поглощения анионов, поскольку  $\text{Cl}^-$  не ассимилируется и потребляется растениями в меньшей степени, чем нитрат. Соответственно, снижался входящий  $\text{H}^+$ -поток, связанный с симпортом анионов. Кроме того, при дефиците  $\text{NO}_3^-$  следует ожидать усиления активности  $\text{H}^+$ -помпы вследствие относительного закисления цитозоля, связанного с прекращением ассимиляции нитрата и изменением работы биохимического рН-стата цитозоля (Ulrich, Novacky, 1990). Таким образом, снижение входящего и увеличение выходящего  $\text{H}^+$ - потоков при замене в среде  $\text{NO}_3^-$  на  $\text{Cl}^-$  приводило к наружному закислению, которое в неперемешиваемом слое у поверхности корня, по нашим оценкам, достигало  $\text{pH}_s = 4,5$  (Ктиторова, Скобелева, 2008). Согласно гипотезе кислого роста, этого достаточно для увеличения продольной растяжимости клеточных стенок, которое может быть опосредовано белками-экспансинами и связано с разрушением водородных связей между целлюлозой и связующими гликанами. Причиной уменьшения поперечной растяжимости клеточных стенок могло быть протонирование части карбоксильных групп уроновых кислот матрикса, которому должно сопутствовать ослабление сил электростатического отталкивания, частичная дегидратация, усиление межмолекулярных взаимодействий и уплотнение матрикса.

Возникает вопрос о том, как влияет на рост корней накопление в них АБК, показанное в условиях дефицита нитрата (Schraut et al. 2005)? В опытах на корнях ячменя мы убедились, что экзогенная АБК (1 мкМ) вызывает торможение роста корней и субапикальное утолщение их кончиков (Ктиторова и др., 2006 б). Литературные данные о влиянии АБК на рост корней и побегов противоречивы. С одной стороны, известно, что введение в среду АБК приводит к ингибированию деления и растяжения клеток (цит. по Hansen, Grossman, 2000), снижению активности  $H^+$ -помпы (Brault et al., 2004), росту гидравлической проводимости мембран (Hose et al. 2000; Ктиторова и др., 2006 а). С другой стороны, показано, что в условиях водного дефицита повышенный уровень эндогенной АБК необходим для ограничения продукции этилена и поддержания роста корней (Sharp, LeNoble, 2002). При этом в зоне роста корней  $H^+$ -помпа активируется (Ober, Sharp, 2003). По-видимому, механизмы действия АБК на ростовые процессы разнообразны и зависят, в частности, от распределения АБК между клеточными компартментами. Известно, что АБК концентрируется в компартментах с высоким рН, где доминирует заряженная форма АБК<sup>-</sup>, слабо проникающая через мембраны. Показано, что защелачивание ксилемного сока в условиях водного дефицита является сигналом к закрытию устьиц и торможению роста листьев (Vascon et al. 1998). Авторы объясняют это явление защелачиванием апопласта, накоплением в нем АБК<sup>-</sup> и связыванием АБК<sup>-</sup> с рецептором на наружной стороне плазмалеммы. Если это так, то закисление апопласта в условиях дефицита нитрата должно приводить к обратному эффекту и препятствовать торможению роста корней. Заметим, что в условиях дефицита нитрата накопление эндогенной АБК не приводит к росту гидравлической проводимости корня. Действительно, при замене в среде  $NO_3^-$  на СГ  $L$  снижается в 2 раза (рис.2), тогда как при действии экзогенной АБК (0,5 мкМ) на корни ячменя через 2 ч мы наблюдали двукратное увеличение  $L$  (Ктиторова и др., 2006 а). Можно предположить, что при дефиците нитрата увеличение уровня эндогенной АБК не сопровождается накоплением АБК в апопласте вследствие его закисления. Поскольку причиной закисления является работа  $H^+$ -помпы, мы предприняли попытку ингибировать помпу с помощью диэтилстильбестрола (ДЭС). Введение в среду 50 мкМ ДЭС уже через час вызывало характерный для действия АБК двукратный рост гидравлической проводимости голодающих по нитрату растений. Это явление можно объяснить относительным защелачиванием апопласта вследствие остановки помпы, выходом АБК из цитозоля и взаимодействием АБК с рецептором на наружной стороне плазмалеммы.

Таким образом, мы приходим к заключению о том, что быстрое ускорение роста корней ячменя, проявляющееся в 1–3 сутки нитратного голодания связано с изменением механических свойств клеточных стенок. Это не исключает возможности того, что в более поздние сроки еще одной причиной ускорения роста корней окажется увеличение осмотического давления. Изменения рН в цитозоле и апопласте голодающих по нитрату растений являются важным фактором в регуляции физиологического состояния зоны роста корней, обуславливая увеличение продольной растяжимости клеточных стенок, активацию  $H^+$ -помпы, ускорение роста и предотвращение ингибирующего роста действия АБК, накапливающейся в корнях при дефиците нитрата.

#### Литература

- Иванов В.Б., Быстрова Е.И., Серегин И.В. Сравнение влияния тяжелых металлов на рост корня в связи с проблемой специфичности и избирательности их действия // Физиология растений. 2003. Т. 50. С. 445–454.
- Ктиторова И.Н., Скобелева О.В., Канаиш Е.В., Билова Т.Е., Шарова Е.И. Причины торможения роста корней ячменя при УФ-Б облучении побегов // Физиология растений. 2006 (а). Т. 53. N 1. С.94–105.
- Ктиторова И. Н., Демченко Н. П., Калимова И. Б., Демченко К. Н., Скобелева О. В. Клеточные основы УФ-Б индуцированного субапикального утолщения корней ячменя // Физиология растений. 2006 (б). Т.53. N 6. С.928–941.
- Ктиторова И.Н., Скобелева О.В. Снижение гидравлической проводимости мембран клеток ризодермы при дефиците нитрата связано с закислением у поверхности корня // Физиология растений. 2008. Т.55. N 4. (в печати).
- Най П.Х., Тинкер П.Б. Движение растворов в системе почва-растение. 1980. Москва: Колос. 364 с.
- Vascon M.A., Wilkinson S., Davies W. pH-regulated leaf cell expansion in droughted plants is abscisic acid dependent // Plant Physiology. 1998. Vol.118. N 4. P.1507–1515.
- Brault M., Amiar Z., Pennarun A-M., Monestiez m., Zhang Z.,Cornel D., Dellis O.,Knight H., Bouteau F., Rona J-P. Plasma membrane depolarisation induced by abscisic acid in arabidopsis suspension cells involves reduction of proton pumping in addition to anion channel activation, which are both  $Ca^{2+}$  dependent // Plant Physiology. 2004. Vol.135. N 1. P.231–243.
- Chapin F.S., Walter C.H.S., Clarkson D.T. Growth response of barley and tomato to nitrogen stress and its control by abscisic acid, water relations and photosynthesis // Planta.1988. Vol.173. N 3. P.352–366.
- Hansen H., Grossmann K. Auxin-induced ethylene triggers abscisic acid biosynthesis and growth inhibition // Plant Physiology. 2000. Vol.124. N 3. P.1437–1448.
- Hose E., Steudle E., Hartung W. Abscisic acid and hydraulic conductivity of maize roots: a study using cell- and root-pressure probes // Planta. 2000. Vol.211. N 6. P.874–882.
- Ober E., Sharp R.E. Electrophysiological responses of maize roots to low water potentials: relationship to growth and ABA accumulation // J.Experim.Botany. 2003. Vol.54. N 383. p. 813–824.
- Schraut D., Heilmeier H., Hartung W. Radial transport of water and abscisic acid (ABA) in roots of *Zea mays* under conditions of nutrient deficiency // J. Experim. Botany. 2005. Vol.56. N 413. P. 879–886.
- Ulrich C.I., Novacky A.J. Extra- and intracellular pH and membrane potential changes induced by  $K^+$ ,  $Cl^-$ ,  $H_2PO_4^-$ , and  $NO_3^-$  uptake and fusaric acid in root hairs of *Limnium stoloniferum* // Plant Physiol. 1990. Vol.94. N 4. P.1561–1567.

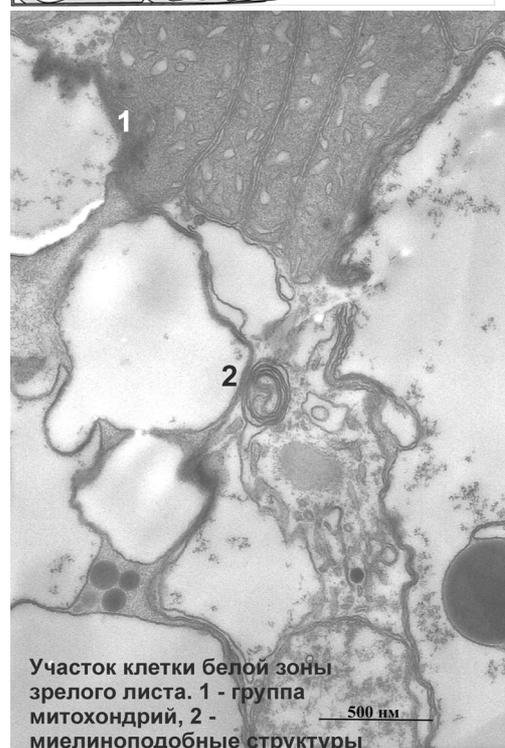
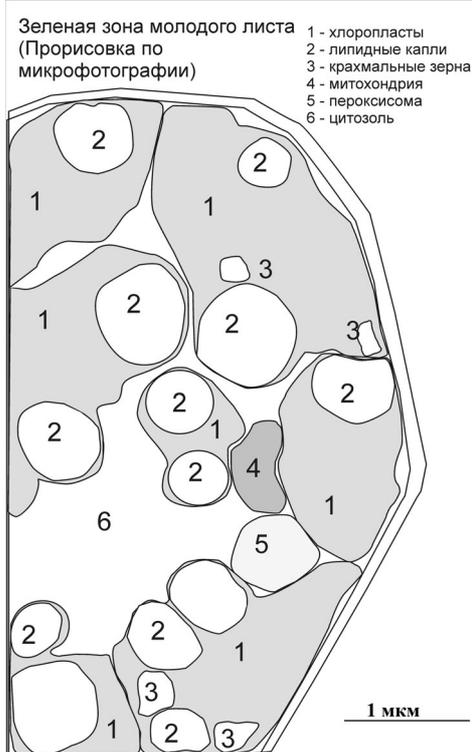
СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ ПЛАСТИД БЕЛОЙ И ЗЕЛеноЙ ЗОН ПЕСТРОЛИСТНОЙ ХИМЕРЫ *FICUS BENJAMINA* CV. 'STARLIGHT'

Лабунская Е.А., Леонтьева М.Р., Чуб В.В.

Москва, МГУ им. М.В.Ломоносова, Биологический факультет, каф. физиологии растений

Пестролистные химеры традиционно являются удачным объектом для исследований процессов роста и развития растений. Однако часто информация о причинах пестролистности и об особенностях белой и зеленой зоны листа отсутствует, тогда как она может оказаться решающей в исследованиях регуляции ростовых процессов в листе. В данной работе мы исследовали ультраструктуру белой и зеленой зон листа пестролистной химеры *Ficus benjamina* cv. Starlight. В предыдущих исследованиях мы показали наличие необходимого набора пигментов как в белой, так и в зеленой зонах листа, однако содержание хлорофилла в белой зоне падало с увеличением возраста листа (Лабунская, Жигалова, Чуб, 2007). Кроме того, была показана активность фотосинтетического аппарата как в белой, так и в зеленой зонах листа. Мы также исследовали влияние имеющейся зеленой поверхности в листьях изолированного побега на долю белой зоны в новом листе. По мере накопления зеленой площади в имеющихся листьях доля белой зоны в новых листьях увеличивается (Лабунская, Жигалова, Чуб, 2007). Это потребовало исследования донорно-акцепторных взаимоотношений между белой и зеленой зоной в пределах листа и, в первую очередь, характеристики ультраструктуры клеток.

Для исследования ультраструктуры хлоропластов белой и зеленой зон молодого листа брали развернувшиеся молодые листья с четко различимыми белой и зеленой зонами. Белая зона молодого листа характеризуется небольшими (5–7% от общей площади клетки на срезе), очень редкими хлоропластами преимущественно агранальной структуры. В отдельных хлоропластах тилакоидные мембраны довольно сильно отстоят друг от друга. Следует отметить наличие довольно крупных крахмальных зерен (23–25 % от площади хлоропласта), в отдельных хлоропластах встречаются довольно крупные электронноплотные липидные капли (20–30% от площади). Это характеризует синтетическую активность хлоропластов белой зоны молодого листа, и, с другой стороны, может указывать на их запасующую функцию более чем на фотосинтетическую. В митохондриях также изредка встречаются электронноплотные липидные капли. Клетки мезофилла как белой, так и зеленой зоны молодого листа имеют обычный набор органелл, целостность мембран не нарушена. Хлоропласты зеленой зоны занимают значительную часть площади клетки на срезе (около 50%), все они обладают крупными светлыми липидными каплями, занимающими значительную часть хлоропласта (20 и более %). Это указывает на участие хлоропластов зеленой зоны в синтетических процессах, возможно, связанных со вторичным метаболизмом и, соответственно, с синтезом изопреноидов. Тилакоидные мембраны плотно компактированы, расстояние между мембранами мало. Следует отметить гранальную структуру хлоропластов. Изредка встречаются крахмальные зерна, их доля от общей площади хлоропласта на срезе мала (1–2%). В белой зоне зрелого листа наблюдается частичная деградация содержимого клеток: появляются огромные вакуоли с остатками клеточных структур, в результате деградации пластид возникают «миелиноподобные» структуры (Douce, Joyard, 1980). Митохондрии при этом образуют стопки по 4–5 штук, тесно прижатые друг к другу. Можно предположить, что белая зона зрелого листа испытывает углеводное голодание, что ведет к полной или частичной деградации клеток. Похожая картина описана



при анализе автофагии клеток *Acer pseudoplatanus* L. в условиях углеводного голодания (Aubert *et al.*, 1996). Мы не можем пока утверждать, что данный процесс является автофагией, этот вопрос требует дальнейшего изучения, но сходство ультраструктурных изменений есть. Зеленая зона зрелого листа обладает хлоропластами меньшего размера, чем в молодом листе, а также они не имеют липидных капель. Сравнивая молодой и зрелый лист, можно отметить следующее: 1) в молодом листе белая зона имеет клетки мезофилла с обычным набором органелл и редко встречающиеся хлоропласты, некоторые из них больше похожи на амилопласты; ультраструктура хлоропластов зеленой зоны предполагает активную работу фотосинтетического аппарата, что подтверждается нашими данными по активности ФСА в зеленой зоне; 2) в зрелом листе клетки мезофилла белой зоны претерпевают полную или частичную деградацию, вероятно, из-за углеводного голодания, а хлоропласты зеленой зоны становятся меньше, приближаясь к обычному соотношению площади хлоропласта и клетки на поперечном срезе. *F. benjamina* L., относящийся к сем. Moraceae (подкласс Dilleniidae), скорее всего, является симпластным по типу загрузки флоэмы растением (Гамалей, 2004). Исходя из этого, можно предположить, что белая зона испытывает недостаток сахаров из-за малой плотности, слабой функциональной активности плазмодесма или их отсутствия между клетками белой и зеленой зон. Также вероятно, что донорно-акцепторные взаимоотношения в листе по мере увеличения возраста меняются на противоположные: зеленая зона, снабжавшая белую в молодом листе, перестает это делать в зрелом, либо по мере взросления листа импортный поток фотоассимилятов в лист сменяется экспортным, и происходит деградация клеточных структур в паренхиме белой зоны.

#### Литература

Гамалей Ю.В. Транспортная система сосудистых растений. Происхождение, структура, функции, развитие, анализ разнообразия типов по таксономическим и эколого-географическим группам растений, эволюция и экологическая специализация транспортной системы. СПб., 2004. 424с.

Лабунская Е.А., Жигалова Т.В., Чуб В.В. Анатомическое строение листа пестролистного *Ficus benjamina* сорта 'Starlight' и взаимное влияние фотосинтезирующего и акцепторного компонентов химеры // Онтогенез. 2007. Т.38. №6. С. 471–480.

Aubert S., Gout E., Bligny R., Marty-Mazars D., Barrieu F., Alabouvette J., Marty F., Douce R. Ultrastructural and biochemical characterization of autophagy in higher plant cells subjected to carbon deprivation: control by the supply of mitochondria with respiratory substrates // Journ.Cell.Biol. 1996. Vol. 133. P. 1251–1263.

ФДouce R., Joyard J. Biochemistry and function of the plastid envelope // Annu.Rev.Cell.Biol. 1980. Vol. 6. P. 173–216

## ПРОДУКТИВНОСТЬ И СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА РИСА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

Ладатко Н.А.\*, Иванова Л.А.\*\*\*, Скаженник М.А.\*

\*Краснодар, ГНУ Всероссийский научно-исследовательский институт риса

\*\*Екатеринбург, Ботанический сад Уральского отделения РАН

Рис (*Oryza sativa* L.) занимает особое положение среди культивируемых растений благодаря своим уникальным физиологическим свойствам. Для риса характерна высокая продуктивность и скорость роста и при этом высокая устойчивость к самым разнообразным условиям – от влажных тропиков до жарких пустынь и холодных горных территорий (Tsunoda, 1984; Мае, 1997). Являясь  $C_3$ -растением, рис обладает чрезвычайно развитой внутренней ассимилирующей поверхностью листа, обусловленной большой плотностью клеток и хлоропластов в единице площади листа (Бурундукова и др., 1993), что хорошо соотносится с представленными в литературе данными о высокой скорости фотосинтеза и эффективности использования азота у риса (Tsunoda, 1984; Makino *et al.*, 1988).

Известно, что увеличение азотного питания повышает рост и урожайность риса (Cook, Evans, 1983; Laza *et al.*, 1993; Duan *et al.*, 2007). Показано, что поступление азота в листья повышает концентрацию фотосинтезирующих пигментов и РБФ-карбоксилазы (Laza *et al.*, 1993; Мае, 1997), что усиливает фотосинтез единицы площади листа (Takano, Tsunoda, 1971; Cook, Evans, 1983). В то же время, корреляция между интенсивностью фотосинтеза листьев растений в ценозе и величиной урожая часто отсутствует (Быков, Зеленский, 1982). Условия минерального питания влияют на такие составляющие продуктивности и урожая как общая площадь листьев (Мае, 1997), отношение площади листьев к массе растения (Cook, Evans, 1983), а также на структуру листа, определяющую диффузионную компоненту газообмена. В работах В.А. Кумакова (1982) показано, что связь между интенсивностью фотосинтеза и продуктивностью может зависеть от агроэкологических условий выращивания и свойств сорта.

Целью данной работы было изучить влияние различной обеспеченности растений элементами минерального питания (N, P, K) на продуктивность и структурно-функциональную организацию фотосинтетического аппарата сортов риса с разными функциональными свойствами.

Материал и методика. Эксперименты проводили в вегетационном опыте в бетонных коробах, площадью 3 м<sup>2</sup>, на 4 фонах минерального питания (N<sub>0</sub>P<sub>0</sub>K<sub>0</sub>; N<sub>12</sub>P<sub>6</sub>K<sub>6</sub>; N<sub>24</sub>P<sub>12</sub>K<sub>12</sub> и N<sub>36</sub>P<sub>18</sub>K<sub>18</sub> г д.в./м<sup>2</sup>). В качестве объектов исследования использовали два сорта риса разновидности *Oryza sativa* L. ssp. *italica*: Лиман и Рапан, различающиеся по продуктивности и отзывчивости на уровень минерального питания. В фазу цветения отбирали растения для определения площади листьев, удельной поверхностной плотности листа (УППЛ, или сухая масса единицы площади листа), надземной биомассы. В фазе полной спелости анализировали биологический и хозяйственный урожай. Для анализа мезоструктуры (Мокроносов, 1981) в фазу цветения из средней части предфлаговых листьев 10 растений сбоку от центральной жилки вырезали диски диаметром 6 мм с последующей фиксацией в 3,5% глутаровом альдегиде в фосфатном буфере (pH 7,4). Толщину листа определяли на поперечных срезах. Число и размеры клеток определяли на мацерированном материале с помощью аппаратно-программного комплекса SIMAGIS MesoPlant (“СИАМС”, Россия).

Результаты. Растения сорта Рапан на изученных фонах минерального питания формировали более крупные листья, большую общую листовую поверхность и надземную биомассу (табл. 1). В противоположность однонаправленному увеличению общей биомассы и площади листьев при увеличении уровня минерального питания, урожайность зерна у обоих сортов риса была максимальной на среднем фоне – N<sub>24</sub>P<sub>12</sub>K<sub>12</sub>. При этом внесение возрастающих доз минеральных удобрений увеличивало массу зерна в большей степени у сорта Рапан, отличающегося повышенной потенциальной продуктивностью (табл. 1). Одной из причин высокой урожайности Рапана является то, что растения этого сорта формируя меньше побегов, но более продуктивных, эффективнее расходуют продукты фотосинтеза. В то время как сорту Лиман меньшую продуктивность метелки приходится компенсировать формированием большего числа побегов, что в конечном итоге приводит к снижению K<sub>хоз</sub>.

Таблица 1

**Показатели продуктивности сортов риса в зависимости от обеспеченности элементами минерального питания. КПК – коэффициент продуктивного кущения (среднее число продуктивных побегов на растение). K<sub>хоз</sub> – коэффициент хозяйственной эффективности фотосинтеза (доля хозяйственного урожая в общем биологическом урожае сухой массы). НСР<sub>05</sub> – наименьшая существенная разность при 5 % уровне значимости. \* Измерения произведены в фазу цветения**

Сорт	Вариант	КПК	Площадь листьев побега, см <sup>2</sup> *	Надземная биомасса, г/м <sup>2</sup> *	Масса зерна с побега, г	Урожайность, г/м <sup>2</sup>	K <sub>хоз</sub> .
Лиман	N <sub>0</sub> P <sub>0</sub> K <sub>0</sub>	1,0	–	543	1,82	545	55,4
	N <sub>12</sub> P <sub>6</sub> K <sub>6</sub>	1,6	64,6	844	1,65	793	49,9
	N <sub>24</sub> P <sub>12</sub> K <sub>12</sub>	2,4	85,4	1238	1,39	1002	43,0
	N <sub>36</sub> P <sub>18</sub> K <sub>18</sub>	2,6	94,5	1280	1,06	823	36,9
Рапан	N <sub>0</sub> P <sub>0</sub> K <sub>0</sub>	1,0	–	882	1,82	545	53,4
	N <sub>12</sub> P <sub>6</sub> K <sub>6</sub>	1,4	85,5	1023	2,09	878	49,0
	N <sub>24</sub> P <sub>12</sub> K <sub>12</sub>	2,0	106,7	1398	1,90	1139	47,6
	N <sub>36</sub> P <sub>18</sub> K <sub>18</sub>	2,2	109,1	1595	1,68	1112	42,4
НСР <sub>05</sub> вар.		0,16		22,20	0,11	70,0	

В отличие от показателей биомассы и урожайности, изменявшихся у обоих сортов идентично, изменения мезоструктуры фотосинтетического аппарата при смене уровня минерального питания были разными (табл. 2). Толщина листа с повышением уровня питания у сорта Рапан увеличивалась, а у Лимана, напротив, была максимальной на неудобренном фоне и при увеличении нормы удобрений практически не изменялась. Структурная организация фотосинтетических тканей у сорта Лиман оставалась постоянной при разной обеспеченности растений питательными веществами. Число клеток, их размеры и общая площадь поверхности также не изменялись.

Таблица 2

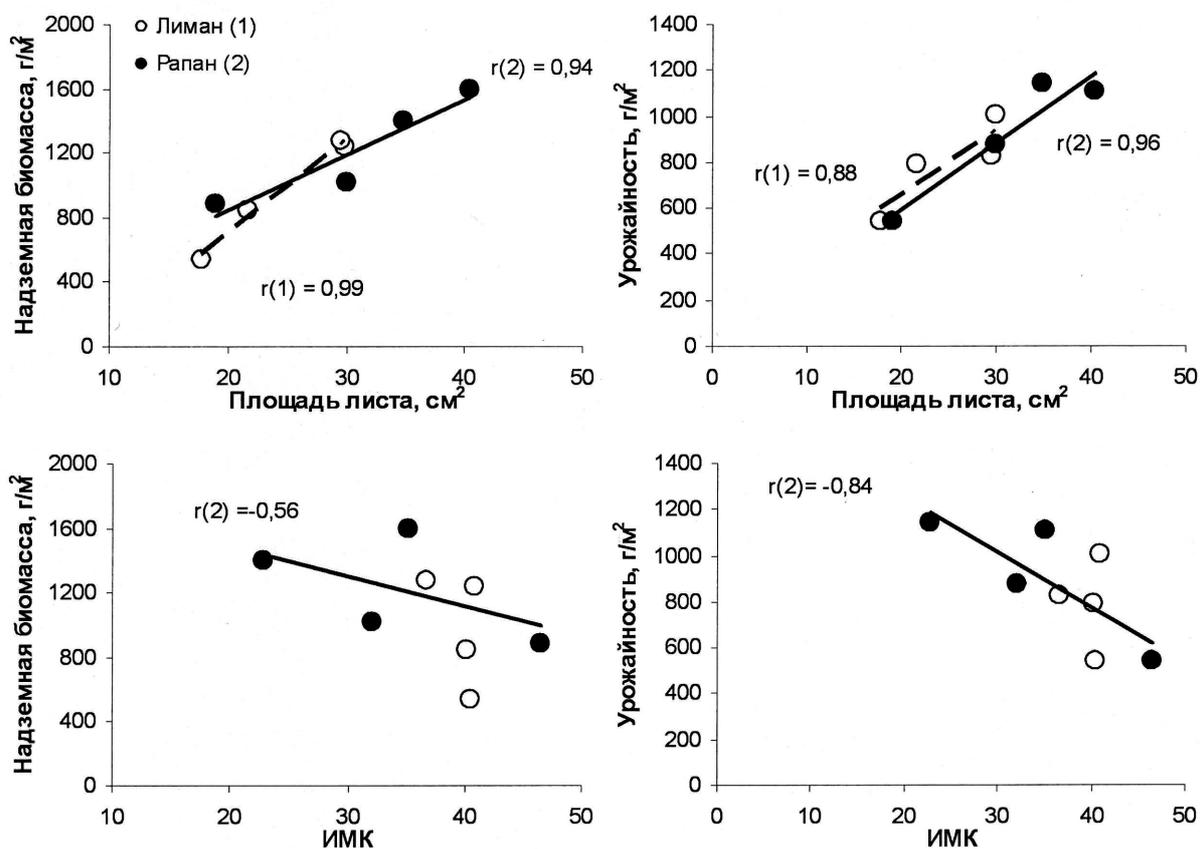
**Мезоструктура фотосинтетического аппарата сортов риса в зависимости от условий минерального питания. УППЛ – удельная поверхностная плотность листа (сухая масса единицы площади листа), ИМК – индекс мембран клеток (суммарная поверхность клеток мезофилла в расчете на единицу площади листа)**

Сорт	Вариант	Площадь листа, см <sup>2</sup>	Толщина листа, мкм	УППЛ, мг/дм <sup>2</sup>	Объем клетки, тыс. мкм <sup>3</sup>	Число клеток, млн./см <sup>2</sup>	ИМК
Лиман	N <sub>0</sub> P <sub>0</sub> K <sub>0</sub>	17,8	98	597	1,2	4,6	40,5
	N <sub>12</sub> P <sub>6</sub> K <sub>6</sub>	21,8	84	730	1,3	4,6	40,2
	N <sub>24</sub> P <sub>12</sub> K <sub>12</sub>	29,9	84	616	1,3	4,5	40,9
	N <sub>36</sub> P <sub>18</sub> K <sub>18</sub>	29,5	85	577	1,1	4,6	36,7
Рапан	N <sub>0</sub> P <sub>0</sub> K <sub>0</sub>	19,1	88	679	1,1	5,8	46,6
	N <sub>12</sub> P <sub>6</sub> K <sub>6</sub>	30,1	91	678	1,0	4,2	32,2
	N <sub>24</sub> P <sub>12</sub> K <sub>12</sub>	34,9	91	603	0,6	4,0	22,9
	N <sub>36</sub> P <sub>18</sub> K <sub>18</sub>	40,5	95	596	0,7	5,6	35,2

У сорта Рапан значения признаков, характеризующие внутреннюю структуру листа, значительно варьировали по фонам питания. Анализ показал, что растения всех 4 вариантов достоверно различались между собой. При этом максимальные отличия выявлены по основным параметрам, определяющим структурную организацию фотосинтетических тканей листа, – числу и размерам клеток мезофилла. В оптимальных условиях минерального питания ( $N_{24}P_{12}K_{12}$ ), где прирост сухой биомассы и урожайность были максимальными, у растений сорта Рапан число и размеры клеток значительно уменьшались, что приводило к резкому сокращению внутрелистовой ассимиляционной поверхности (ИМК).

Поскольку величина общей поверхности мезофилла ограничивает поступление  $CO_2$  в клетки, то у сорта Рапан оптимизация питания вызывает снижение потенциальной интенсивности фотосинтеза. Таким образом, основным механизмом повышения продуктивности у растений сорта Рапан являлось значительное увеличение листовой поверхности за счет функциональной разгрузки единицы площади листа (рис.).

У сорта Лиман показатели мезоструктуры (размеры и число клеток, ИМК) были стабильны, и прирост биомассы и урожайности при улучшении условий минерального питания происходил за счет увеличения общей площади листовой поверхности без изменения фотосинтетической способности единицы площади листа (рис.). У Рапана снижение функциональной активности единицы площади листа привело к тому, что на оптимальном ( $N_{24}P_{12}K_{12}$ ) фоне при большей на 25% площади листьев, биомасса и урожайность по отношению к сорту Лиман возросли лишь на 13% (табл.1, рис.).



Литература

- Бурундукова О.Л., Пьянков В.И., Журавлев Ю.Н., Холупенко И.П., Горбач В.М. Структура ассимиляционного аппарата сортов риса экстенсивного и интенсивного типов в условиях Приморья // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1993. Т.149. С. 26–32.
- Быков О.Д., Зеленский М.И. О возможности селекционного улучшения фотосинтетических признаков сельскохозяйственных растений // Физиология фотосинтеза. М., 1982. С.294–309.
- Кумаков В.А. Фотосинтетическая деятельность растений в аспекте селекции. В кн. Физиология фотосинтеза. М., 1982. С. 283–293.
- Мокроносков А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М., 1981. 196 с.
- Cook M.G., Evans L.T. Nutrient responses of seedlings of wild and cultivated *Oryza* species // Field crops research. 1983. Vol. 6. P. 205–218.
- Duan Y.H., Zhang Y.L., Ye L.T., Fan X.R., Xu G.H., Shen Q.R. Responses of rice cultivars with different nitrogen use efficiency to partial nitrate nutrition // Annals of Botany. 2007. Vol. 99 (6). P. 1153–1160.
- Laza R., Bergman B., Vergara B. S. Cultivar differences in growth and chloroplast ultrastructure in rice as affected by nitrogen // Journal of Experimental Botany. 1993. Vol. 44. N. 11. P. 1643–1648
- Mae T. Physiological nitrogen efficiency in rice: nitrogen utilization, photosynthesis and yield potential // Plant and Soil. 1997. Vol. 196. P. 201–210.
- Makino A., Mae T., Ohira K. Differences between wheat and rice in the enzymic properties of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and the relationship to photosynthetic gas exchange // Planta. 1988. Vol.174. P.30–38.
- Takano Y., Tsunoda S. Curvilinear regression of leaf photosynthetic rate on leaf nitrogen content among strains of *Oryza* species // Japan. J. Breed. 1971. Vol. 21. P. 69–76.
- Tsunoda S. Adjustment of photosynthetic structures in three steps of rice evolution // Biology of Ric. Tokyo. 1984. P. 89–116.

**КСЕРОМОРФНАЯ СТРУКТУРА ЛИСТЬЕВ КАК МАРКЕРНЫЙ ПОКАЗАТЕЛЬ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЯ**

**Мелещенко С. Н., Канаш Е.В., Радченко С. С.**

*Санкт-Петербург, Агрофизический НИИ Россельхозакадемии*

Способность всех растительных клеток (в том числе и корневых) активно поглощать растворённые вещества вопреки градиенту их концентрации уменьшается при снижении водного потенциала (ВП) наружной среды. Поэтому при понижении ВП корнеобитаемой среды в коре корня должна снижаться не только интенсивность активного транспорта, но и интенсивность разгрузки ассимилятов из центрального цилиндра в кору. Иными словами, нижний двигатель водного тока в растении при понижении ВП почвы может перестать работать, и тогда «рабочим» остаётся только верхний двигатель, который «в одиночку» не может обеспечить нормальное водоснабжение растения. Падение водосодержания растительной ткани может наступить и без понижения ВП почвы, например, при «атмосферной засухе» – увеличении дефицита парциального давления водяных паров в воздухе  $d = p_0 - p_a$ , где  $p_0$  - парциальное давление равновесного пара над испаряющим листом,  $p_a$  - парциальное давление пара в пограничном (прилистном) слое воздуха.

Атмосферная засуха связана с увеличением движущей силы «верхнего двигателя», т.е. – с увеличением скорости восходящих ксилемных потоков в растении. Под укореившимся термином «засуха» следует понимать снижение ВП надземной части транспирирующего растения в результате либо уменьшения капиллярной составляющей ВП почвы, либо – в результате увеличения, градиента парциального давления водяных паров, направленного от атмосферы к устьичным полостям листьев; либо того и другого одновременно.

Упрощённое уравнение связи ВП надземной части растения  $\Psi_{HЧ}$  с ВП корня  $\Psi_K$  было выведено нами в недавней работе [1]:

$$\Psi_{HЧ} = \Psi_K - \frac{R_K N n r_K}{a} \frac{\rho_{нар}}{\rho_B} (p_0 - p_y) \quad (1), \text{ где } \Psi_{HЧ} - \text{ВП надземной части растения, } \Psi_K - \text{ВП корневой системы,}$$

$R_K$  – интегральное гидравлическое сопротивление корня,  $\rho_{нар,В}$  – плотности водяных паров и воды,  $p_{0,y}$  – парциальные давления водяных паров насыщенных и в устьичной полости, соответственно,  $N, n$  – число испаряющих устьиц в растении и среднее число испаряющих капилляров выстилающих одну устьичную полость,  $a$  – размерный коэффициент пропорциональности,  $r_K$  – средний эффективный радиус одного испаряющего капилляра.

Уравнение (1) показывает, что  $\Psi_{HЧ}$  является линейной возрастающей функцией  $p_y$ . Помимо (1) нами в работе [1] также выведена важная нелинейная зависимость  $p_y = \frac{n r_K p_0 + S_y p_a}{S_y + n r_K}$  (2), где  $S_y$  – средняя апертура устьичной щели.

Для понимания функционального механизма «засухоустойчивости» растения мы построили на рис. 1 согласно уравнению (2) две нелинейные убывающие функции  $p_y = f(S_y)$  при  $r_k = r_{k1}$  и при  $r_k = r_{k2}$ , где  $r_{k1} > r_{k2}$ . Если целлюлозные фибриллы апопласта растения 2 имеют более «плотную» структуру, нежели 1, то и жёсткость клеточных стенок в растении 2 должна быть выше, чем в растении 1. Тогда не только диапазон изменений  $S_y$ , но и сами величины  $S_y$  в листьях растения 2 должны быть ниже, чем в растении 1.

Здесь уместно вспомнить, что физиологами растений ещё в 19-м веке были отмечены факты, свидетельствующие о том, что у листьев растений, растущих при пониженном ВП почвы, стимулируется развитие ксероморфной структуры, характеризующейся относительно малым размером клеток и устьиц (при их большей густоте на единице поверхности листа), а также – большей жёсткостью клеточных стенок. В российской литературе данная закономерность получила специальное название «закон Заленского» [2]. Как видно из рис.1, у ксероморфного растения 2 с более крутой зависимостью  $p_y = f(S_y)$  при уменьшении маленьких апертур устьиц ( $S_2 \rightarrow S_2^*$ ) происходит значительное увеличение  $\Delta p_{y2}$  и, следовательно, согласно уравнению (1)  $\Psi_{H,q}$  уменьшается по сравнению с  $\Psi_k$  незначительно. У мезоморфного же растения 1 при значительном уменьшении больших апертур устьиц ( $S_1 \rightarrow S_1^*$ ) происходит весьма незначительное увеличение  $\Delta p_{y1}$  и, следовательно, при значительном падении  $\Psi_k$  величина  $\Psi_{H,q}$  снижается так же значительно, как и  $\Psi_k$ . В нашем случае, растение 1 явно оказывается незасухоустойчивым, в то время как растение 2 по сравнению с растением 1 должно быть засухоустойчивым

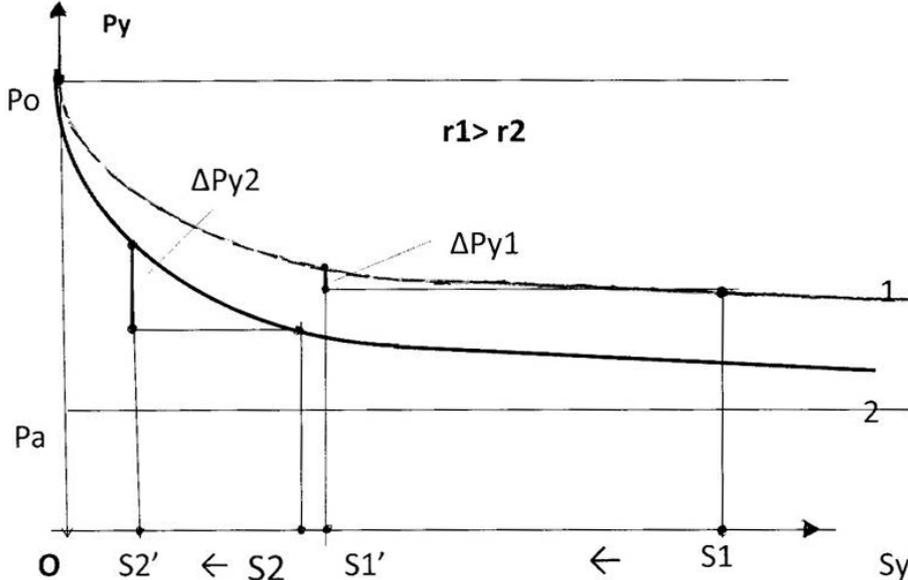


Рис. 1. Зависимость давления пара в устьичных полостях листьев от апертуры в мезоморфном (1) и ксероморфном (2) листьях

Не углубляясь в теорию оболочек можно показать, что даже *не будучи утолщёнными*, стенки малых клеток приобретают повышенную жёсткость. Рассмотрим фрагменты клеточных стенок как элементы упругих оболочек, окружающих замкнутые сферические объёмы жидкого (вакуолярного) раствора (рис.2), а именно: объём малого радиуса и большого. При воздействии на стенку изнутри осмотического давления в упругой стенке возникают тангенциальные напряжения  $P_{нат}$ , равнодействующая которых  $T$  является тургорным давлением клеточной оболочки. Как видно из рисунка 2, при малых радиусах сферического объёма векторы  $P_{нат}$  направлены друг относительно друга под менее тупыми углами, чем при больших радиусах. Поэтому для создания одинакового тургорного давления  $T$  при малом радиусе клетки осмотическим силам требуется создать меньшее натяжение стенок  $P_{нат}$  и меньшую их деформацию, чем в клетке большого радиуса. Та же из двух конструкций, в которой данная приложенная сила (осмос) создаёт меньшую деформацию (оболочки), является более жёсткой. Иными словами, сферический апопласт, окружающий симпласт клетки малого радиуса, согласно физическим законам является жёсткой «сеткой» с мало растянутыми «ячейками». Этот апопласт при заполнении

раствором испаряющих капилляров малых радиусов, ко всему прочему приобретает большую «сосущую силу», нежели апопласт, окружающий клетки большого радиуса.

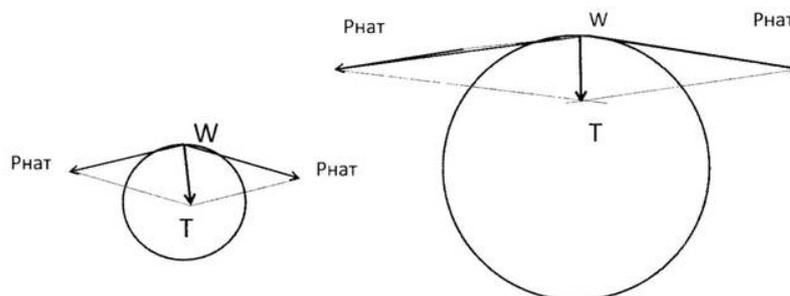


Рис. 2. Схемы растягивающих напряжений в сферических оболочках большого и малого радиусов

Вышеизложенный механизм засухоустойчивости дал нам возможность предположить, что листья засухоустойчивых растений должны отличаться не только механическими, но и оптическими свойствами. Поэтому нами были проведены сравнительные исследования чувствительности к повреждающему действию УФ-В радиации двух сортов ячменя, различающихся по жёсткости листьев: «Фукумуги» (жёсткие листья) и «Белгородский» (эластичные листья). Различия по жёсткости были нами диагностированы по методологии фитомониторинга путём непрерывной круглосуточной регистрации изменений толщин флаговых листьев трёхнедельных растений. Особое внимание уделялось кинетике переходных процессов утром и вечером: «ночь – день» и «день – ночь». Растения выращивались в одном сосуде при одинаковой освещённости листьев натриевыми лампами и при одинаковой оптимальной увлажнённости почвенного субстрата и имели одинаковую толщину листовых пластинок (порядка 200мк). Так что «перепады» переходных процессов должны были определяться только степенью ксероморфности листьев (рис. 3). Видно, что сорт «Фукумуги», обладая более ксероморфной структурой, (т. е. симпласт листовых пластинок здесь защищён более «мелкоячеистым» апопластом) и должен обладать большей устойчивостью к УФ-В радиации. Так оно и оказалось в действительности (рис. 4). Очевидно, в симпласте ксероморфных листьев реакционные центры фотосистемы II обеспечиваются лучшей апопластной защитой, чем в симпласте мезоморфных листьев [3].

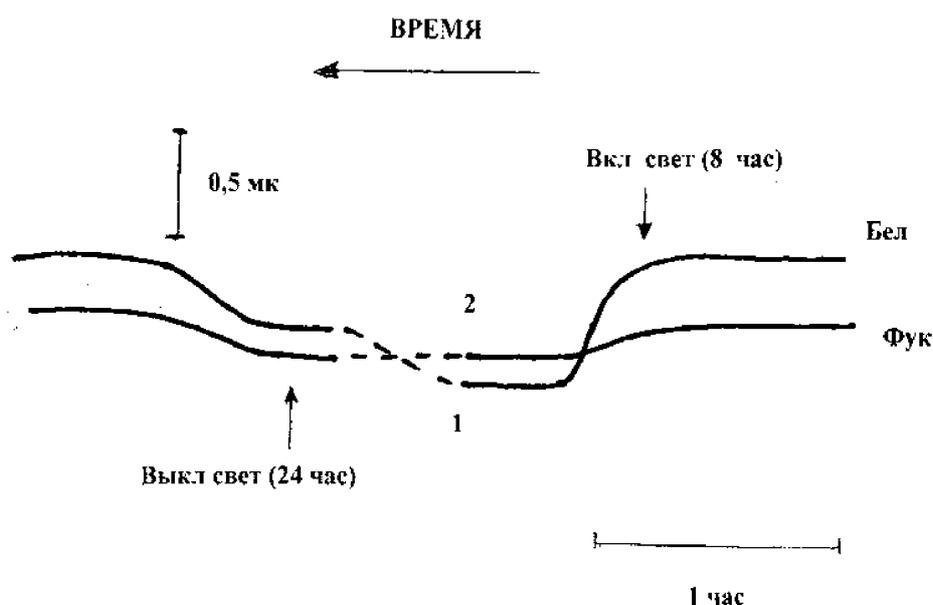


Рис. 3. Утренние и вечерние переходные процессы по толщине листья ячменя сортов «Белгородский» и «Фукумуги» в ответ на ступенчатое изменение их освещённости

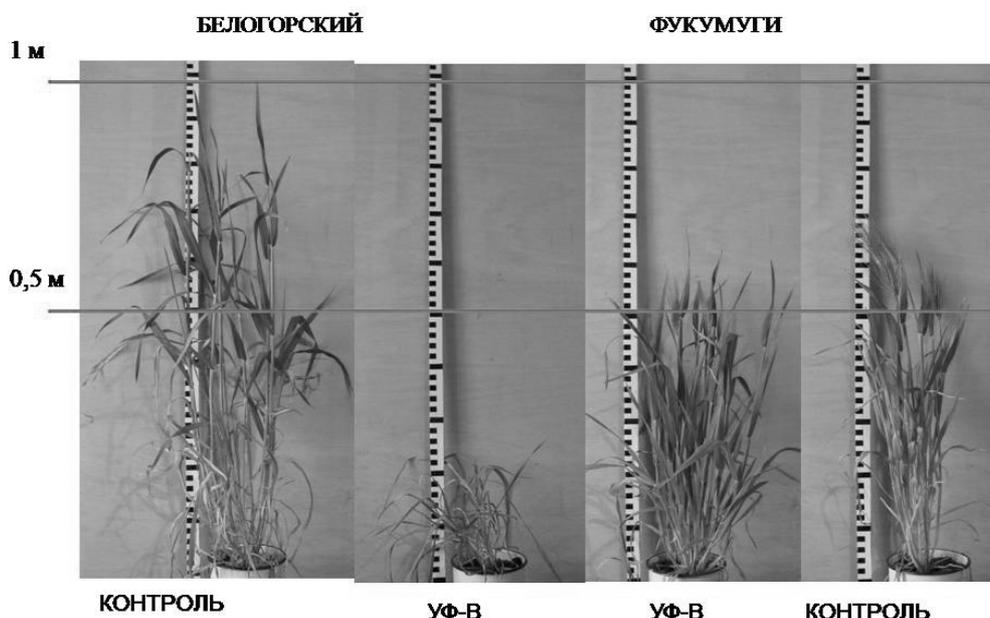


Рис. 4. Внешний вид растений ячменя, выращиваемых в оптимальных условиях и при постоянном УФ-В облучении

Степень защищённости симпласта листа мы также можем косвенно оценить и по таким оптическим параметрам листа как коэффициент отражения низкочастотной (ближней инфракрасной) радиации (КОР) поверхностью листа. Оказалось, что листья ксероморфных растений (розы) при незначительном подвядании увеличивают КОР в несколько раз, в то время как у мезоморфных растений (томат) КОР увеличивается всего лишь на единицы процентов [4]. Известно, что большое отражение волн любой частоты от поверхности тела свидетельствует об их малом поглощении телом. Всё это очевидно создаёт повышенную устойчивость ксероморфных листьев к радиации широкого диапазона частот. Таким образом, ксероморфную структуру листьев на сегодняшний день можно считать надёжным маркерным показателем устойчивости растения как к засухе, так и к УФ радиации.

#### Литература

1. Мелешенко С.Н., Радченко С. С. Структурно- функциональная организация засухоустойчивости растений // Регулируемая агроэкологическая система в растениеводстве и экофизиологии. СПб., 2007. С. 271–288.
2. Заленский В.Р. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений // Известия Киевского политехнического института. 1904. Т.4. №1.
3. Канаиш Е.В., Савин В.Н. Действие УФ радиации экологического диапазона в зависимости от температуры и водообеспеченности растений // Управление продукционным процессом растений в регулируемых условиях: Сб. научн. трудов. АФИ СПб. АФИ 1996. С. 150–153
4. Радченко С. С, Лискер И.С., Радченко Н. С. О связи оводнённости листьев растений с их отражательной способностью в ближнем инфракрасном спектре излучения // Регулируемая агроэкологическая система в растениеводстве и экофизиологии. СПб., 2007. С.300–310.

### РОЛЬ ВОССТАНАВЛИВАЮЩЕГО ДИСАХАРИДА РУТИНОЗЫ В ТРАНСПОРТЕ АССИМИЛЯТОВ У СЕМ. DATISCEAE

Мельникова А.Н.<sup>1</sup>, Мамушина Н.С.<sup>1</sup>, Зубкова Е.К.<sup>1</sup>, Баташев Д.Р.<sup>1</sup>, Войцеховская О.В.<sup>1</sup>, Pawlowski K.<sup>2</sup>, Гамалей Ю.В.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

<sup>2</sup>Stockholm, Stockholms universitet, Sweden

К настоящему времени в растениях обнаружено сравнительно небольшое число свободных дисахаридов. Сахароза является универсальным дисахаридом, который в значительных количествах присутствует у всех изученных видов растений. Трегалоза, а также моногликозиды многоатомных спиртов, обнаруживаются

в растениях в низких концентрациях. Другие найденные в растениях дисахариды, как правило, представляют собой промежуточные продукты деградации сложных полисахаридов. Например, мальтоза появляется в результате гидролиза крахмала, а мелибиоза при деградации олигосахаридов раффинозного ряда (Avigad, 1982). Большая часть ассимилированного в процессе фотосинтеза углерода поступает в биосинтез сахарозы, которая представляет собой универсальную транспортную форму углерода у растений (Zimmermann and Ziegler, 1975; Giaquinta, 1983). Согласно общепринятой точке зрения, одним из свойств, делающих молекулу сахарозы пригодной для дальнего транспорта, является ее химическая инертность (сахароза – нередуцирующий сахар). У некоторых растений, кроме сахарозы, по флоэме транспортируются и другие углеводы. Это, как правило, сахароспирты (сорбитол, маннитол, дульцитол, мио-инозитол, волемитол) и олигосахариды-производные сахарозы, такие как олигосахариды раффинозного ряда (раффиноза, стахиоза, вербаскоза и др.) и фруктаны (Zimmermann and Ziegler, 1975; Häfliger et al., 1999; Wang and Nobel, 1998).

Исследования углеводного метаболизма у *Datisca glomerata* (C. Presl) Baill. (Datisceae) показали, что в органах этого растения накапливаются два необычных дисахариды: рутиноза (альфа-L-рамнопиранозид-(1→6)-D-глюкоза) и метилрутиноза (альфа-L-рамнопиранозид-(1→6)-1-O-альфа-D-метилглюкоза) (Schubert, 2002). Рутиноза в растительном мире довольно распространена в составе гликозидной части рутина, но как свободный дисахарид впервые была обнаружена у *D. glomerata*, а метилрутинозу ранее в растениях не обнаруживали. Семейство Datisceae включает в себя один род *Datisca*, и два вида – *D. glomerata* и *D. cannabina*. Оказалось, что *D. cannabina* также содержит свободный дисахарид рутинозу (Schubert, 2002). Таким образом, в сем. Datisceae углеводный метаболизм включает необычные дисахариды. Мы исследовали возможную роль этих углеводов в транспорте ассимилятов у вида *D. glomerata*. С этой целью был изучен состав сахаров в экссудатах черешков листа и в апопласте листьев *D. glomerata*. Одновременно было исследовано строение терминальной флоэмы *D. glomerata* методом ТЭМ, поскольку данные о структурной организации терминальной флоэмы предоставляют информацию о возможных путях загрузки флоэмы ассимилятами, симпластному и/или апопластному (Гамалей, 1990, 2004).

Данные показали, что как в экссудатах черешков листьев, так и в апопласте листьев присутствуют рутиноза и сахароза. Исследования структуры клеток-спутников флоэмных окончаний листа позволили установить, что по организации терминальной флоэмы *D. glomerata* относится к примитивному апопластному типу, т.е. сахара у этого растения могут загружаться во флоэму главным образом из апопласта с помощью мембранных транспортеров. Таким образом, не исключено, что часть ассимилированного углерода у *D. glomerata* транспортируется по флоэме в виде рутинозы. Это было бы довольно необычным явлением, поскольку рутиноза – восстанавливающий дисахарид, а по флоэме транспортируются нередуцирующие сахара. Для того, чтобы определить, участвует ли рутиноза в транспорте ассимилятов у *D. glomerata*, было изучено распределение  $^{14}\text{C}$  между различными углеводами в листьях и черешках после экспозиции растений в атмосфере  $^{14}\text{CO}_2$  в динамике, т.е. в интервалы от 0 до 24 часов после экспозиции. Для этого нами была отработана методика тонкослойной хроматографии и радиохимического анализа применительно к составу сахаров у *D. glomerata*. В докладе будут представлены результаты данного исследования.

#### Литература

- Гамалей Ю.В. Флоэма листа: Наука, 1990. Ленинград  
 Гамалей Ю.В. Транспортная система сосудистых растений. Изд-во Санкт-Петербургского Университета, 2004. Санкт-Петербург.  
 Avigad G. Sucrose and other disaccharides. // In FA Loewus, W Tanner, eds, Plant Carbohydrates I Intracellular Carbohydrates. Encyclopedia of Plant Physiology 1982. Vol. 13A. Springer Verlag, Berlin, P. 217–347  
 Giaquinta R.T. Phloem loading of sucrose. // Ann Rev Plant Physiol. 1983. Vol. 34. P.347–387  
 Häfliger B., Kindhauser E., Keller F. Metabolism of D-glycero-D-manno-heptitol, volemitol, in Polyanthus. Discovery of a novel ketose reductase. // Plant Physiol. 1999. Vol. 119. P. 191–198.  
 Wang N., Nobel P.S. Phloem transport of fructans in the Crassulacean Acid metabolism species *Agave deserti*. // Plant Physiol. 1998. Vol. 116. P. 709–714  
 Zimmermann MH, Ziegler H (1975) Transport in plants. I. – Phloem transport. Appendix III: list of sugars and sugar alcohols in sieve-tube exudates. In MH Zimmermann, JA Milburn, eds, Encyclopedia of Plant Physiology – new series, Vol. 1. Springer-Verlag, Heidelberg, pp 480–503  
 Schubert M. Carbon partitioning in nitrogen-fixing root nodules. 2002. Goettingen. 149P.

## ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ И АВТОТРОФНОЕ ДЫХАНИЕ ДУБОВОГО ДРЕВОСТОЯ В РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ ВОДООБЕСПЕЧЕННОСТИ

Молчанов А.Г.

Успенское, Московской обл., Институт лесоведения РАН

При оценке круговорота  $\text{CO}_2$  в лесонасаждении наряду с определением фотосинтетической продуктивности (GPP) учитывается дыхание автотрофов (Ra) Под действием различных климатических факторов дыха-

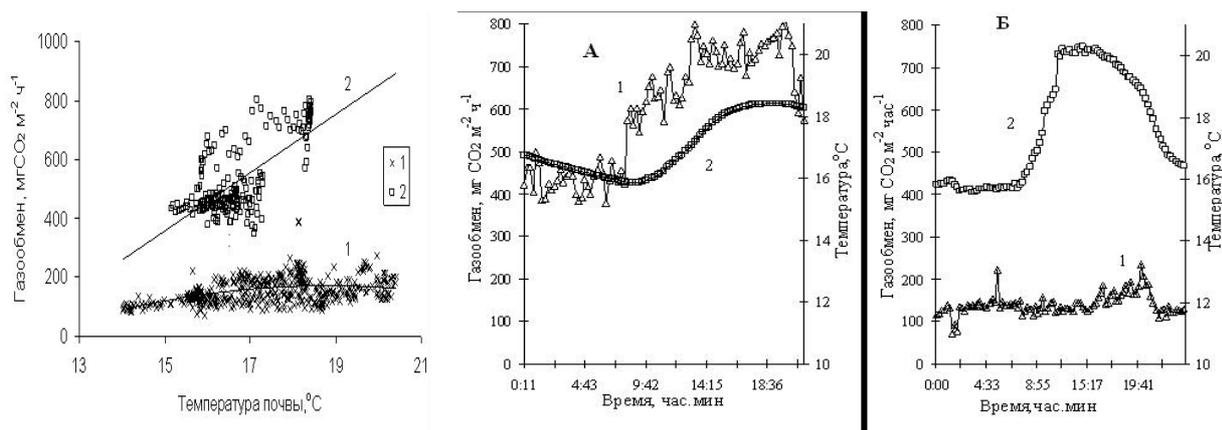
ние автотрофов, также как и фотосинтетическая продуктивность значительно изменяется. В зависимости от изменения соотношения этих показателей определяется величина нетто-продуктивности.

Соотношение фотосинтеза и дыхания у растений имеет фактически такой же коэффициент, как и NPP и GPP. Так Т.К.Головко (1983, 1985) пришла к выводу, что соотношение фотосинтеза и дыхания у растений варьирует в широких пределах и чаще всего встречаются величины равные 30–60%. В стрессовых условиях это соотношение значительно изменяется, так как при неблагоприятных условиях фотосинтетическая функция растений подавляется сильнее, чем дыхание. Вопрос о соотношении NPP и GPP все еще окончательно не решен и требует дополнительных исследований. Кроме того, практически нет исследований, как это соотношение изменяется в зависимости от окружающих факторов и водообеспеченности.

Исследования проводились в дубраве в южной лесостепи Воронежской обл.

Определение фотосинтеза и дыхания проводилась с помощью инфракрасных газоанализаторов ГИП-10 и «Кедр» (Москва). Для регистрации показаний газообмена, температуры и влажности воздуха и солнечной радиации использовали электронный регистратор (logger EMS, Чехия, Брно) с дальнейшей записью на ЭВМ (Молчанов, 2005, 2007). Интенсивность дыхания корней определяли без извлечения их из почвы: одна из камер для измерения газообмена устанавливалась на поверхности ненарушенной почвы, содержащей корни растений, а вторая служила для измерения газообмена почвы, не содержащей корней (корни из почвы были ранее удалены). Дыхание корней определялась как разность показаний газообмена в двух камерах. Этот метод дает возможность расчета интенсивности дыхания корней сразу на единицу поверхности почвы. Определение GPP проводилась по зависимости коэффициента использования поглощенной солнечной радиации облиственными побегами на фотосинтез от условий окружающей среды и поглощенной солнечной радиации пологом конкретного исследуемого древостоя (Молчанов 1983, 2005, 2007)

Совместное влияние температуры и водообеспеченности неравнозначно влияют на интенсивность дыхания разных фракций фитоценоза. Так, при оптимальной влажности, когда предрастворное давление воды листа (ПДВЛ) составляет  $-0,9$  МПа, дыхание корней с увеличением температуры почвы на  $5^\circ$  увеличивается почти в два раза, а когда ПДВЛ становится критическим ( $-2,1$  МПа) при изменении температуры почвы с  $10$  до  $22^\circ\text{C}$  дыхание корней практически не изменилось (рис. 1). С увеличением недостатка влаги дыхание корней снижается. Суточный ход дыхания корней (рис. 2) в разных условиях недостатка влаги также различается. В условиях недостатка влаги, когда ПДВЛ =  $-2,1$  МПа, дыхание корней в течение суток практически не изменялось и по абсолютным значениям было небольшим ( $150 \text{ мг CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ ). В более благоприятных условиях водообеспечения, ПДВЛ =  $-0,7$  МПа дыхание корней с изменением температуры почвы с  $16$  до  $18,5^\circ$  увеличилось с  $450$  до  $750 \text{ мг CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ . Ночное дыхание облиственных побегов с увеличением недостатка влаги снижается. Зависимость дыхания от температуры в разных условиях водообеспеченности имеет примерно одинаковый характер. При увеличении температуры воздуха абсолютные величины становятся одинаковыми в обоих условиях водообеспечения, однако разброс данных значителен (рис 3).



**Рис 1.** Дыхание корней в зависимости от температуры при ПДВЛ: (1) =  $-2,1$  МПа и (2) =  $-0,7$  МПа (рис слева)

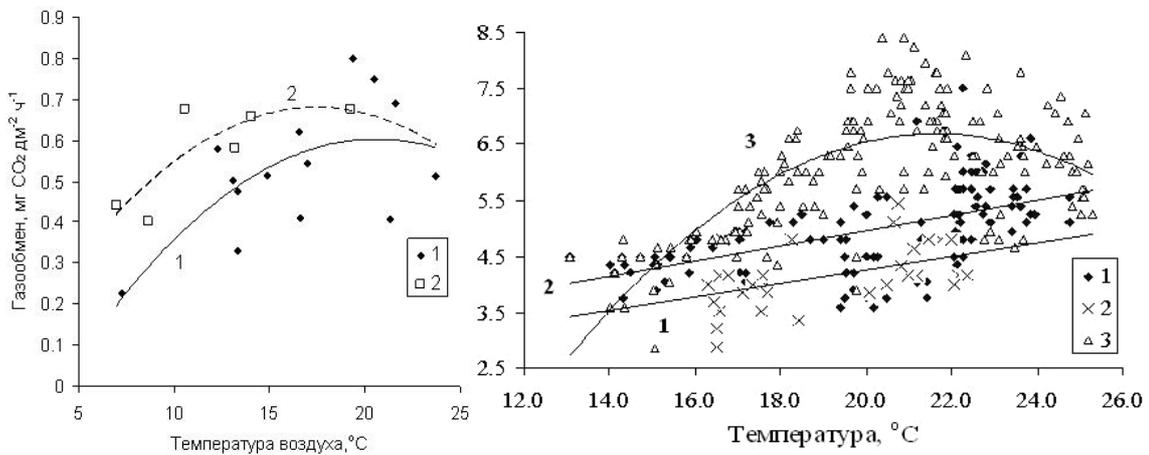
**Рис 2.** Суточный ход дыхания корней (1) и температуры почвы (2) при ПДВЛ =  $-0,7$  МПа (А) и при ПДВЛ =  $-2,1$  МПа (Б) (справа два рис).

Дыхание ствола с увеличением недостатка влаги в интервале с  $-1,1$  до  $-1,4$  МПа сначала увеличивается, а затем с дальнейшим увеличением до  $-2,1$  МПа снижается, однако различия мало достоверны (рис.4). Также как у корней, суточные изменения дыхания ствола наблюдаются только в более благоприятных условиях водообеспече-

ния (ПДВЛ = -1,1 МПа), в условиях более сильного недостатка влаги (ПДВЛ = -1,8 МПа) нормального суточного хода не наблюдается. Таким образом, температурная зависимость эмиссии CO<sub>2</sub> с нефотосинтезирующих частей растений в разных условиях водообеспеченности неодинакова. Однако такие данные не показывают весь спектр изменения дыхания разных фракций древостоя в зависимости от температуры и водообеспеченности.

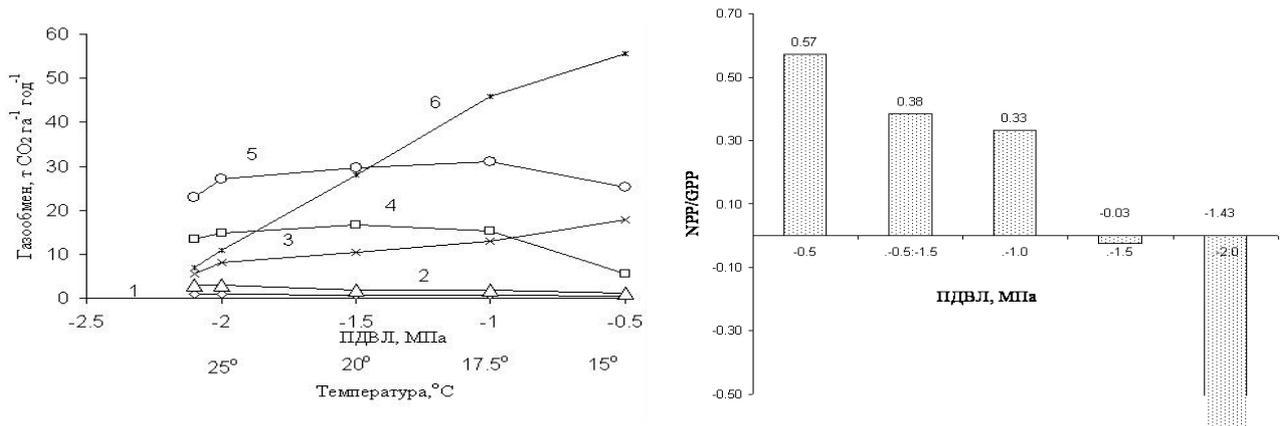
На основе полученных данных, нами были рассчитаны множественные нелинейные уравнения зависимости ночного газообмена облиственных побегов, ствола на высоте 1,3 м, скелетных ветвей и корней от окружающих факторов и водообеспеченности (табл.).

На рис. 5 представлены расчетные величины дыхания облиственных побегов, скелетных ветвей, корней, стволов, автотрофного дыхания всего древостоя и фотосинтетической продуктивности при увеличивающемся недостатке влаги (ПДВЛ) и температуры. С увеличением недостатка влаги до -1,0, -1,5 МПа эмиссия CO<sub>2</sub> с поверхности ствола увеличивается, дальнейшее увеличение недостатка влаги приводит к снижению эмиссии CO<sub>2</sub>. Такое снижение дыхания ствола, по-видимому, обусловлено снижением фотосинтеза в этих условиях. По нашим данным (Молчанов, 2005) при увеличении дефицита влаги (ПДВЛ с -1,5 до -2,0 МПа) интенсивность фотосинтеза снижается в 4 раза, а при увеличении ПДВЛ с -0,5 до -1,5 МПа менее чем в два раза.



**Рис 3.** Ночное дыхание облиственных побегов в зависимости от температуры при ПДВЛ: (1) = -1,4 : -1,8 МПа и (2) = -0,8 : -1,2 МПа (рис. слева)

**Рис. 4.** Зависимость дыхания ствола от температуры при ПДВЛ: (1) = -1,1 МПа и (2) = -2,1 МПа (рис. справа)



**Рис 5.** Расчетные данные дыхания облиственных побегов (1), скелетных ветвей (2), корней (3), стволов (4), автотрофного дыхания (5) и фотосинтетической продуктивности (6) при увеличивающемся недостатке влаги (ПДВЛ) и температуре (рис. слева).

**Рис.6.** Изменение соотношение NPP/GPP в зависимости от недостатка влагообеспеченности (ПДВЛ) (рис. справа).

Уравнения зависимости дыхания разных фракций дубового насаждения (y) от температуры (Тв – воздуха или Тп – почвы) ПДВЛ (МПа) или влажности (Вп – почвы или Вв – воздуха)

Фракция насаждения.	Уравнение зависимости от температуры и влажности	R <sup>2</sup>
Ночное дыхание облиственного побега.	$y = 0,04313 \times T_v + 0,01057 \times V_v + 0,01161 \times \text{МПа} - 0,8651$	0,69
Дыхание ствола на высоте 1,3м	$y = 9,205 \times 0,1 \text{МПа} - 3,35 \times 0,1 \text{МПа}^2 + 0,4005 \times T_p - 0,0058 T_p^2 - 6,693$	0,33
Дыхание ветви d=5см	$y = 0,00506 \times T_v^2 + 0,03475 \times V_v - 0,0352 \times \text{МПа} - 2,3787$	0,78
Дыхание корней	$y = 4,273 \times T_v + 37,74 \times V_p - 198,98$	0,80

Таким образом, gross-продуктивность с увеличением недостатка водообеспечения и увеличением температуры воздуха постепенно и стабильно снижается и при ПДВЛ = -1,5 МПа практически сравнивается с интенсивность дыхания всего древостоя. Дыхание древостоя выше фотосинтетической продуктивности на 0,7 т CO<sub>2</sub> га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>. В этих условиях нетто-продуктивность древостоя становится отрицательной, но пока отрицательные значения невелики и происходит трата запасных веществ прошлого года. При ПДВЛ = -2,1 МПа дыхание автотрофов древостоя в три раза превышает фотосинтетическую продуктивность. Думаю, что в таких условиях древостой должен погибнуть. В обычных условиях южной лесостепи, когда первая половина вегетационного периода по увлажнению оптимальна, а вторая засушливая (ПДВЛ = -0,5 МПа в первой половине и -1,5 МПа во второй половине лета) нетто-продуктивность по величине такая же, как и при небольшом недостатке влаги (ПДВЛ = -1,0).

Соотношение NPP/GPP при увеличении недостатка влаги и температуры уменьшается (рис. 6), а в условиях засухи, когда ПДВЛ ниже -1,5 МПа становится даже отрицательным, далее отрицательные значения NPP/GPP увеличиваются, т.е. в этих условиях происходит эмиссия CO<sub>2</sub> из древостоя.

Проведенная нами работа показала, что в оптимальных условиях произрастания соотношение NPP/GPP в древостое дуба составляет 0,57, что мало отличается от показателей литературных данных, приведенных Варингом с соавторами [Waring et al., 1998; Gifford, 2003] – 0,47±0,04. Однако, при увеличении недостатка водообеспеченности и увеличении температуры, этот показатель значительно изменяется, при этом величины дыхания разных фракций древостоя также не остаются постоянными.

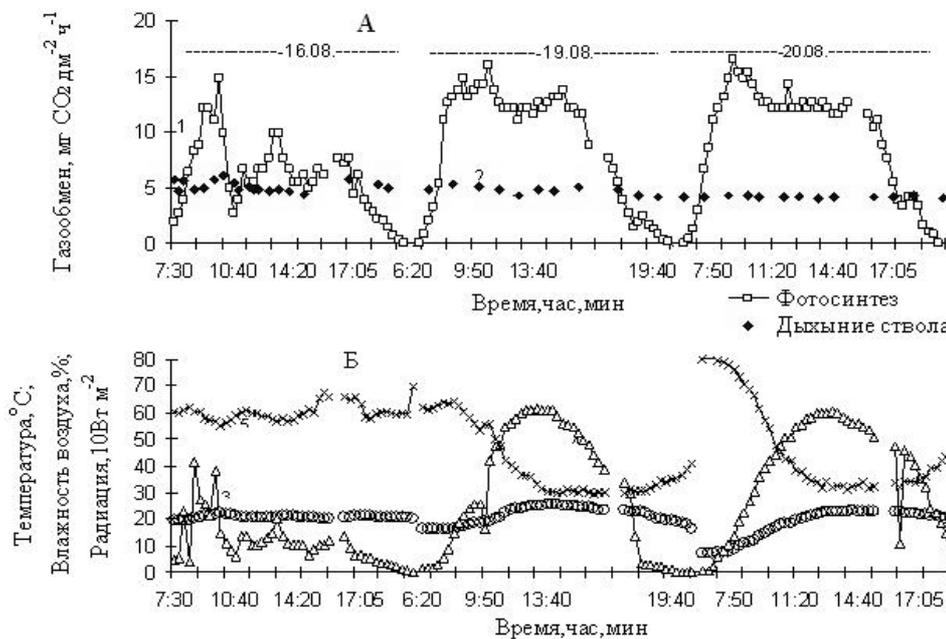


Рис. 7. Дневной ход фотосинтеза – 1, дыхания ствола – 2 (А); температуры – 3, солнечной радиации – 4 и влажности воздуха – 5, (Б) в пасмурный день 16,08 и в малооблачные дни 19,08 и 20,08.

Соотношение фотосинтеза и дыхания у растений имеет фактически такую же закономерность как и коэффициент NPP/GPP. Однако при одновременном непрерывном определении этих процессов непосредственной взаимосвязи фотосинтеза и дыхания ствола мы не наблюдали (рис. 7). Так в пасмурный день 16 08 2002 г при средней за день солнечной радиации около 100 Вт м<sup>-2</sup> интенсивность фотосинтеза была в среднем за день около 7 мг CO<sub>2</sub> дм<sup>-2</sup> ч<sup>-1</sup>, в этот же день интенсивность дыхания ствола составила в среднем за день

около 5 мг CO<sub>2</sub> дм<sup>-2</sup> ч<sup>-1</sup>. В малооблачные дни 19.08.2002 г и 20.08.2002 г при средней за день солнечной радиации около 550 Вт м<sup>-2</sup> и в таких же условиях водообеспеченности интенсивность фотосинтеза стала около 14 мг CO<sub>2</sub> дм<sup>-2</sup> ч<sup>-1</sup>, дыхание ствола же осталось практически на таком же уровне, около 5 мг CO<sub>2</sub> дм<sup>-2</sup> ч<sup>-1</sup>. Таким образом, непосредственной взаимосвязи дыхания ствола с интенсивностью фотосинтеза не наблюдается, а недостаток влаги действует на эти процессы по-разному.

Таким образом, соотношение NPP/GPP в разных условиях окружающей среды не остается постоянным, а изменяется в значительных пределах.

*Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 06-04-48888).*

*Литература*

Головкин Т. К. Система показателей в исследованиях роли дыхания в продукционном процессе // Физиология растений. 1985. Т. 32. Вып. 5. С. 1004—1013.

Молчанов А.Г. Экофизиологическое изучение продуктивности древостоев. М.: Наука, 1983. 136 с.

Молчанов А.Г. Фотосинтетическая продуктивность дубового древостоя в различных условиях водообеспеченности // Физиология растений, 2005. Т. 52. № 4. С. 522—531.

Молчанов А.Г. Баланс CO<sub>2</sub> в экосистемах сосняков и дубрав в разных лесорастительных зонах. – Тула: Гриф и К, 2007. – 284 с.

Waring R.H., Landsberg J.J. Williams M. Net primary production of forests: a constant fraction of gross primary production // Tree physiology. 1998. V.18. P.129–134.

Gifford R.M. Plant respiration in productivity models: conceptualisation, representation and issues for global terrestrial carbon cycle research // Functional plant biology. 2003. V. 30. P. 171–186.

**ОГРАНИЧЕНИЕ АРЕАЛА КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ  
ПОД ВЛИЯНИЕМ ПОЧВЕННО-КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ**

**Новицкая Л. Л.**

*Петрозаводск, Институт леса Карельского научного центра РАН*

Изучение механизма формирования структурных аномалий проводящих тканей древесных растений показало, что формирование узорчатой древесины по типу карельской березы (*Betula pendula* Roth var. *pendula*) происходит при условии притока в камбиальную зону избытка ассимилятов (Новицкая, 1997, 2000; Коровин и др., 2003; Novitskaya, Kushnir, 2006).

Индукция аномального роста и развития карельской березы происходит на фоне активизации функций роста и запасаения. Масштабы ростовых процессов указывают на то, что в данном случае активно задействован симпластный транспортный канал, т.е. экспорт сахаров из листьев происходит с участием плазмодесм. Известно влияние температуры на функциональное состояние плазмодесм, а также тесная взаимосвязь между экспортом сахаров, уровнем фотосинтеза и водным статусом клеток мезофилла (Гамалей, 1990, 2004). Исходя из этого можно ожидать, что формирование узорчатой древесины у березы происходит в определенном диапазоне факторов среды, включая: 1) хорошее освещение (благоприятствует синтезу сахаров), 2) температуру не ниже 15°C (благоприятствует интенсивному оттоку сахаров из листьев), 3) умеренную влажность почвы (благоприятствует синтезу и оттоку сахаров), 4) относительно невысокий уровень почвенного плодородия.

Несоблюдение первых трех условий, например, затенение, низкие температуры, недостаток влаги или заболачивание почвы, ограничивают синтез и приток сахаров в зону деятельности камбия. Что касается плодородия почвы, то здесь необходимо отметить следующее. Очень бедные почвы отрицательно сказываются как на синтезе сахаров (при дефиците N ослабляется синтез хлорофилла), так и камбиальном росте, поскольку при недостатке азота он в основном перехватывается листьями, и обеспечение камбиальной зоны происходит по остаточному принципу. В этой ситуации рост тканей ствола сильно тормозится, древесина представлена в виде узких годичных колец обычного строения.

Рассмотрим, каким образом сказывается на развитии структурных аномалий повышение уровня плодородия почвы. Клетки камбия, как клетки типичной меристемы, имеют специфические черты строения. Среди них наиболее важные – большой объем гиалоплазмы (белковый матрикс цитоплазмы) и ее высокая электронная плотность (показатель высокой насыщенности белковыми соединениями), а также обилие свободных рибосом, заполняющих все пространство между органеллами (Данилова, Кашина, 1980). Следовательно, активное деление клеток камбия возможно только при достаточной обеспеченности азотистыми соединениями.

Углерод поставляется в камбиальную зону в виде транспортных сахаров. Сахара служат субстратом дыхания многочисленных митохондрий и исходным материалом для синтетических процессов, в частности, синтеза полисахаридов клеточных стенок делящихся клеток. Таким образом, деятельность камбия зависит от притока азот- и углерод-содержащих соединений. Более того, особенности камбиального роста, очевидно, определяются C/N отношением в камбиальной зоне. Примем за условную «норму» диапазон величин C/N отношения, при которых наблюдается значительное преобладание приростов ксилемы над приростами флоэмы с сохранением типичных для вида их структурных характеристик. Следует ожидать, что существенные отклонения этого отношения в ту или другую сторону будут иметь определенные морфогенетические последствия, вызванные необходимостью утилизировать «избыток» сахаров или «избыток» азотистых соединений.

Метаболизация сахаров связана с синтезом запасных соединений (крахмал, липиды, фенолы) и полисахаридов клеточной стенки (пектиновые вещества, гемицеллюлозы, целлюлоза), а также ее лигнификацией. Поэтому утилизация «избытка» сахаров может происходить через увеличение количества клеток запасающей паренхимы и в коре, и в древесине. Разрастание паренхимы коры приводит к увеличению ее толщины. Кроме того, избыток сахаров индуцирует образование в коре скоплений склереид с толстыми лигнифицированными оболочками. Со стороны древесины избыток сахаров утилизируется через увеличение доли лучевой и аксиальной (вертикальной) паренхимы вплоть до образования сплошных прослоек паренхимной ткани с толстыми лигнифицированными оболочками. Такие структурные изменения коры и древесины наблюдаются при развитии аномалий ствола карельской березы.

Главный путь использования азота в клетке – синтез белковых соединений протопласта, следовательно, утилизация «избытка» азота возможна только через увеличение количества содержащих протопласт клеток. В тканях ствола это клетки паренхимы. На фоне относительного «дефицита» сахаров преимущественное развитие в данном случае получает паренхима коры, для клеток которой характерны тонкие неодревесневшие оболочки. Отличительной особенностью внешней морфологии ствола таких растений становится очень толстая кора. Включения паренхимы в древесине, напротив, развиты в меньшей степени. Наружные слои коры в процессе ее интенсивного роста растрескиваются, в толще коровой паренхимы закладываются новые дуги периферической латеральной меристемы – феллогена. Это приводит к изоляции наружных слоев коры и образованию мертвой корки. По мере увеличения плодородия почвы абсолютная величина «избытка» азота возрастает, толщина коры, и, особенно корки, увеличивается. У березы максимальным выражением этих тенденций становится появление грубокорых форм. По анатомо-морфологическим особенностям строения древесина грубокорой формы березы повислой (*Betula pendula*) имеет сходство с карельской березой. В то же время паренхимная ткань в древесине грубокорой березы развита намного слабее. Рисунок здесь не имеет четкой выраженности. Он образуется за счет разбросанных на большом расстоянии друг от друга окруженных свилью темных пятен включений паренхимы, располагающихся одиночно или группами.

Исследования показали, что условия произрастания карельской березы в пределах ее первичного (естественного) ареала соответствуют теоретически рассчитанным требованиям, представленным в пунктах 1–4.

1. Свет. Начиная с первых авторов, все исследователи карельской березы отмечали, что она встречается только на хорошо освещенных участках. Это могут быть одиночно стоящие деревья, или их небольшие группы, окраины древостоев или древостои с низкой полнотой. При затенении карельская береза значительно теряет в качестве рисунка древесины вплоть до его полного исчезновения, и наоборот, осветление может привести к резкому проявлению узорчатости там, где ее раньше не наблюдалось. Таким образом, для развития узорчатой древесины березы хорошая освещенность мест произрастания является главным и неотъемлемым требованием.

2. Температура. Северная граница ареала карельской березы находится ниже или практически совпадает с линией изотермы 16°C. Как было отмечено ранее, понижение температуры, начиная с 15°C, тормозит отток сахаров из клеток мезофилла.

3. Влажность почвы. По данным А.П. Евдокимова (1989), наиболее подробно изучившего этот вопрос, карельская береза обычно приурочена к свежим (85%) и реже влажным (15%) гигротопам с увлажнением, оптимальным для многих лесообразователей; если это супесчаные почвы, то вблизи обычно залегают грунтовые воды. На болотных почвах она встречается крайне редко, обычно это одиночные сильно угнетенные растения.

4. Плодородие почвы. Сопоставление ареала карельской березы с картой почв Евразии показывает, что весь ареал находится в пределах подзолистых и дерново-подзолистых почв, причем большая часть ареала приходится на зону дерново-подзолистых почв. Очевидно, уровень плодородия дерново-подзолистых почв соответствует уровню, который мы обозначили как относительно невысокий.

Западнее дерново-подзолистых почв на территории Европы находятся бурые лесные и коричневые почвы, южнее – серые лесные почвы и черноземы. Это все более плодородные почвы, по сравнению с почвами ареала карельской березы.

В соответствии с почвенно-географическим районированием бывшего СССР (Почвы СССР, 1979) ареал карельской березы на этой территории находится в пределах Карельской провинции поверхностно-подзолистых почв карликовых и маломощных подзолов и Прибалтийской и Белорусской провинций дерново-подзолистых слабогумусированных почв. Восточнее ареала карельской березы располагаются Среднерусская провинция дерново-подзолистых среднегумусированных почв и Вятско-Камская провинция дерново-подзолистых высокогумусированных почв и дерново-подзолистых почв со вторым гумусовым горизонтом. Уровень их плодородия также выше, по сравнению с почвами в пределах ареала карельской березы.

Приведенные данные позволяют сделать вывод, что диапазон экологических условий, в которых у березы может формироваться узорчатая древесина, довольно узок. Этим, очевидно, можно объяснить, что ареал карельской березы прерывистый, т.е. в пределах области естественного распространения лесов она никогда не образует, а встречается в виде сильно разобщенных, разных по численности особей популяций, небольших биогрупп или отдельных деревьев.

#### Литература

- Гамалей Ю.В. Флоэма листа. Л., 1990. 144 с.  
 Гамалей Ю.В. Транспортная система сосудистых растений. С.-Пб., 2004. 422 с.  
 Данилова М.Ф., Кашина Т.К. Апикальные меристемы // Атлас ультраструктуры растительных тканей. Ред. М.Ф. Данилова, Г.М. Козубов. Петрозаводск, 1980. С. 17–40.  
 Евдокимов А.П. Биология и культура карельской березы. Л., 1989. 226 с.  
 Коровин В.В., Новицкая Л.Л., Курносоев Г.А. Структурные аномалии стебля древесных растений. М., 2003. 280 с.  
 Новицкая Л.Л. О возможной причине формирования структурных аномалий ствола карельской березы // Бот. журн. 1997. Т. 82, № 9. С. 61–66.  
 Новицкая Л.Л. Аномальный морфогенез проводящих тканей ствола древесных растений. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. С.-Пб., 2000. 41 с.  
 Почвы СССР. М., 1979. 380 с.  
 Novitskaya L.L., Kushnir F.V. The role of sucrose in regulation of trunk tissue development in *Betula pendula* Roth // Journal of Plant Growth Regulation. 2006. V. 25. № 1. P. 18–29.

## АКТИНОРИЗНЫЕ КЛУБЕНЬКИ У РАСТЕНИЙ КРИОЛИТОЗОНЫ

Перк А.А., Петров К.А.

Якутск, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН

Среди азотфиксирующих растений особое внимание всегда привлекали бобовые (*Fabaceae*), образующие клубеньки на корнях с участием бактерий *Rhizobium* и других близких родов. Но помимо их, существует еще около 200 цветковых видов из 8 семейств, способных к симбиотической азотфиксации (Калауцкий, Парийская, 1982; Wall, 2000). Они относятся к группе актиноризных растений, которые формируют клубеньки с другими прокариотами – актиномицетами рода *Frankia*. Этот симбиоз в природных условиях способствуют обогащению почвы элементами питания (до 200 кг азота/га в год). К наиболее известным древесным растениям-азотфиксаторам умеренных широт относят ольховник – *Dusheckia* Oriz. (= *Alnaster* (Spach)) и ольху – *Alnus* Mill., единственных представителей *Betulaceae*, способных образовывать актиноризу.

В Азиатской части России, включая Якутию, род *Dusheckia* представлен только одним видом – ольховником кустарниковым (*D. fruticosa* (Rupr.) Pouzar), который является растением-эдификатором подлеска тайги и доходит до высоких широт (71° с.ш.). В средней и южной Якутии значительно менее распространена ольха пушистая – *A. hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr. (Коропачинский, Встовская, 2002). Однако ряд ученых продолжают включать ольховник в род ольхи на основании некоторых общих морфологических признаков (Банаев, Шемберг, 2000).

В научной литературе не имеется конкретных описаний клубеньков на корнях у ольховых пород в Якутии (территория 3,1 млн. км<sup>2</sup>) и ближайших регионов. Более того, в единственной монографии по корневым системам древесных растений криолитозоны при описании ольховника о встречаемости этих образований ничего не говорится (Дохунаев, 1988). Описание только наземных органов имеется по ольхе пушистой в Сибири и на Дальнем Востоке (Банаев, Шемберг, 2000). Лишь в зоне многолетней мерзлоты на Аляске и в северных регионах Канады отмечают наличие у ольхи клубеньков (Porfild, 1965). Но по суровости климата Якутия далеко превосходит эти области, являясь местом нахождения так называемых Полусов холода северного полушария (Верхожанск, Оймякон).

Обе породы часто выступают пионерами заселения нарушенных территорий, обогащая почву азотом, но могут также своим разрастанием препятствовать самосеву хвойных пород. Кроме того, выделения из корней и опада ольховника, как считается, мешают прорастанию семян других растений (Виппер, 1974). Этот эффект может быть связан с ингибиторами стильбеновой природы – пиносилльвином и его метиловым эфиром, выделенными нами ранее из почек ольховника кустарникового (Петров, 2001; Софронова, Петров, 2002). Данные вещества особенно интенсивно накапливаются в почках в предзимний период вместе с абсцизовой кислотой, способствуя вхождению в состояние покоя. Поэтому возможно аллелопатическое влияние ольховника при наличии пиносилльвина в его органах на рост других видов.

Нами было проведено изучение корневых систем *D. fruticosa* и *A. hirsuta* с целью выявления на них клубеньков в разных районах криолитозоны Якутии, а также для определения активности свободных стимуляторов и ингибиторов роста в клубеньках и почках этих растений.

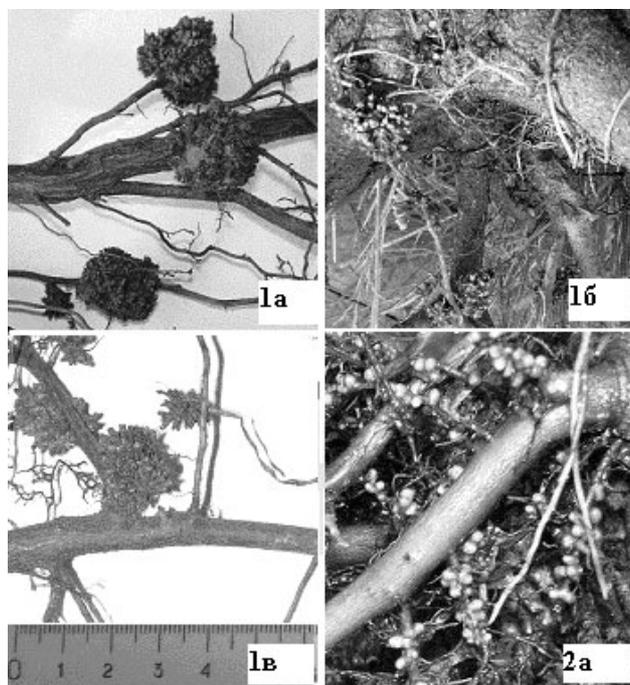
Изучение ольховника кустарникового и ольхи пушистой проводили в 2006–2007 гг. в окрестностях г. Якутска, а также пп. Батагай и Чокурдах. Район г. Якутска (62° с.ш., 129° в.д.): ольховник – в лиственничнике брусничном, ольха – в березняке брусничном с лиственницей в пойме р. Лены. Почвы мерзлотные палевые осолоделые. Район восточнее п. Батагай, вдоль р. Туостах (67° с.ш., 136° в.д. – Верхоянье: Полюс холода северного полушария): лиственничник лишайниково-зеленомошный, почвы мерзлотные палевые. Район п. Чокурдах, низовье р. Индигирки (71° с.ш., 148° в.д. – крайний северный предел распространения ольховника кустарникового): ивняк хвощовый, почвы пойменные. В последних двух местах ольха пушистая отсутствует, встречаясь только значительно южнее. Оба района находятся в северо-восточной Якутии на расстоянии 750 км (п. Батагай) и 1300 км (п. Чокурдах) от г. Якутска. Выкапывали по 3–6 экземпляров каждого вида. Возраст изученных растений по спидам – от 5 до 20 лет. Высота растений: ольховника – 1,5–3,5 м, ольхи – 2–4,5 м. Корневую систему освобождали от почвы и отмывали, клубеньки отделяли, сушили и взвешивали. Клубеньки и почки растений для анализа (только г. Якутск, осень 2006 г.) отбирали у одних и тех же экземпляров. Измерение температуры почвы в области основного распространения клубеньков (15–20 см) в зарослях ольховника в окрестностях г. Якутска проводили с помощью термографов DS 1922L (США). Эфирную фракцию почек и клубеньков разделяли методом тонкослойной хроматографии (растворитель изопропанол:аммиак:вода – 10:1:1) с последующей разбивкой на десять зон, в каждой из которых определяли биологическую активность с помощью биотестов на прирост отрезков coleoptилей пшеницы (Петров, 2001; Софронова, Петров, 2002). За уровень достоверности принимали 15% стимулирования или ингибирования прироста.

Во всех обследованных местностях у ольховых пород были обнаружены клубеньки коралловидной формы (рис. 1). Количество их у разных экземпляров, даже растущих близко, существенно варьировало. У ольховника в районе г. Якутска в области приствольного круга диаметром 0,5 м было обнаружено от 5 до 20 г сухой массы клубеньков, в Верхоянье – до 15 г, в п. Чокурдахе – до 10 г. С продвижением на север масса клубеньков падает, что связано с уменьшением размеров растений из-за более жестких климатических условий. Кроме того, в Верхоянье на одном из сухих участков, в отличие от другого более влажного, у ольховника клубеньки отсутствовали. В целом, клубеньки располагаются вдоль крупных корней ближе к центральной части куста на небольших корешках, отходящих от них, в основном до глубины 20 см. Отдельные крупные клубеньки (3–8 шт. на растение) в Якутске имеют диаметр 2–2,5 см при сухой массе 0,8–1,1 г., в Верхоянье и Чокурдахе – 1,5–2,0 см (0,3–0,7 г). Цвет клубеньков коричневый, лопасти их дихотомически ветвящиеся, концы более светлые – желтовато-коричневые. Один крупный клубенок может иметь до 150–250 лопастей-отростков, но большая часть клубеньков не достигает таких размеров.

У ольхи пушистой на мелких корнях располагались небольшие, но многочисленные группы корневых клубеньков (рис. 1). Максимальные размеры отдельных клубеньков были около 1 см в диаметре, то есть существенно меньше, чем у ольховника. Напротив, лопасти клубеньков этого вида были массивнее и имели желто-коричневую окраску. В очень влажном местообитании (берег ручья) клубеньки ольхи располагались значительно глубже от поверхности – до 35–40 см, а многие находились непосредственно в воде ручья, вне почвы. Общая воздушно-сухая масса клубеньков ольхи не сильно отличалась от таковой у ольховника – до 25 г. Известно, что в условиях Белоруссии у растения ольхи серой 30-летнего возраста были найдены клубеньковые наросты размером до 10 см с сухой массой 424 г (Мильто, 1975).

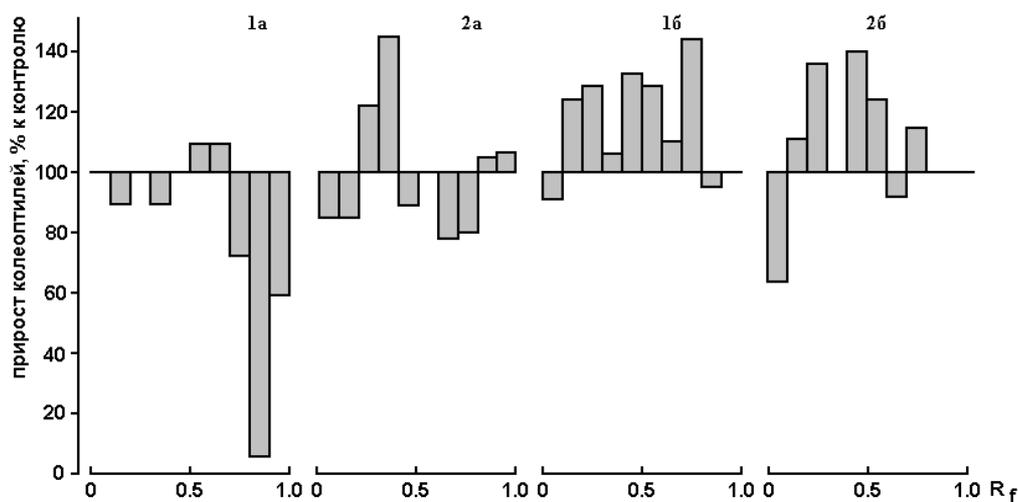
В настоящей работе не определялась азотфиксирующая способность клубеньков, но известно, что она, как правило, прямо пропорциональна их количеству и массе. В отличие от ризобиев бобовых растений, актинориза является многолетней, не отмирает полностью в зимний период, а актиномицеты-азотфиксаторы могут функционировать вне симбиоза с растениями, находясь в почве в свободном состоянии. Температура почвы около клубеньков в течение зимнего сезона 2006–2007 гг. из-за высокого снежного покрова не опускалась ниже –13,2 °С (конец февраля) при минимальной температуре воздуха –45,6 °С (начало января). В отдельные

годы при малой глубине снега температуры почв могут падать до  $-20-25^{\circ}\text{C}$ . Как было ранее показано на бобовых в условиях Якутии, для *Rhizobium* лимитирующим фактором развития являются не столько низкие температуры, сколько дефицит влаги в почве (Перк, Курилюк, 1975). Вероятно, этот вывод следует отнести и к актиноризе.



**Рис. 1.** Клубеньки на корнях *Duschekia fruticosa* (1) и *Alnus hirsuta* (2) в условиях криолитозоны Якутии (а – Якутск; б – Верхоянье; в – Чокурдах).

Тестирование эфирной фракции почек ольховника на активаторы и ингибиторы роста выявило зоны  $R_f$  0,8–1,0, которые значительно подавляли прирост отрезков coleoptилей (максимум до 95% при  $R_f$  0,9), что связывается нами с наличием пиносильвина и его метилового эфира (Петров, 1998, 2001; Софронова, Петров, 2002) (рис. 2).



**Рис. 2.** Активность свободных ингибиторов и стимуляторов роста в покоящихся почках (а) и клубеньках (б) *Duschekia fruticosa* (1) и *Alnus hirsuta* (2).

Напротив, в почках ольхи пушистой достоверного количества ингибиторов не обнаружено, а зоны R<sub>f</sub> 0,3 и 0,4 обладали даже стимулирующим эффектом (до 25–40% к контролю), вероятно, связанным с ауксином. Известно, что почки ольхи пушистой, в отличие от ольховника, почти не содержат клейких веществ, одним из составляющих которых может быть пиносильвин. Во фракции клубеньков у обоих видов почти во всех зонах также был обнаружен стимулирующий эффект (до 40–45% к контролю), кроме некоторого подавления при R<sub>f</sub> 0,1 у ольхи, но и здесь пиносильвиновый ингибитор не был выявлен. Это исключает, в частности, возможность синтеза в этих структурах ростингибирующих веществ с последующим транспортом их в почки. Наоборот, обнаружение значительного количества стимуляторов в этих образованиях, вероятно, связано с поддержанием эффективного симбиоза микроорганизмов с растениями.

Таким образом, впервые обнаружены и описаны клубеньки у растений *Duschekia fruticosa* и *Alnus hirsuta* в условиях криолитозоны Якутии (Центральная Якутия, Верхоянье – Полюс холода, низовье р. Индигирки – северная граница ареала), а также определено состояние свободных стимуляторов и ингибиторов в клубеньках и почках этих видов.

#### Литература

- Банаев Е.В., Шемберг М.А. Ольха в Сибири и на Дальнем Востоке России (изменчивость, таксономия, гибридизация). Новосибирск, 2000. 99 с.
- Виннер В.Н. Ольховник кустарниковый – *Alnaster fruticosus* (Rupr.) – в лиственных лесах Центральной Якутии (Опыт экологической характеристики) // Биологические проблемы Севера. Якутск, 1974. Вып. 5. С. 132–135.
- Дохунаев В.Н. Корневая система растений в мерзлотных почвах Якутии. Якутск, 1988. 176 с.
- Калакуцкий Л.В., Парийская А.Н. Азотфиксирующие симбиозы актиномицетов с растениями // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1982. №2. С. 255–270.
- Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск, 2002. 707 с.
- Мильто Н.И. Развитие и формирование корневых клубеньков у ольхи серой // Проблемы онкологии и тератологии растений. Л., 1975. С. 262–264.
- Перк А.Я., Курилюк Т.И. Особенности проявления азотфиксации у бобовых на Севере // Проблемы онкологии и тератологии растений. Л., 1975. С. 271–274.
- Петров К.А. Природные регуляторы роста растений криолитозоны: Автореф. дис...д-ра биол. наук. Иркутск, 2001. 48 с.
- Софронова В.Е., Петров К.А. Новый фенольный ингибитор роста из почек *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar // Пастельные ресурсы. 2002. № 1. С. 92–97.
- Porfild A. E. Some new or critical vascular plants of Alaska and Yukon // Can. Field Nat. 1965. Vol. 79. P. 79–80.

### СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПИГМЕНТНОГО КОМПЛЕКСА У *EQUISETUM VARIEGATUM* (*EQUISETACEAE*)

Петров К.А., Чепалов В.А., Софронова В.Е., Перк А.А.

Якутск, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН

Хвощ пестрый – *Equisetum variegatum* Schleich. ex Web. (*Equisetaceae*), зимнезеленое растение широко распространенное в долинах Яны, Индигирки, Колымы и их притоков. Является ценным кормом для северных животных. Для данного вида хвоща Полюс холода (Яно-Индигирский флористический район, Северо-Восточная Якутия) – естественный и наиболее подходящий ареал произрастания, несмотря на суровый резко континентальный климат. Так, абсолютная минимальная температура воздуха составляет здесь –69,8 °С, а максимальная – +30 °С и выше. Зима длинная (7,5–8 месяцев), поэтому вегетационный период очень короткий, почва едва успевает протаять на 80–100 см.

В поддержании устойчивости фотосинтетического аппарата растений, особенно северных, как известно, ведущую роль играют желтые пигменты (Головки и др., 2007). Каротиноиды, локализуясь в тилакоидных мембранах хлоропластов, выполняют ряд важнейших функций в процессе фотосинтеза: антенную, защитную и фотопротекторную. Фотозащиту светособирающего комплекса (ССК) фотосинтетического аппарата (ФСА) осуществляют пигменты виолаксантинового (ксантофиллового) цикла (ВЦ), представленные виолаксантином, антраксантином и зеаксантином (Маслова и др., 1996).

Целью настоящей работы являлось изучение особенностей сезонных изменений пигментного состава у растений *Equisetum variegatum* в связи с их высокой адаптационной способностью к переносу суровых условий Полюса холода.

Объектом исследования был хвощ пестрый, произрастающий в Янском плоскогорье (о. Чыыбагалаах, среднее течение р. Туостях – правого притока р. Адыча). Пробы свежесобранных побегов отбирали: летом

(вторая половина июля), осенью (начало сентября) и зимой (конец октября и декабря) 2006–2007 гг. Каротиноиды анализировали методом тонкослойной хроматографии (ТСХ). Суммарный ацетоновый экстракт пигментов (навеска 30–35 мг) наносили на пластинку Sorbfil ПТСХ-АФ-В-УФ (10x10 см, Россия). Для хроматографии использовали системы растворителей: для разделения ксантофиллов – бензол-ацетон (7:3), для отделения  $\alpha$ - и  $\beta$ -каротинов от хлорофилловых пигментов – этанол-бензол-ацетон-петролейный эфир (0.3:1.2:6.7) (Софронова и др., 2006). Элюаты каротинов в хлороформе, ксантофиллов в этаноле идентифицировали по спектрам поглощения на спектрофотометре Shimadzu UV-240 (Япония). Расчет содержания пигментов вели по основному максимуму поглощения:  $\beta$ -каротина при 464 нм, лютеина – 446 нм, виолаксантина – 442 нм, неоксантина – 438 нм (Сахарова, 1969). Наряду с каротиноидами, определяли также хлорофиллы а и б. Опыты ставили в 3-х биологических повторностях. В таблицах приведены средние арифметические значения со стандартными отклонениями.

Из таблицы 1 видно, что летний образец хвоща имеет невысокое общее содержание хлорофилла (меньше 1 мг/г сырой массы). По-видимому, такое содержание хлорофилла в летних побегах обусловлено не только влиянием комплекса неблагоприятных факторов внешней среды (низкая температура почвы, затопление), но и видовыми особенностями. Так, по данным Т.К. Головки и др. (2007), вечно- и зимнезеленые растения в условиях Приполярного Урала летом также имеют более низкое содержание хлорофилла, по сравнению с летнезелеными видами. К зиме количество хлорофиллов в хвоще возрастало в 2,7 и 1,4 раза на сырую и сухую массу соответственно, что следует рассматривать, прежде всего, как приспособление к обогащенному длинноволновой радиацией составу света. Известно, что ФСА северных растений обладает высокой способностью аккумулировать световую энергию не только на участке фотосинтетически активной радиации (ФАР) (380–740 нм), но и в области ближней инфракрасной радиации (Дадыкин, 1972).

Таблица 1

Содержание хлорофилла и индивидуальных каротиноидов в побегах *Equisetum variegatum*

Сезон	Хлорофилл, мг/г	Неоксантин, мкг/г	Виолаксантин, мкг/г	Лютеин, мкг/г	$\beta$ -каротин, мкг/г
Лето	0,8*	21,0 ± 1,5	14,0 ± 0,8	70,8 ± 6,8	36,8 ± 4,8
	2,3	60,5 ± 4,5	40,5 ± 2,4	204,6 ± 19,6	106,2 ± 14,0
Осень	1,1	21,9 ± 0,8	23,2 ± 0,6	70,7 ± 0,5	53,6 ± 0,6
	2,3	47,0 ± 1,8	49,8 ± 1,3	152,1 ± 1,1	115,2 ± 1,3
Зима	2,2	44,2 ± 3,2	26,6 ± 1,9	205,1 ± 18,1	69,3 ± 5,3
	3,3	67,4 ± 4,9	40,6 ± 2,6	312,8 ± 27,6	105,7 ± 8,1

\* – числитель – содержание на сырую массу, знаменатель – на сухую массу

Обнаружено также, что летом, осенью и зимой большую долю в сумме каротиноидов составляли лютеин+зеаксантин, затем  $\beta$ -каротин, в меньших количествах содержались неоксантин и виолаксантин. В осенне-зимний период содержание  $\beta$ -каротина, неоксантина и виолаксантина по сравнению с летним показателем выросло в 1,9, 2,1 и 1,9 раза на сырую массу соответственно, но фактически не изменилось в перерасчете на сухую массу (максимальный прирост в 11% у неоксантина). Таким образом, повышение концентрации указанных индивидуальных пигментов происходило только за счет осеннего уменьшения внутриклеточной воды. К зиме накопление лютеина+зеаксантина резко усиливалось и превысило летний уровень в 2,9 раза на сырую и 1,5 раза на сухую массу. Адаптационная изменчивость желтых пигментов у хвоща пестрого происходит в направлении увеличения концентрации ксантофиллов (лютеин+зеаксантин) и изменения соотношений между ними (увеличение отношения ксантофилла к каротину) (табл. 2).

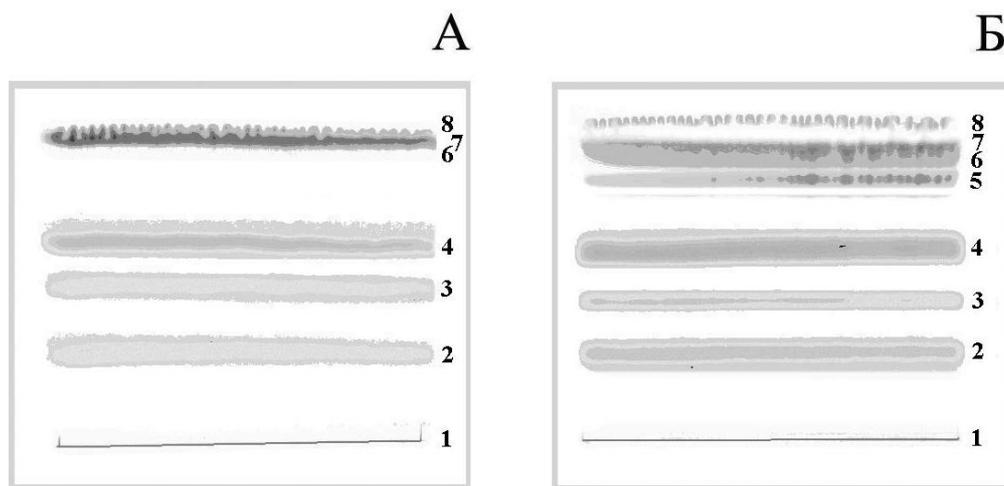
Таблица 2

Содержание и соотношение пигментов в побегах *Equisetum variegatum*

Сезон	Сумма каротиноидов, мкг/г	Сумма ксантофиллов, мкг/г	Ксантофиллы / каротиноиды, %	Хлорофилл / каротиноиды	Ксантофиллы / каротин
Лето	142,5 ± 3,5*	105,7 ± 6,8	74	5,6	2,9
	411,8 ± 10,2	305,6 ± 19,6			
Осень	169,3 ± 0,8	115,7 ± 0,8	68	6,3	2,2
	364,1 ± 1,8	248,9 ± 1,8			
Зима	345,1 ± 5,3	275,9 ± 18,1	80	6,3	4,0
	526,5 ± 8,1	420,8 ± 27,6			

\* – числитель – содержание на сырую массу, знаменатель – на сухую массу

Стоит отметить, что увеличение содержания зеленых пигментов к осенне-зимнему периоду наблюдалось параллельно не только со значительным повышением количества ксантофиллов за счет усиленного синтеза лютеина+зеаксантина из  $\alpha$ - и  $\beta$ -каротинов, но и новообразованием вторичного красного каротиноида (рис.).



Пигменты *Equisetum variegatum* после хроматографического разделения:

А – лето; Б – осень и зима. 1 – стартовая линия; 2 – неоксантин; 3 – виолаксантин; 4 – лютеин+зеаксантин; 5 – красный пигмент (вторичный каротиноид); 6 – хлорофилл b; 7 – хлорофилл a; 8 – каротин.

Этот вторичный каротиноид определяется в хроматограммах осенних и зимних побегов хвоща в виде ярко выраженной красно-пурпурной полосы, отсутствующей в летних образцах и состоящей из смеси, по крайней мере, двух пигментов не фенольной природы. Синтез вторичного каротиноида – продукта окисления первичного каротиноида, предположительно из зеаксантина, по-видимому, связан с адаптацией осенневегетирующего растения к температурным условиям среды. Увеличения содержания этого и других каротиноидов при наступлении холодов является защитной реакцией растения (Расторгуева, 1964; Марковская, 1978; Софронова и др., 2007а, б).

За непродолжительный период в две недели сентября (при падении температур от 5 °С до 0 °С) у осенневегетирующих растений хвоща в местных условиях постепенно формируется свойство переносить низкие положительные и первые отрицательные температуры перед уходом под снег в зеленом состоянии. Недавно установлено, что при низкотемпературном воздействии проростки озимой пшеницы и ряда других растений способны определенное время поддерживать температуру выше 0° С за счет термогенеза (Колесниченко, Войников, 2003). Это является результатом активации ряда термогенных систем, включающих митохондриальные и цитоплазматические белки (белки холодового шока – БХШ 310 и др.), вызывающие разобщение в мембранах митохондрий процессов окисления и фосфорилирования, уменьшая образование активных форм кислорода (АФК). Также известно, что возникновение АФК происходит и в хлоропластах, где процесс превращения виолаксантина в зеаксантин с последующей нерадиационной диссипацией энергии в тепло служит фотозащитным механизмом. Фотопротекторная функция ВЦ заключается в тушении ксантофиллами избыточной энергии триплетных хлорофиллов и синглетного кислорода. Воспринимая энергию возбуждения, каротиноиды рассеивают ее в виде тепла, предотвращая тем самым образование АФК, главным образом, синглетного кислорода (Demmig-Adams, 1990; Yamamoto, Bassi, 1996; Бухов, 2004). Возможность такого механизма участия каротиноидов в термогенезе осенневегетирующего северного растения хорошо подтверждается нашими данными (см. табл. 1). Значительное накопление лютеина+зеаксантина в побегах хвоща к осенне-зимнему периоду как за счет уменьшения внутриклеточной воды, так и в результате их синтеза, вероятно, предотвращает распад хлорофиллов ССК ФСА у травянистого растения до его ухода под снег в зеленом состоянии при отрицательных температурах почвы и воздуха.

#### Литература

- Бухов Н.Г. Динамическая световая регуляция фотосинтеза // Физиол. растений. 2004. Т. 51. № 6. С. 825–837.  
 Головки Т.К., Табаленкова Г.Н., Дымова О.В. Пигментный комплекс растений Приполярного Урала // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 11. С. 1732–1741.  
 Дадыкин В.П. Физиология растений. М., 1972. 136 с.  
 Колесниченко А.В., Войников В.К. Белки низкотемпературного стресса растений. Иркутск, 2003. 196 с.  
 Марковская Е.Ф. Каротиноиды разных органов *Pinus sylvestris* L. (*Pinaceae*) // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 3. С. 437–441.  
 Маслова Т.Г., Попова И.А., Корнюшенко Г.А., Королева О.Я. Развитие представлений о функциях виолаксантинового цикла в фотосинтезе // Физиол. растений. 1996. Т. 43. № 3. С. 437–449.  
 Расторгуева Л.И. Последствие пониженной температуры корневой среды на накопление зеленых и желтых пигментов в листьях некоторых растений // Физиол. растений. 1964. Т. 2. № 2. С. 316–320.

Сахарова О.В. Определение пигментов в пластидах зеленых растений // Методы комплексного изучения фотосинтеза. Л., 1969. С. 165–180.

Софронова В.Е., Чепалов В.А., Петров К.А. Роль каротиноидов в регуляции устойчивости *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid. к холодовому шоку // Ж. стресс-физиол. и биохимии. 2006. №2. С. 16–20.

Софронова В.Е., Чепалов В.А., Петров К.А., Десяткин Р.В. Пигменты *Equisetum variegatum* Schleich. ex Web., произрастающего в Полюсе холода // Современная физиология растений: от молекул до экосистем: VI съезд Общества физиологов растений России. Сыктывкар, 2007а. Ч. 3. С. 104–105.

Софронова В.Е., Чепалов В.А., Петров К.А., Иванов Б.И. Адаптивные изменения состава фотосинтетических пигментов хвои *Pinus sylvestris* L. при подготовке к зимнему покою // Устойчивость растений к неблагоприятным факторам внешней среды. Иркутск, 2007б. С. 255–259.

Demmig-Adams B. Carotenoids and photoprotection in plants. A role for the xanthophyll zeaxanthin // Biochem. Biophys. Acta. 1990. Vol. 1020. № 1. P. 1–24.

Yamamoto H.Y., Bassi R. Carotenoids: localization and function // Oxygenic photosynthesis: The light reaction / Eds. Ort D.R., Yocum C.F. Kluwer Academic Publishers. 1996. P. 539–563.

## ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ АДАПТАЦИИ *BETULA PLATYPHYLLA* К ЭКСТРЕМАЛЬНЫМ УСЛОВИЯМ КРИОЛИТОЗОНЫ

Пономарев А.Г., Татарнинова Т.Д., Алексеев В.А., Перк А.А., Бубякина В.В.

Якутск, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН

Для многолетних древесных растений процессы сезонной холодовой акклимации и деакклимации обуславливают степень их морозостойкости, которая изменяется в зависимости от температурного и светового факторов среды. В ходе этих изменений происходят структурные перестройки на тканевом, клеточном и молекулярном уровнях. Среди участвующих в процессах холодовой акклимации белков известны ферменты для синтеза совместимых осмолитов, для модификации липидов мембран, ряд белков со структурным сходством с белками позднего эмбриогенеза (late embryogenesis abundant, LEA), белками теплового шока (heat-shock proteins, HSP), белками связанными с патогенезом (pathogenesis-related, PR) (Thomashow, 1999; Fujikawa et al., 2005).

Стратегия выживания деревьев криолитозоны Якутии отличается от таковой других регионов более ранними сроками вхождения в состояние глубокого покоя, относительной его краткостью, а также более продолжительным периодом вынужденного покоя. Последний протекает в условиях значительного обезвоживания и полного подавления обмена веществ зимой на фоне экстремально низких температур (до  $-60^{\circ}\text{C}$ ). Поэтому качественный состав и содержание белков, синтезируемых в период осеннего закалывания и необходимых для успешной перезимовки деревьев криолитозоны, могут отличаться от таковых у деревьев умеренных зон. Для проверки этого предположения необходимо изучить сезонную динамику состава и содержания белков, предположительно участвующих в холодовой акклимации исследуемых растений, а также дать комплексную оценку степени их морозостойкости. Наряду с важным теоретическим аспектом познание молекулярных механизмов, лежащих в основе формирования морозостойкости в растениях экстремальных мест обитания, может иметь перспективные практические выходы, заключающиеся, например, в поиске белков-маркеров морозостойкости, пригодных для тестирования видов при интродукции в северные регионы.

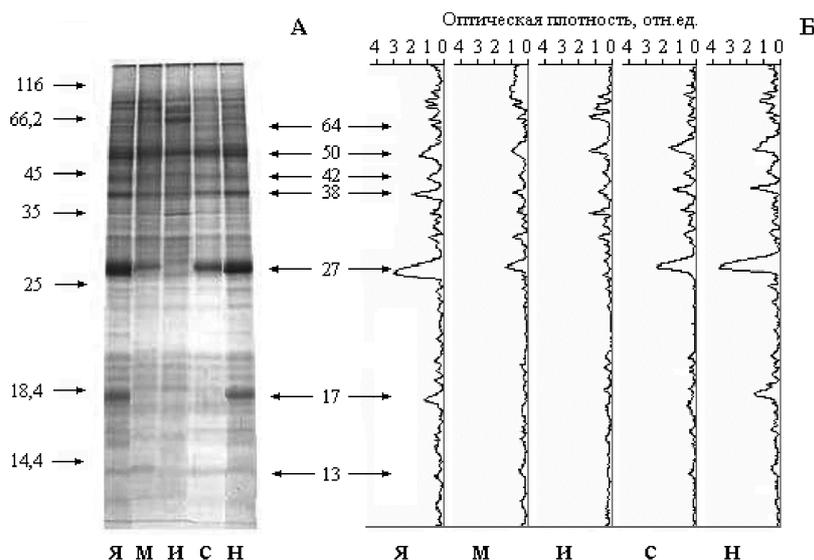
Целью настоящей работы являлся анализ сезонных изменений качественного состава и содержания белков березы плосколистной *Betula platyphylla* Sukacz., ассоциированных с формированием уникальной морозостойкости в условиях криолитозоны Якутии, с параллельной оценкой показателя морозостойкости с помощью кондуктометрии («electrolyte leakage method»).

*B. platyphylla* является основным видом покрытосеменных деревьев в условиях Якутии. Пробы (однодвухлетние побеги) отбирали в ботаническом саду ИБПК СО РАН (окрестности г. Якутска) в течение декабря 2006 г.–февраля 2008 г. не менее одного раза в месяц. Для экстракции тотальных белков из побегов березы применяли метод Сарнигхаузена и сотр. (Sarnighausen et al., 2002). Электрофорез проводили в 12,5%-ном ПААГ в присутствии додецилсульфата Na с последующим окрашиванием Кумасси R-250.

Выход электролитов анализировался в день сбора. Отрезки побегов массой в 1 г заливали 40 мл дистиллированной воды. Динамику выхода электролитов определяли кондуктометрически (реохордный мост Р38 на переменном токе частотой 50 гц с электрометрической ячейкой) при постоянной температуре через каждые 2 часа в течение первых 6-ти часов и через 24 часа. Измерения проводили в 3-х кратной повторности. Степень морозостойкости оценивали в виде коэффициента, выражаемого отношением сопротивления нативной вытяжки при определенном времени экстракции (в стандартном случае – 24 часа) к сопротивлению фиксированных кипячением образцов. Одновременно пробы анализировали после погружения в жидкий азот ( $-196^{\circ}\text{C}$ ) на 1 час. В зимний период 2007–2008 гг. ставили также отдельные опыты по выведению из покоя (де-

акклимации) растений березы. В работе приведены средние арифметические величины (относительная ошибка выборочной средней не превышала 5–6 %).

Состав полипептидов по сезонам подвержен определенным изменениям (рис. 1). В зимний период в белковом спектре преобладают низко- и среднемолекулярные полипептиды. В летний период наблюдается значительное накопление средне- и высокомолекулярных полипептидов с массами 31, 36, 51, 73, 82 кД, которые, вероятно, играют основную роль в обеспечении метаболических процессов. В переходные фазы роста и развития растений (весна, осень) происходит существенный сдвиг в количественном и качественном составе белков. Содержание некоторых из них либо значительно возрастает, либо падает. В ходе осенней адаптации растений (сентябрь) происходит в наибольшей степени накопление полипептидов с молекулярными массами 17, 27, 38, 50 кД и также минорных полипептидов (13, 42, 64 кД). Весной в период возобновления роста побегов (май) содержание этих полипептидов резко снижается.



**Рис. 1.** Тотальные белки однолетних побегов *B. platyphylla*. А – гель окрашен Кумасси; Б – денситограммы электрофоретических спектров полипептидов:

Я – январь, М – май, И – июнь, С – сентябрь, Н – ноябрь (2007 г.). В каждую лунку вносили 30 мкг белков. Слева приведены молекулярные массы белков-маркеров, кД; в центре – белков, ассоциированных с перезимовкой.

Найдено несколько мажорных белков, накапливающихся в зимние месяцы. Среди них особо выделяется 27 кД-белок. Его молекулярная масса близка к таковой WAP 27, относящегося к группе III LEA белков, выделенных из клеток кортикальной паренхимы шелковицы *Morus bombycis* (Хоккайдо, Япония) (Fujikawa et al., 2005). WAP 27 появлялся в середине октября, достигал максимального уровня в середине зимы, а затем постепенно исчезал. WAP 27 проявляет криопротективную активность. Идентифицированный нами в березе полипептид с молекулярной массой 27 кД появляется в августе, достигает максимума в осенне-зимний период и исчезает в мае. Максимальное содержание белка характерно для периода с высоким уровнем морозостойкости, установленным с помощью метода электролитов (рис. 2).

Сезонные изменения качественного и количественного состава тотальных белков березы хорошо согласуются с флуктуациями степени морозостойкости (рис. 2).

Заслуживает внимания мажорный 17 кД-полипептид березы. Его молекулярная масса близка к таковой WAP18 из клеток кортикальной паренхимы шелковицы *Morus bombycis* (Хоккайдо, Япония) (Fujikawa et al., 2005). WAP18 проявляет криопротективную активность *in vitro*, установлена его высокая гомология с PR-10/Bet v1. Пик его накопления наблюдался в середине зимы, что соответствовало достижению максимума морозоустойчивости. Идентифицированный нами полипептид с молекулярной массой 17 кДа также содержится в значительных количествах в осенне-зимний период, в мае он практически не обнаруживается.

В побегах якутской популяции березы плосколистной также найдены 38 и 50 кД-полипептиды, которые, насколько нам известно, не имеют аналогов, близких по своей молекулярной массе, среди белков, участвующих в формировании адаптационного ответа на холод в деревьях умеренных зон. Их синтез начинается в августе, в осенне-зимний период они содержатся в достаточных количествах, в мае они практически исчезают. Минорные белки, связанные с перезимовкой, представлены полипептидами с молекулярными массами 13, 42 и 64 кД.

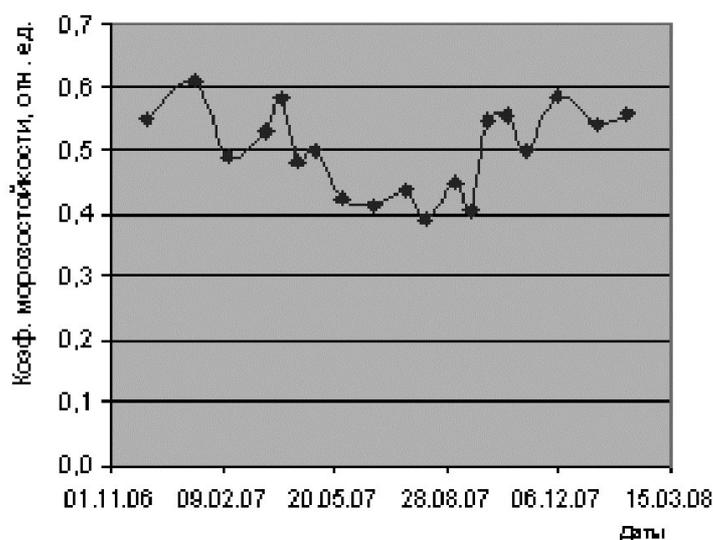


Рис. 2. Динамика изменений коэффициента морозостойкости *B. platyphylla* в условиях Центральной Якутии (конец 2006 г. – начало 2008 г.).

Обнаруженные нами полипептиды будут в дальнейшем идентифицироваться иммунохимическими методами.

Как и ожидалось, наибольшие значения коэффициента морозостойкости наблюдались в зимние месяцы, наименьшие – летом. В течение периода наблюдений (конец 2006–начало 2008 гг.) этот показатель для *B. platyphylla* изменялся в пределах 0,61 (середина января) – 0,39 (начало августа). Таким образом, общая динамика описывалась асимметричной колоколообразной кривой, короткая ветвь которой отмечает подъем данного коэффициента с конца лета до середины зимы, а длинная – его последующий спад. Уменьшение коэффициента морозостойкости связано с ходом повышения температуры воздуха (от минимальных ночных температур  $-48^{\circ}\text{C}$  в декабре – январе до максимальных дневных  $+31^{\circ}\text{C}$  в начале июля). Величина корреляции между коэффициентами морозостойкости растений и температурами воздуха дат отбора проб была отрицательной и составила  $r = -0,7$ .

У побегов березы, подвергнутых одночасовому воздействию жидкого азота, происходило уменьшение коэффициента морозостойкости. В конце октября разница между значениями данного коэффициента до и после обработки азотом была наибольшей и составила 93,1%, что показывает еще недостаточную устойчивость растений к сильным холодам. Уже в начале ноября эта разница снизилась до 45,2%, в пик морозов (начало января 2008 г.) составляла только 6,9%, в феврале – 17,2%. Отдельные побеги березы, взятые из природы в начале января 2008 г., при комнатной температуре через 11 суток показали способность к распусканию листьев. У таких деакклиматизированных растений было отмечено снижение коэффициента морозостойкости на 53,3% по сравнению с контролем. У них также наблюдалось изменение состава белков, который становился похожим на спектр белков весной.

На основании полученных результатов можно заключить, что увеличение содержания в однолетних побегах березы в осенне-зимний период мажорных полипептидов с молекулярными массами 17, 27, 38, 50 кД и минорных полипептидов с молекулярными массами 13, 42 и 64 кД коррелирует с ростом криотолерантности. Вероятно, это указывает на то, что эти белки выполняют защитную функцию в клетке при экстремальном холоде.

#### Литература

Fujikawa S., Ukaji N., Nagao M., Yamane K., Takezawa D., Arakawa K. Functional role of winter-accumulating proteins from mulberry tree in adaptation to winter-induced stresses / Cold Hardiness in Plants: Molecular Genetics, Cell Biology and Physiology. 2005. P. 181–202.

Sarnighausen E., Karlson D., Ashworth E. Seasonal regulation of a 24-kDa protein from red-osier dogwood (*Cornus sericea*) xylem. Tree Physiol. 2002. Vol. 22. P. 423–430.

Thomashow M.F. Plant cold acclimation: freezing tolerance genes and regulatory mechanism. Annual review of plant physiology and plant molecular biology. 1999. Vol. 50. P. 571–599.

**НЕЗАВИСИМОСТЬ ФОРМИРОВАНИЯ СИМПЛАСТНЫХ КОНТАКТОВ ОТ ОГРАНИЧЕНИЙ АПОПЛАСТНОГО ТРАНСПОРТА НА ГРАНИЦЕ МЕЗОФИЛЛА И ФЛОЭМЫ У РАСТЕНИЙ С СИМПЛАСТНОЙ ЕЕ ЗАГРУЗКОЙ**

**Предеина Е. В., Войцеховская О. В.**

*Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН*

Цитологические исследования клеток-спутников терминальной флоэмы двудольных продемонстрировали существование двух основных каналов загрузки флоэмы ассимилятами: симпластного и апопластного. Растения с симпластной загрузкой флоэмы (симпластные растения) обладают высокой плотностью плазмодесм между клетками-спутниками терминальной флоэмы и клетками обкладки проводящего пучка, что делает потенциально возможным перенос ассимилятов из клеток мезофилла во флоэму исключительно по симпласту. У видов с наиболее высокой способностью к симпластной загрузке флоэмные окончания содержат клетки-спутники типа «intermediary cells». Такой тип спутников характеризуется присутствием большого числа ветвящихся плазмодесм (до 60 на 1  $\mu\text{м}^2$ ; Gamalei, 1989), сгруппированных в плазмодесменные поля, соединяющие их с клетками обкладки проводящего пучка. Появление плазмодесменных полей в онтогенезе клеток-спутников intermediary cells в процессе созревания терминальной флоэмы симпластных растений совпадает с началом экспорта ассимилятов из листа (Turgeon, Webb, 1973; Гамалей, 1990). В ходе дальнейшего развития увеличение плотности плазмодесм происходит пропорционально приросту экспортного потока (Гамалей, 2004).

Причины формирования множественных плазмодесменных полей на границе флоэмы и мезофилла у симпластных, но не у апопластных, растений, не очевидны. Можно предположить, что интенсификация симпластного транспорта является компенсаторным ответом на блокирование апопластного канала на границе флоэмы и мезофилла в процессе созревания листа и становления его экспортной функции у симпластных растений. Транспорт веществ по апопласту может блокироваться водонепроницаемыми субериновыми барьерами в виде ламеллярных или диффузных отложений суберина в клеточных стенках флоэмной части пучка. Такие барьеры встречаются, например, у однодольных растений. Так, в листьях  $\text{C}_3$ - и  $\text{C}_4$ - злаков в клеточных стенках паренхимной и местомной обкладок проводящего пучка методами электронной микроскопии был выявлен ламеллярный суберин (Robinson-Beers, Evert, 1991; Evert et al., 1996). В электронно-микроскопических исследованиях терминальной флоэмы двудольных ни разу не сообщалось об обнаружении ламеллярного суберина. Однако, присутствие диффузного суберина в клеточных стенках этим методом выявить невозможно. Поэтому на основании одних только данных электронной микроскопии нельзя исключить возможность отложения диффузного суберина во флоэмных окончаниях симпластной группы, и как следствие, частичное блокирование апопластного транспорта и компенсаторную интенсификацию симпластного. Альтернативная точка зрения изложена в работе Gamalei et al. (2007). В эволюционном контексте, симпластная группа растений возникает на основе анцестральной группы, у которой изначально функциональны оба канала загрузки флоэмы, симпластный и апопластный (Gamalei et al., 2007). Поскольку возникновение симпластной группы имело место на фоне благоприятных климатических условий, то высказано предположение, что благоприятный климат способствовал интенсификации в первую очередь симпластной загрузки флоэмы как энергетически более дешевой по сравнению с апопластной. Апопластная загрузка, в свою очередь, предоставляет растениям преимущества в условиях холодного и сухого климата, когда симпластический транспортный канал частично ингибирован. Таким образом, согласно этой теории, интенсификация симпластного транспорта не связана с блокадой апопластного канала.

В данной работе методами гистохимического окрашивания и флуоресцентной микроскопии исследовано наличие субериновых барьеров для апопластного транспорта веществ в мелких жилках листьев ряда видов растений с симпластной конфигурацией флоэмных терминалей. Были исследованы 10 видов растений из 7 семейств двудольных. Выбраны виды, различающиеся жизненной формой (деревья, кустарники, травы). Материал собирали в условиях обитания, максимально приближенных к естественным: в открытом грунте в Ботаническом саду Санкт-Петербурга и в парке Тайбэйской Академии наук (Тайвань). Фиксировались молодые нераспустившиеся листья-акцепторы ассимилятов, и зрелые полностью развернувшиеся листья-доноры ассимилятов. Материал заливали в гидрофильную заливочную среду на основе метакрилата, с целью избежать его обработки гидрофобными растворителями, которые могли удалить гидрофобные соединения из клеточных стенок. Поиск гидрофобных барьеров для апопластного транспорта веществ проводили на полутонких срезах толщиной 2–4  $\mu\text{м}$ . Для этого были испробованы несколько методик световой и флуоресцентной микроскопии, позволяющие выявлять диффузный и/или ламеллярный суберин. Параллельно исследовали свежие срезы

листьев, полученные на микротоме с вибрирующим лезвием, чтобы исключить возможные артефакты от помешения материала в смолу.

Полученные данные показали отсутствие суберина в проводящих пучках листьев исследованных видов. На этом основании сделан вывод, что у симпластной группы растений развитие многочисленных симпластических контактов между мезофиллом и флоэмой в ходе становления экспортной функции листа не является компенсаторной реакцией на блокирование апопластного канала, т.е. что апопластный канал у этой группы растений, как правило, остается функциональным. Сделанный вывод согласуется с предположением о том, что причиной развития симпластной загрузки были благоприятные климатические условия и ее энергетическая дешевизна по сравнению с апопластной загрузкой (Gamalei et al., 2007).

*Исследование поддержано грантом РФФИ №07-04-01707.*

#### *Литература*

- Гамалей Ю.В.* Флоэма листа: Наука, 1990. Ленинград  
*Гамалей Ю.В.* Транспортная система сосудистых растений. Изд-во Санкт-Петербургского Университета, 2004. Санкт-Петербург  
*Evert R.F., Russin W.A., Botha C.E.J.* Distribution and frequency of plasmodesmata in relation to photoassimilate pathways and phloem loading in the barley leaf // *Planta*. 1996. Vol. 198. P. 572–579  
*Gamalei Yu.V.* Structure and function of leaf minor veins in trees and herbs. A taxonomic review. // *Trees*. 1989. Vol.3. P. 96–110  
*Gamalei Yu.V., Pakhomova M.V., Sheremet'ev S.N.* Ecological Evolution of the Phloem of Dicotyledonous Plants. // *Doklady Biological Sciences*. 2007. Vol. 416. P. 364–367  
*Robinson-Beers K., Evert R.F.* Ultrastructure of and plasmodesmatal frequency in mature leaves of sugarcane // *Planta*. 1991. Vol.184. P. 291–306  
*Turgeon R., Webb J. A.* Leaf development and phloem transport in Cucurbita pepo: transition from import to export. // *Planta*. 1973. Vol. 113. P. 179–191

## ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ВЕГЕТАТИВНОЙ СФЕРЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ

**Прохоренко Н.Б.**

*Казань, Казанский государственный университет, nbprokhorenko@mail.ru*

Пшеница – самоопыляющееся растение, поэтому константность сортов определяется высокой полиморфностью на фенотипическом уровне. Это многообразие форм в популяции подвижно и закономерно поддерживается из поколения в поколение. Причинами дифференциации структуры полевых популяций выступают разнокачественность зерновок, неоднородность поля и общие климатические условия. Показано, что выявление морфологической структуры популяций и их гетерогенности позволяет понять регуляторные механизмы, обеспечивающие защитные реакции растений в ответ на эколого-ценотические стрессы.

Цель исследований – провести сравнительное изучение морфологической изменчивости в популяциях яровой пшеницы разных сортов. В задачи исследований входило: определить влияние метеоусловий на значение параметров вегетативной сферы и степень их варибельности, установить характер онтогенетической тактики, а также выявить связь морфологической изменчивости с урожайностью.

Исследования проводились в вегетационные периоды 2003–2006 гг. на опытных полях учхоза Казанского ГАУ, расположенных на территории Предкамья республики Татарстан. Пшеницу выращивали на делянках 50 м<sup>2</sup> в 4-х повторностях на серой лесной почве среднесуглинистого механического состава. В качестве посевного материала использовались семена первой репродукции сорта Прохоровка степного экотипа и сортов Люба и МиС лесного экотипа. Для морфометрического анализа в основные фазы онтогенеза брались репрезентативные выборки из 60 растений. Среди параметров вегетативной сферы учитывались общая площадь листьев на растении и сухая биомасса надземной части растения, как наиболее варьируемые признаки. Суммарную сортоспецифичность ростовых процессов и пластичность сорта оценивали по средним значениям морфологических признаков, степень выровненности популяции – по значениям коэффициента вариации, достоверность различий – по критерию Стьюдента и путем сравнения коэффициентов вариации (Зайцев, 1984).

Растения яровой пшеницы в первую половину вегетации особенно чувствительны к недостатку влаги и высоким ночным температурам, которые задерживает рост и развитие, заложение и дифференциацию колоса (Куперман, 1953). В начале вегетации наиболее благоприятные условия складывались в 2003–2005 гг. Количество осадков в эти годы превышало или соответствовало средним многолетним значениям, и было наибольшим в 2005 г. (табл. 1). Относительно неблагоприятные условия в начале вегета-

ции сложились в 2006 г., который характеризовался малым количеством выпавших осадков и среднесуточными температурами выше 17<sup>0</sup>С. Во вторую половину вегетации среднемесячные температуры во все годы исследований превышали многолетние данные на 1–2<sup>0</sup>С. При этом наибольшее количество осадков в июле-августе выпало 2003 г. Следовательно, вегетационные периоды 2003 и 2005 гг. отличались избыточно увлажненными условиями, 2004г. был сравнительно нормально увлажненным, а 2006 г. – засушливым.

Таблица 1

Условия увлажнения в межфазные периоды

Межфазные периоды		Количество осадков, мм			
		2003 г.	2004 г.	2005 г.	2006 г.
Май	Всходы – выход в трубку	119	99,6	172	42,7
Июнь					
Июль	Колошение – восковая спелость	163	119,1	103	79,9
Август					
Всего за вегетацию		282	218,7	275	122,6

У сортов разного экологического происхождения при их одновременном посеве и воздействии одного и того же комплекса факторов среды проявляются некоторые общие черты реализации морфогенеза. Сравнительный анализ фактических данных показал, что сорта степного и лесного экотипов положительно реагируют на увлажнение увеличением средних значений основных показателей вегетативной сферы – площади листьев и сухой биомассы (рис. 1, 2). Сорт Люба лесного экотипа в нормально и избыточно увлажненные 2004 и 2005 гг. отличался наибольшими значениями площади листьев (75,7 см<sup>2</sup> и 89,5 см<sup>2</sup> соответственно) по сравнению с сортом Прохоровка степного экотипа. При этом нарастание листовой поверхности происходило до фазы выхода в трубку. У сорта Прохоровка общая площадь листьев в благоприятные по увлажнению вегетационные периоды постоянно нарастала до стадии колошения-цветения. В относительно засушливом 2006 г. максимальные значения площади листьев у сорта Прохоровка были достоверно выше, чем у сорта МиС лесного экотипа.

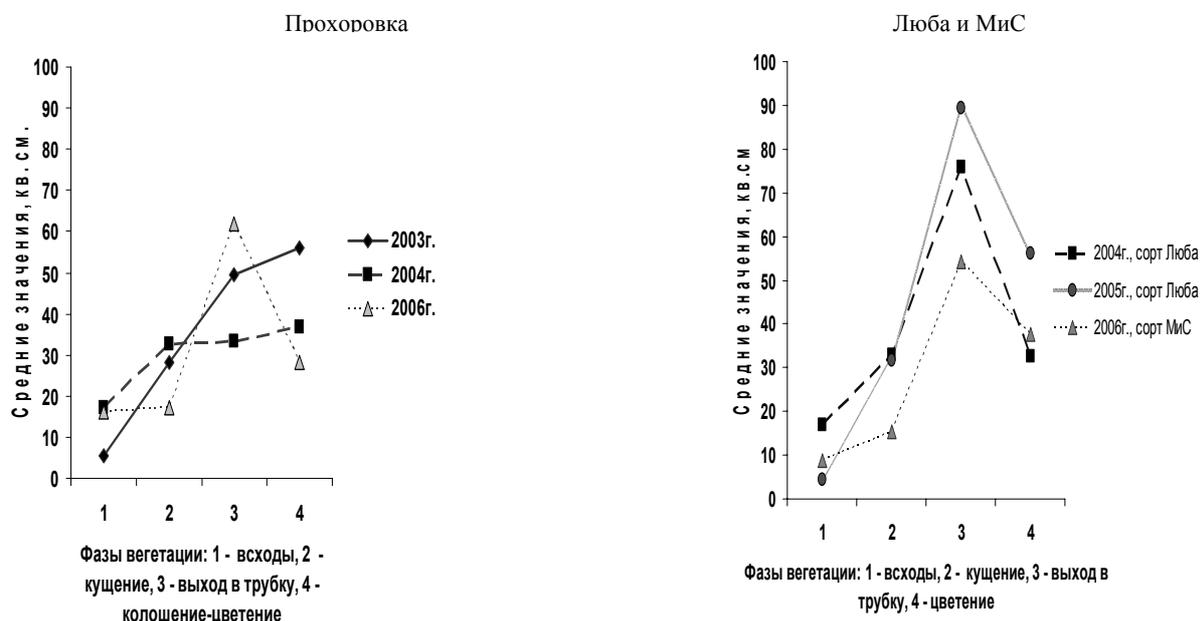


Рис. 1. Динамика площади листьев в ходе онтогенеза и по годам возделывания

Другой морфометрический параметр – сухая биомасса, как интегральный показатель общего жизненного состояния растений, характеризуется постоянным увеличением в ходе вегетации. Сорта лесного экотипа во все годы исследований отличались достоверно большими значениями сухой биомассы по сравнению с сортом степного экотипа. На стадии колошения-цветения средние значения сухой биомассы у исследуемых сортов были сравнительно наибольшими в избыточно увлажненные вегетационные периоды 2003 и 2005 гг. (1, 6г., 2,3 г). В засушливый 2006 г. сухая биомасса растений сорта МиС была на 43% выше, чем у сорта Прохоровка.

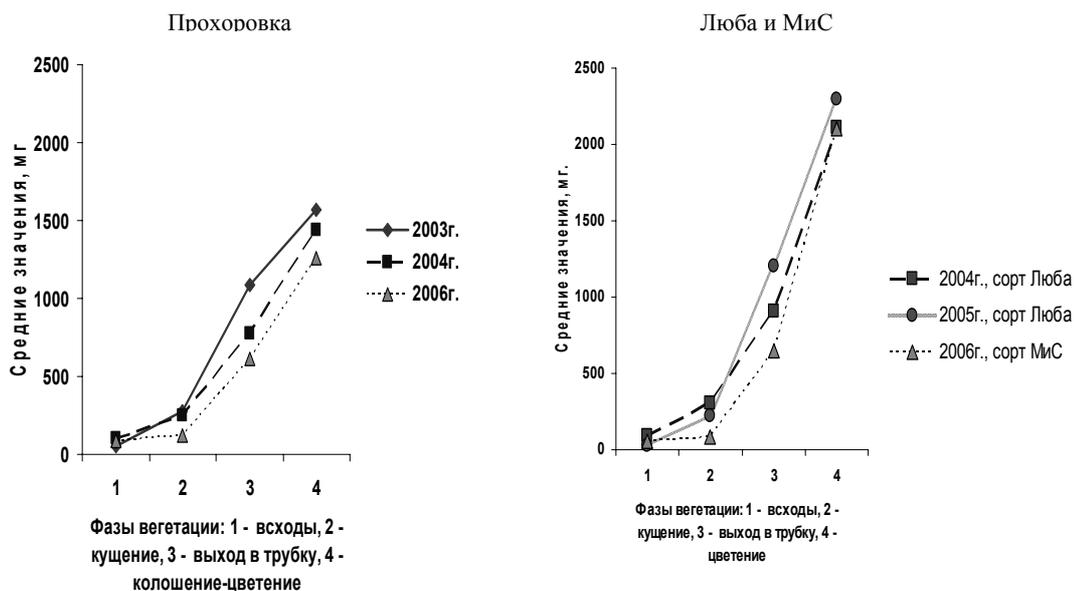


Рис. 2. Динамика сухой биомассы в ходе онтогенеза и по годам возделывания

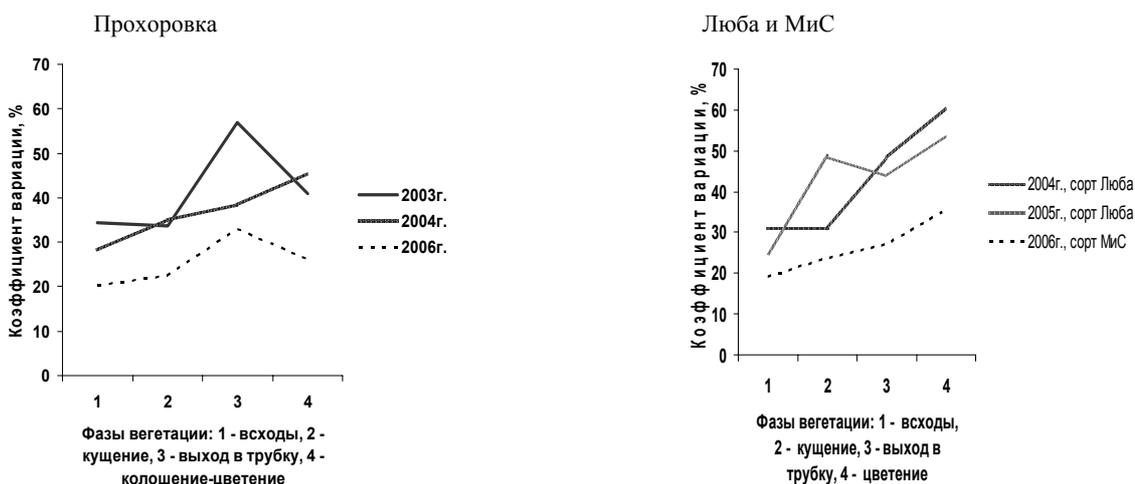


Рис. 3. Динамика изменчивости площади листьев в онтогенезе и по годам возделывания

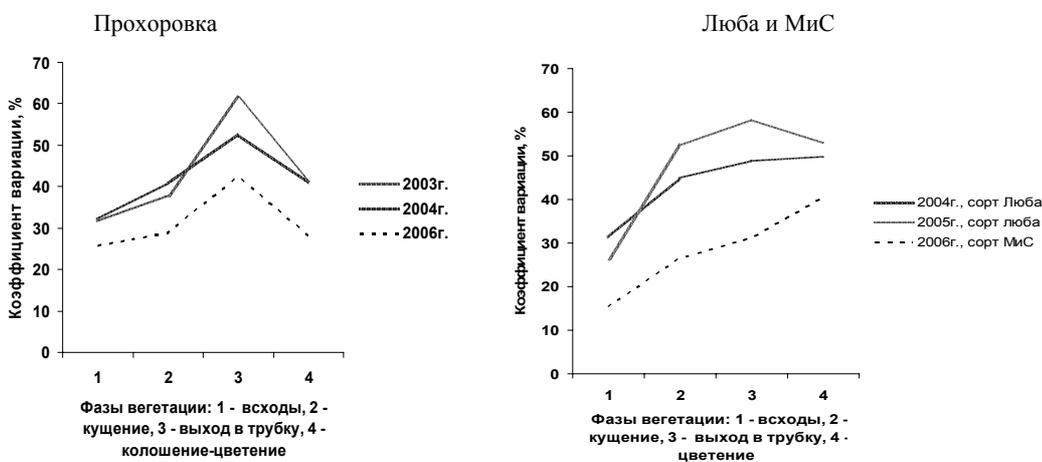


Рис. 4. Динамика изменчивости сухой биомассы в онтогенезе и по годам возделывания

Исследуемые популяции разных экотипов характеризовались одинаковым размахом фенотипической изменчивости в зависимости от количества выпавших осадков (рис. 3, 4). Согласно значениям коэффициента вариации степень изменчивости внутри посева в достаточно увлажненные годы была средней и высокой. В посевах сорта Прохоровка площадь листьев и сухая биомасса изменялись в пределах от 33 до 58%, а у сорта Люба от 28 до 60%. В засушливых условиях 2006 г. степень изменчивости была средней и низкой. В посевах сорта Прохоровка площадь листьев и сухая биомасса изменялись в пределах от 23 до 38%, а у сорта МиС от 17 до 35%. Значения коэффициента вариации достоверно не различались между сортами разных экотипов. Высокая гетерогенность особей и пестрота фенотипического состава популяций отражают проявление адаптивных свойств у исследуемых сортов, которые в большей степени были выражены в благоприятные по увлажнению 2003–2005 гг.

Приспосабливаясь к жизни в условиях сообщества, популяции растений вырабатывают определенный уровень изменчивости как форму тактики, которая может им обеспечить наиболее полную реализацию онтогенетической программы (Злобин, 1989). Если изменчивость параметров вегетативной сферы сортов Люба и МиС характеризовалась преимущественно дивергентным характером и постоянно нарастала в ходе онтогенеза, то изменчивость у сорта Прохоровка отличалась своим дивергентно-конвергентным характером. Она от всходов до выхода в трубку нарастала, что способствовало увеличению приспособительных возможностей, а затем к стадии колошения-цветения уменьшалась, отражая выравнивание посевов перед периодом созревания семян.

Урожайность, также как и морфометрические показатели – важнейший показатель продуктивности и адапционных возможностей сорта. Урожайность сортов исследуемых экотипов была наибольшей в избыточно увлажненные 2003 и 2005 гг., что связано, прежде всего, с высокими значениями площади листьев и сухой биомассы в эти годы (табл. 2). В нормально увлажненный 2004г. урожайность сорта Прохоровка была достоверно выше на 3, 2 ц/га выше, чем у сорта Люба лесного экотипа.

Таблица 2

Урожайность сортов в разные годы возделывания

Годы возделывания	Степной экотип	Лесной экотип	
	Прохоровка, ц/га	Люба, ц/га	МиС, ц/га
2003г.	36,4±1,2	–	–
2004г.	35,1±0,71	31,9±0,64	–
2005г.	–	34,5±1,7	–
2006г.	28,7±0,72	–	27,1±1,15

Таким образом, у яровой пшеницы сортов степного и лесного экотипов прослеживается прямая зависимость значений площади листьев и сухой биомассы, а также вариабельность этих признаков от суммы осадков, выпавших за вегетацию. Внутрипопуляционная изменчивость дивергентно-конвергентного характера в посевах сорта Прохоровка степного экотипа положительно отражается на его урожайности.

*Литература*

Зайцев Г.И. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984. 424 с.  
 Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Казань, 1989. 145с.  
 Кутерман Ф.М. Биологические основы культуры пшеницы. М., 1953. 299 с.

**ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ МЕХАНИЗМ АДАПТИВНОГО ДЕЙСТВИЯ СЕЛЕНА ПРИ ГИПОТЕРМИИ В ПОБЕГАХ ВОЗОБНОВЛЕНИЯ *SOLANUM TUBEROSUM***

**Пузина Т.И., Прудников П.С.**

*Орел, Орловский государственный университет*

Селен – один из важнейших компонентов антиоксидантной защиты. Он входит в состав ряда ферментов (глутатионпероксидазы, глутатион-S-трансферазы), принимающих участие в поддержании перекисного гомеостаза. Наряду с этим, показано, что влияние данного микроэлемента распространяется на многие физиологические процессы, что свидетельствует о полифункциональном характере действия селена на растительный организм (Вихрева и др., 2001; Кузнецов и др., 2003; Солдатов, 2005). В этой связи имеет значение изучение «способа» его действия, то есть последовательной серии процессов, в результате которой возникает измеримый физиологический ответ. Исследование «способа» действия создает теоретическую основу управления продукционным процессом растения.

Одними из основных эндогенных регуляторов физиологических процессов являются фитогормоны (Полевой, 1982; Кулаева, 1995). Их роль в физиологии действия селена в оптимальных и стрессовых условиях среды остается малоисследованной.

Цель данной работы состояла в выявлении специфики действия селена на гормональный статус *Solanum tuberosum* L. при оптимальных температурных условиях и адаптации к гипотермии ( $-2^{\circ}\text{C}$ ). Для растений картофеля заморозки на первых этапах вегетации являются губительными.

Объектом исследования служили растения *Solanum tuberosum* сорта Скороплодный. После прохождения клубного покоя клубни переносили из овощехранилища в условия лаборатории. Для получения 30-дневных побегов возобновления клубни помещали в ящики с увлажненными опилками и проращивали в начале в темноте, а после появления на поверхности субстрата побегов возобновления – в люминистате «Флора-1» при температуре  $20\pm 2^{\circ}\text{C}$ .

Варианты опыта включали замачивание клубней на шесть часов в  $5,8\cdot 10^{-3}$  М растворе  $\text{Na}_2\text{SeO}_3$ ,  $5,7\cdot 10^{-5}$  М растворе ИУК и в растворе  $\text{Na}_2\text{SeO}_3$ +ИУК (в указанных концентрациях). Контролем служило замачивание клубней в воде. Гипотермию создавали, помещая ящики с 30-дневными побегами возобновления в низкотемпературный шкаф (Т 25/01) при температуре  $-2^{\circ}\text{C}$  на два часа. Контролем служили растения, выдерживаемые при оптимальной температуре  $20\pm 2^{\circ}\text{C}$ .

Для анализов отбирали средние пробы 30-дневных побегов возобновления, находящиеся в бесстрессовых условиях, в условиях двухчасовой гипотермии, через четыре и 24 часа после стресса, а также через 14 суток.

Содержание фитогормонов определяли методом твердофазного иммуоферментного анализа (Кудоярова и др., 1990), в качестве стандартных растворов гормонов были взяты: ИУК, зеатин, АБК («Serva», Германия). О липопероксидации мембран судили по количеству малонового диальдегида (Стальная, Гаришвили, 1977), о ростовой активности органов – по относительной скорости роста.

В таблицах и рисунках представлены средние арифметические из 5-кратной биологической повторности и их стандартные ошибки. Аналитическая повторность 5–7-кратная. Достоверность результатов оценивали при уровне доверительной вероятности выше 0,95 (Лакин, 1980).

В оптимальных условиях среды антиоксидант селен оказал неоднозначное действие на уровень гормонов в побегах возобновления: существенно повысил содержание ИУК, но заметно снизил количество зеатина и, особенно, АБК (табл.1). Механизм такого влияния неизвестен, однако, можно полагать, что селен участвует в регуляции метаболизма фитогормонов. Имеются сведения об ингибировании селеном активности фермента ауксинового обмена – ИУК-оксидазы (Kwid et al., 1989), уменьшении уровня пуринов – основных предшественников в биосинтезе цитокининов, регуляции работы альдегидоксидазы, участвующей в образовании общих предшественников ИУК и АБК (Sekimoto et al., 1997).

Таблица 1

Влияние селенита натрия на содержание фитогормонов в побегах возобновления, мкг/г сухой массы

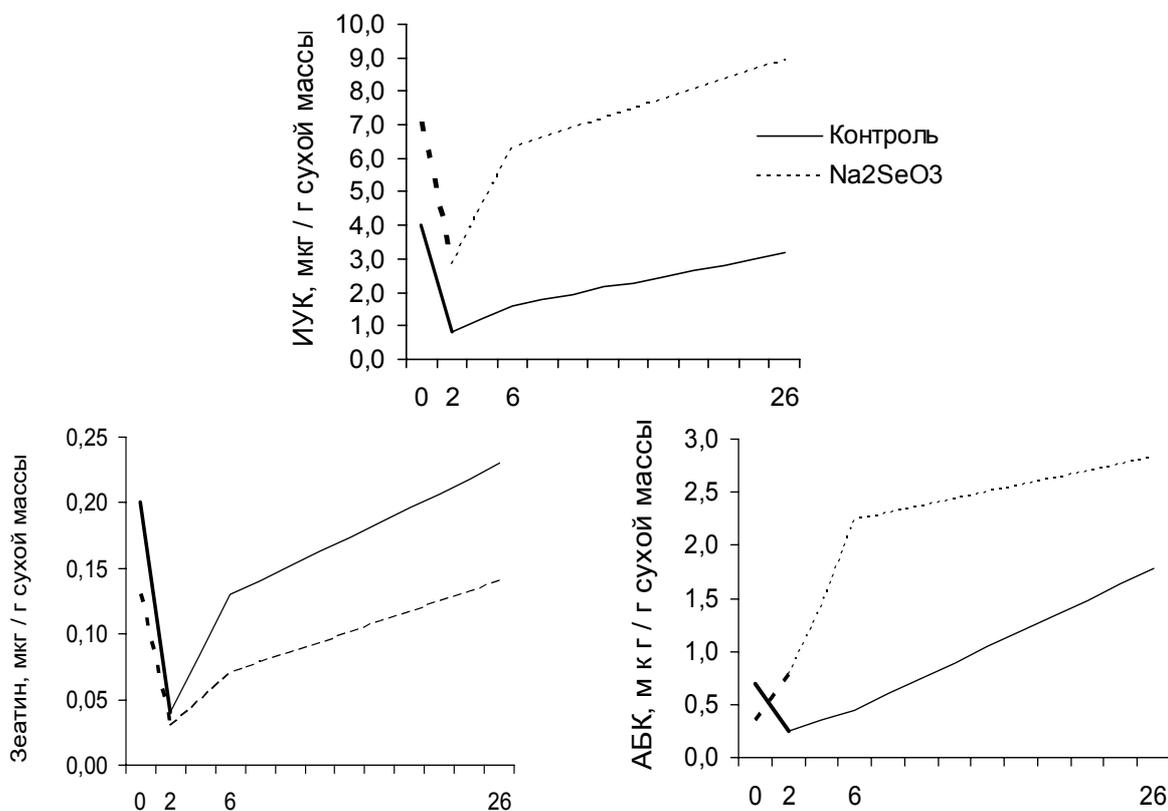
Вариант	ИУК	Зеатин	АБК
Контроль	$3,99\pm 0,24$	$0,20\pm 0,01$	$0,69\pm 0,04$
$\text{Na}_2\text{SeO}_3$	$7,10\pm 0,50$	$0,13\pm 0,01$	$0,36\pm 0,02$

В литературе не найдено сведений о влиянии селена на гормональный статус растений в условиях стресса. Вместе с тем, известен адаптивный эффект селена при действии стрессоров (Кузнецов и др., 2003). Результаты исследований показали, что в условиях двухчасовой гипотермии ( $-2^{\circ}\text{C}$ ) обогащение клубней селеном заметно сдерживало падение уровня ИУК и зеатина (рис.1). Количество абсцизовой кислоты, в отличие от контроля, возросло.

Было важным изучить ответ гормональной системы растений, обогащенных селенитом натрия, в первые часы последействия стрессора, так как это дает возможность выявить первичные реакции, регулирующие процесс выхода растения из состояния стресса. Полученные результаты показывают, что селен, способствовал более раннему восстановлению содержания ИУК до первоначального значения (в период между 4–24 часами после действия стрессора), тогда как в контрольном варианте ауксины так и не достигли бесстрессового уровня в исследуемый период (рис.1.). Максимум накопления АБК под влиянием селена отмечен уже к четырем часам после прекращения действия отрицательной температуры. В контроле достоверное повышение АБК наблюдали позднее.

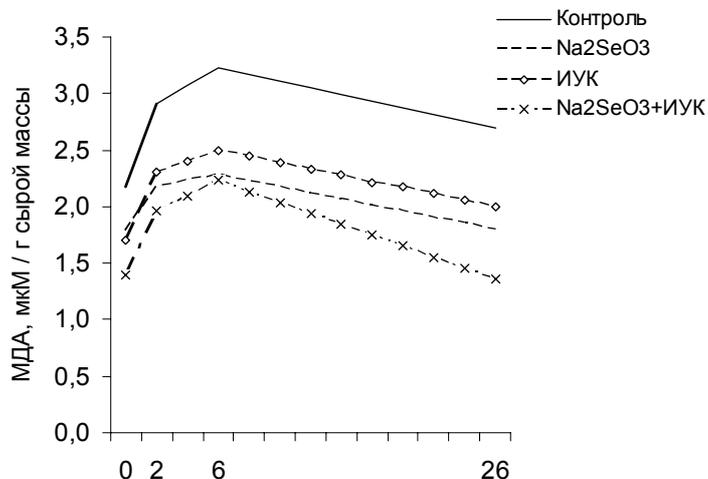
Роль фитогормонов в адаптации растений к стрессорам показана рядом исследователей (Галанова, Титов, 1989; Веселов, 2001; Пустовойтова и др., 2004). Представляло интерес сопоставить изменение содержания гормонов под влиянием селена в условиях гипотермии с работой антиоксидантной системы. Определяли содержание малонового диальдегида – конечного продукта перекисного окисления липидов мембран (рис.2). В оптимальных температурных условиях на фоне более высокого уровня ИУК селен уменьшал деградацию мембран. Наиболее наглядно эффект селена проявился при двухчасовом воздействии отрицательной температуры, когда тормозилось падение аукси-

на в побегах, и в первые часы адаптации – на фоне возрастания АБК и более быстрого восстановления уровня ИУК. Доказательством положительной роли ИУК в стабилизации процесса липопероксидации мембран явились опыты с экзогенной ИУК, которая уменьшила количество малонового диальдегида, а при совместном действии с селенитом усилила его эффект.



**Рис. 1.** Влияние селенита натрия на содержание ИУК, зеатина, АБК в побегах возобновления растений картофеля при адаптации к гипотермии.

0 – оптимальные температурные условия, 2 – 2<sup>х</sup>-часовая гипотермия, 6 – через 4 часа после стресса, 26 – через 24 часа после стресса. Жирные линии означают время воздействия отрицательной температуры (-2°С).



**Рис. 2.** Содержание малонового диальдегида в побегах возобновления растений картофеля при адаптации к гипотермии.

0 – оптимальные температурные условия, 2 – 2<sup>х</sup>-часовая гипотермия, 6 – через 4 часа после стресса, 26 – через 24 часа после стресса.

Специфически изменив гормональный статус и снизив перекисное окисление мембран, селен более чем на 20% уменьшил негативное действие отрицательной температуры на рост побегов возобновления картофеля и их придаточных корней через 14 суток после стресса (табл.2). И в данном случае, экзогенная ИУК при совместном применении с селенитом натрия усилила положительное влияние селена на ростовую активность.

Таблица 2

**Ростовая активность побегов возобновления и их придаточных корней через 14 суток после стресса (-2°C в течение двух часов)**

Вариант	Ростовая активность, %					
	сырой массы побегов		объема корневой системы		длины корневой системы	
	20±2°C	-2°C	20±2°C	-2°C	20±2°C	-2°C
Контроль	5,16±0,28	3,42±0,23	4,00±0,23	2,34±0,16	5,27±0,32	4,10±0,28
Na <sub>2</sub> SeO <sub>3</sub>	6,99±0,40	5,22±0,34	5,28±0,34	3,48±0,23	6,56±0,33	5,99±0,31
ИУК	10,82±0,72	8,91±0,57	5,72±0,36	3,72±0,23	7,24±0,51	6,80±0,41
Na <sub>2</sub> SeO <sub>3</sub> +ИУК	10,40±0,69	8,35±0,50	8,14±0,50	5,48±0,37	7,54±0,46	7,10±0,50

Таким образом, полученные результаты могут свидетельствовать о том, что адаптивное действие селена, проявившееся в конечном итоге на ростовой активности растений картофеля, по крайней мере, частично опосредовано изменением содержания фитогормонов.

#### Литература

- Веселов А.П.* Гормональная и антиоксидантная системы при ответе растений на тепловой шок: Автореф дис. ... д-ра биол. наук. М., 2001. 39с.
- Вихрева В.А., Хрянин В.Н., Гинс В.К., Блинохватов А.Ф.* Адаптогенная роль селена в высших растениях // Вестник Башкирского университета. 2001. № 2. С. 65 – 66.
- Кудоярова Г.Р., Веселов С.Ю., Каравайко Н.Н., Гюли-Заде В.З., Чередова Е.П., Мустафина А.Р., Мошков И.Е., Кулаева О.Н.* Иммуноферментная тест-система для определения цитокининов // Физиология растений. 1990. Т. 37. Вып.1. С. 193 – 199.
- Кузнецов Вас.В., Холодова В.П., Кузнецов Вл.В., Ягодин Б.А.* Селен регулирует водный статус растений при засухе // Доклады Академии наук. 2003. Т. 390. №5. С. 713 – 715.
- Кулаева О.Н.* Восприятие и преобразование гормонального сигнала у растений. Анализ проблемы и введение к публикации материалов Международного симпозиума: Восприятие и трансдукция гормональных сигналов у растений // Физиология растений. 1995. Т.42. №5. С. 661 – 670.
- Лакин Г.Ф.* Биометрия. М., 1980. 293с.
- Полевой В.В.* Фитогормоны, Л., 1982. 248с.
- Пустовойтова Т.Н., Жданова Н.Е., Жолкевич В.Н.* Последовательность изменений содержания ИУК и АБК в листьях огурца при прогрессирующей почвенной засухе // Физиология растений. 2004. Т. 51. №4. С. 569 – 574.
- Солдатов С.А.* Влияние селената натрия на рост, развитие и проявление пола у двудомных растений конопля: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2005. 28с.
- Стальная И.Д., Гаршивили Т.Г.* Метод определения малонового диальдегида с помощью тиобарбитуровой кислоты // Современные методы в биохимии. М., 1977. С. 66 – 68.
- Таланова В.В., Тутов А.Ф.* Действие экзогенных гормонов и ингибиторов синтеза белка при повреждающих растения томатов низких и высоких температурах // Физиология и биохимия культурных растений. 1989. Т.21. С. 48 – 52.
- Kwid S.C., Faraji B., Levander O.A.* Mechanism of indole-3-acetic acid oxidation by plant peroxidases: anaerobic stopped-flow spectrophotometric studies on horseradish and tobacco peroxidases // J. Biochemistry. 1989. V. 3. P. 305 – 312.
- Sekimoto H., Seo M., Takio K., Kamiya Y., Koshihara T.* Molecular cloning and sequence analysis of aldehyde oxidase from maize // Plant Physiology. 1997. V. 114. №3 (Suppl.). P.45 – 47.

## СТРУКТУРА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА И ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЛИСТЬЕВ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

**Ронжина Д.А., Иванов Л.А.**

*Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН*

Для наземных растений показано, что концентрация химических элементов и соединений в листьях тесно связана со структурой листа (Van Arendonk, Poorter, 1994; Van Arendonk et al., 1997; Niinemets et al., 1999a) и функциональной активностью вида (Poorter, Bergkotte, 1992; Grime et al., 1997; Пьянков и др., 2001). Такие показатели, как содержание углерода, азота и минеральных веществ в листьях, входят в комплекс причинно взаимосвязанных параметров (включая продолжительность жизни листа, УППЛ, скорость фотосинтеза и скорость роста), которые являются центральными в эко-

логической физиологии растений (Thompson et al., 1997; Niinemets et al., 1999b; Poorter, de Jong, 1999). Целью данной работы было выявить характер зависимости между параметрами структуры и химического состава листьев у водных растений.

Исследования проведены на 19 видах высших водных растений из 9 семейств (табл.). Материал собран в реках Сысерть и Исеть Свердловской области. Для анализа использовали листья, собранные в период цветения-плодоношения растений.

Эколого-биологическая характеристика изученных видов гидрофитов

Вид	Семейство	Экологическая группа
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	<i>Ceratophyllaceae</i>	СГпг
<i>Elodea canadensis</i> Michx.	<i>Hydrocharitaceae</i>	СГпг
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.	<i>Hydrocharitaceae</i>	СГпл
<i>Lemna gibba</i> L.	<i>Lemnaceae</i>	СГпл
<i>Lemna minor</i> L.	<i>Lemnaceae</i>	СГпл
<i>Lemna trisulca</i> L.	<i>Lemnaceae</i>	СГпг
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	<i>Haloragaceae</i>	УГпг
<i>Nuphar intermedia</i> Ledeb.	<i>Nymphaeaceae</i>	УГпл
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith	<i>Nymphaeaceae</i>	УГпл
<i>Nuphar pumila</i> (Timm) DC.	<i>Nymphaeaceae</i>	УГпл
<i>Nymphaea candida</i> J. Presl.	<i>Nymphaeaceae</i>	УГпл
<i>Persicaria amphibia</i> (L.) S. F. Gray	<i>Polygonaceae</i>	УГпл
<i>Potamogeton alpinus</i> Balb.	<i>Potamogetonaceae</i>	УГпг
<i>Potamogeton compressus</i> L.	<i>Potamogetonaceae</i>	УГпг
<i>Potamogeton natans</i> L.	<i>Potamogetonaceae</i>	УГпл
<i>Potamogeton pusillus</i> L.	<i>Potamogetonaceae</i>	УГпг
<i>Spirodela polyrhiza</i> (L.) Schleid.	<i>Lemnaceae</i>	СГпл
<i>Utricularia vulgaris</i> L.	<i>Lentibulariaceae</i>	СГпг
<i>Zannichellia palustris</i> L.	<i>Zannichelliaceae</i>	УГпг

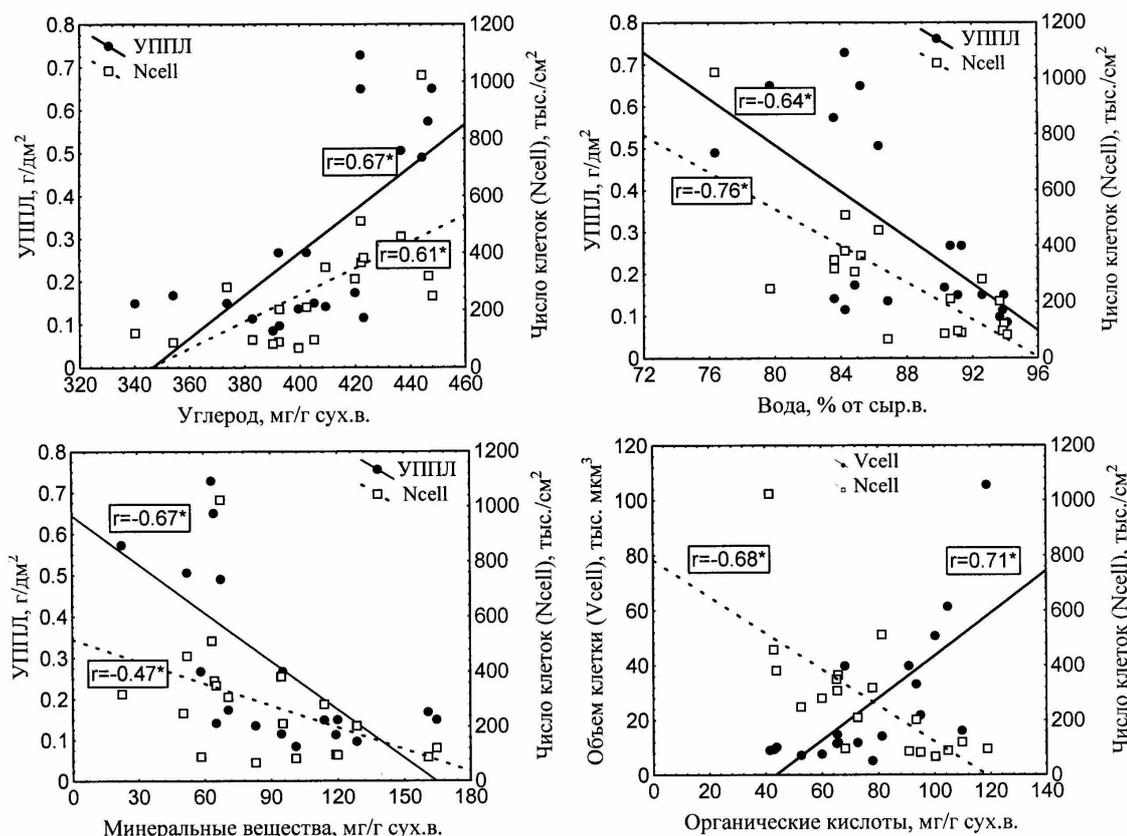
Обозначения: СГпг – гидрофиты, свободно плавающие в толще воды; УГпг – погруженные укореняющиеся гидрофиты; УГпл – укореняющиеся гидрофиты с плавающими на воде листьями; СГпл – гидрофиты, свободно плавающие на поверхности воды.

Количественные показатели структуры фотосинтетического аппарата изучали по методу Мокроносова А.Т. (1981). Для определения химической композиции среднюю пробу листьев с 10–15 растений фиксировали при 125<sup>0</sup>С и досушивали при 75<sup>0</sup>С в термостате. Общее содержание азота и углерода измеряли на автоматическом С-Н-N анализаторе. Количество растворимых сахаров и неструктурных полисахаридов определяли колориметрически с антроном. Концентрацию органических кислот определяли на основе измерения щелочности золы и содержания нитратов (Poorter et al., 1997). Общее содержание минеральных элементов рассчитывали как сумму золы и NO<sub>3</sub> с вычетом поправки на щелочность золы (Poorter, Bergkotte, 1992).

Наши исследования показали, что химический состав листьев гидрофитов тесно связан с количественными параметрами фотосинтетического аппарата – удельной поверхностной плотностью листа (УППЛ), объемом и числом фотосинтетических клеток. Мы обнаружили достоверную положительную корреляцию между содержанием углерода в листе и УППЛ и числом фотосинтетических клеток в единице площади листа (рис.). Ранее было показано, что масса листа у водных растений представлена преимущественно фототрофными тканями, и существует значимая достоверная корреляция между УППЛ и числом фотосинтезирующих клеток (Ронжина, Пьянков, 2001). Следовательно, можно предположить, что увеличение количества углерода в листе при увеличении УППЛ связано с развитием фотосинтетического аппарата листа. Увеличение содержания растворимых углеводов при увеличении УППЛ ( $r=0,48^*$ ) также может быть вызвано возрастанием мощности ассимиляционного аппарата листа. Для наземных растений установлено, что большое содержание углерода у видов с высокой плотностью листа обусловлено большой долей склеренхимы в листе (Van Arendonk, Poorter, 1994; Van Arendonk et al., 1997).

Результаты исследования показали, что у водных растений увеличение УППЛ и числа фотосинтетических клеток в единице площади листа сопровождалось снижением содержания минеральных веществ и воды в листе (рис.). Обратная корреляция между плотностью листа и концентрацией минералов также установлена ранее для наземных травянистых растений (Poorter, de Jong, 1999). В наземных местообитаниях растения с низкой УППЛ характеризуются высокой скоростью роста, и высокое содержание минералов необходимо таким растениям для поддержания осмотического потенциала на более высоком уровне по сравнению с медленно растущими видами (Poorter, Bergkotte, 1992).

Обнаружена положительная связь между объемом клетки мезофилла и содержанием органических кислот в листе (рис.). Вероятно, это обусловлено тем, что значительная часть органических кислот клетки накапливается в вакуоли, и эта органелла может занимать до 90% от объема клетки (Медведев, 2004).



Корреляции между параметрами структуры и химического состава листьев гидрофитов.

Значимые корреляции отмечены звездочкой ( $p \leq 0,001$ );  $r$  – коэффициент корреляции.

Таким образом, результаты наших исследований позволяют сделать заключение, что изменение структуры фотосинтетического аппарата у гидрофитов сопровождалось закономерными изменениями химического состава листьев. Это выразилось в увеличении содержания углерода и снижении количества минеральных веществ и воды в листьях при возрастании УППЛ и числа фотосинтезирующих клеток. Изменение объема клеток было связано с изменением содержания органических кислот в листе.

#### Литература

- Медведев С.С. Физиология растений. СПб., 2004. 336 с.
- Мокроносков А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М., 1981. 196 с.
- Пьянков В.И., Иванов Л.А., Ламберс Х. Характеристика химического состава листьев растений бореальной зоны с разными типами экологических стратегий // Экология. 2001. № 4. С. 243–251.
- Ронжина Д.А., Пьянков В.И. Структура фотосинтетического аппарата листьев пресноводных гидрофитов: I. Общая характеристика мезофилла листа и сравнение с наземными растениями // Физиология растений. 2001. Т. 48. С. 661–669.
- Grime J.P., Thompson K., Hunt R., Hodgson J.G., Cornelissen J.H.C., Rorison I.H., Hendry G.A.F., Ashenden T.W., Askew A.P., Band S.R., Booth R.E., Bossard C.C., Campbell B.D., Cooper J.E.L., Davison A.W., Gupta P.L., Hall W., Hand D.W., Hannah M.A. Integrated Screening Validates Primary Axes of Specialisation in Plants // Oikos. 1997. V. 79. P. 259–281.
- Niinemets U., Kull O., Tenhunen J.D. Variability in leaf and chemical composition as a function of canopy light environment in coexisting deciduous trees // Int. J. of Plant Science. 1999a. V. 160. P. 837–848.
- Niinemets U., Tenhunen J.D., Cantá N.R., Chaves M.M., Faria T., Pereira J.S., Reynolds J.F. Interactive effects of nitrogen and phosphorus on the acclimation potential of foliage photosynthetic properties of cork oak, *Quercus suber*, to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations // Global Change Biology. 1999b. V. 5. P. 455–470.
- Poorter H., Bergkotte M. Chemical composition of 24 wild species differing in relative growth rate // Plant, Cell and Environment. 1992. V. 15. P. 221–229.
- Poorter H., de Jong R. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity // New Phytologist. 1999. V. 143. P. 163–176.
- Poorter H., van Berkel Y., Baxter R., Den Hertog J., Dijkstra P., Gifford R.M., Griffin K.L., Roumet C., Roy J., Wong C.S. The effect of elevated CO<sub>2</sub> on the chemical composition and construction costs of leaves of 27 C<sub>3</sub> species // Plant, Cell and Environment. 1997. V. 20. P. 472–482.

Thompson K., Parkinson J.A., Band S.R., Spencer R.E. A comparative study of leaf nutrient concentrations in a regional herbaceous flora // *New Phytologist*. 1997. V. 136. P. 679–689.

Van Arendonk J.J.C.M., Poorter H. The chemical composition and anatomical structure of leaves of grass species differing in relative growth rate // *Plant, Cell and Environment*. 1994. V. 17. P. 963–970.

Van Arendonk J.J.C.M., Niemann G.J., Boon J.J., Lambers H. Effect nitrogen supply on the anatomy and chemical composition of leaf of four grass species belonging to the genus *Poa*, as determined by image-processing analysis and pyrolysis-mass spectrometry // *Plant, Cell and Environment*. 1997. V. 20. P. 881–897.

## ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

Сазонова Т.А., Придача В.Б.

Петрозаводск, Институт леса Карельского научного центра РАН

Хвойные растения широко представлены в условиях Северо-Запада России. Основными лесообразующими породами являются *Pinus sylvestris* L. и *Picea abies* (L.) Karst., которые различаются по своим биологическим характеристикам. В литературе имеется большое число исследований, касающихся лесоводческих проблем (Казимиров и др., 1977; Волков, 2003 и др.), биологии развития (Кищенко, 2000), физиолого-биохимических перестроек в сезонной и онтогенетической динамике (Новицкая, 1984; Габукова, 1989; Чернобровкина, 2001 и др.) хвойных растений данного региона.

Цель нашей работы – исследование эколого-физиологических аспектов жизнедеятельности *Pinus sylvestris* и *Picea abies*. Для оценки жизнедеятельности растительного организма мы использовали параметры водного и минерального обменов. По этим показателям мы изучали реакцию *Pinus sylvestris* L. и *Picea abies* (L.) Karst. на закономерно изменяющиеся в течение суток и года гидрометеорологические и эдафические условия.

Известно, что исследуемые нами виды хвойных растений хорошо адаптированы к климатическим условиям северных регионов. Результаты нашего исследования в среднетаежной подзоне в сосняке черничном (Республика Карелия, полевая лаборатория «Габозеро») показали высокую интенсивность процесса водного обмена в широких пределах варьирования гидрометеорологических факторов. Это свидетельствовало о приспособленности исследуемых видов к широкому диапазону условий вегетации. Так, максимальная движущая водный поток сила у *Pinus sylvestris* и *Picea abies* наблюдалась при температуре ( $T$ ) и относительной влажности ( $H$ ) воздуха, равных  $\sim 15\text{--}25^{\circ}\text{C}$  и  $\sim 35\text{--}60\%$ . Диапазоны  $T$  и  $H$  одинаковы в разные вегетационные периоды. Их сходство для двух видов древесных растений является правомерным, поскольку они произрастают в регионах с одинаковой вариабельностью климатических условий.

Наши многолетние данные, полученные в условиях достаточного почвенного увлажнения, показали, что водный режим *Pinus sylvestris* и *Picea abies* закономерно изменяется в течение суток и вегетационного периода. Максимальные скорости водного потока по стволам *Pinus sylvestris* L. и *Picea abies* (L.) Karst. составили 9,96 и 8,60 г см<sup>-2</sup> ч<sup>-1</sup>. Наибольшие среднесуточные величины  $V$ , наблюдаемые в летние месяцы, составили, например, в 1992 г. у *Pinus sylvestris* и *Picea abies*  $3,6 \pm 0,25$  и  $2,9 \pm 0,3$  г см<sup>-2</sup> ч<sup>-1</sup>. Как среднесуточные, так и максимальные величины  $V$  у *Pinus sylvestris* были выше, чем у *Picea abies*, что связано с большим ксилемным сопротивлением у *Picea abies* по сравнению с *Pinus sylvestris* (Hellkvist et al., 1974). Дневные величины водных потенциалов побегов *Pinus sylvestris* и *Picea abies* варьировали в пасмурную и холодную погоду в пределах  $-0,65 \dots -0,95$  МПа, в солнечную – *Pinus sylvestris*  $-1,0 \dots -1,6$  МПа и *Picea abies*  $-1,1 \dots -2,5$ , ночные  $\Psi_{max}$  для обоих видов колебались от  $-0,3$  до  $-0,7$  МПа.

Диапазоны изменчивости показателей водного обмена сохранялись в разные вегетационные периоды. Это явилось основанием для расчета средних за вегетационный период, который является целостным этапом в развитии древесного растения, величин скорости водного потока и водных потенциалов. Мы установили, что усредненные за эти интервалы времени показатели водного режима являются инвариантными, т. е. их величины слабо варьируют в разные вегетационные периоды. Эти данные свидетельствуют об адаптации процесса водного обмена не только к изменяющимся суточным и годичным ритмам, но и к среднегодовым значениям климатических показателей, что согласуется с гипотезой Л.К. Кайбияйна (2003) о существовании параметрической адаптации.

Аналогичные закономерности поддержания устойчивого диапазона варьирования при изменяющихся условиях среды мы установили по показателям минерального обмена *Pinus sylvestris* и *Picea abies*, которые были исследованы в среднетаежной подзоне в сосняке черничном и ельнике черничном (Республика Карелия, Ботанический сад ПетрГУ). Также как и показатели водного обмена, усредненные за период вегетации данные по минеральному обмену – содержание и соотношение  $N : P : K$  в ксилемном соке *Pinus sylvestris* не различались по годам исследования, т.е. являлись инвариантными характеристиками. В то же время отклонения от средних за вегетацию значений мы наблюдали при исследовании годичной динамики содержания и соотношения  $N : P : K$  в ксилемном соке, почках, одно- и двухлетней хвое, поскольку потребности в минеральных элементах в разные фазы развития растения различны. При этом если содержание  $N$ ,  $P$  и  $K$  в разных органах и тканях в течение вегетации колебалось в значительных пределах (в

2–3 раза), то их соотношение варьировало в меньшей степени. Наряду с этим оно значимо изменялось в процессе развития хвои от почки до двухлетней хвои.

Таким образом, исследование переменных водного и минерального обменов во времени выявило их инвариантность в погодичной динамике.

Известно, что ареалы хвойных растений достаточно широки, и они произрастают в различных почвенно-климатических условиях. Поэтому представляло интерес посмотреть, изменяются ли значения инвариантных показателей в пространстве, в частности в зависимости от эдафических условий.

Наши исследования предрасветных и дневных водных потенциалов охвоенных побегов *Pinus sylvestris*, произрастающих в разных эдафических условиях и входящих в экологический ряд сосновых древостоев, показали отсутствие значимых различий в этих величинах как по отдельным дням, так и в целом за период вегетации. Одинаковыми были и диапазоны их изменчивости. Вариабельность этих величин была связана с колебаниями погодных условий и водного статуса растений, но не зависела от почвенных условий.

Изучение показателей минерального обмена *Pinus sylvestris* и *Picea abies*, входящих в экологические ряды сосновых и еловых древостоев, показало стабильность  $N : P : K$  в различных органах, тканях и целом растении. Это свидетельствовало о сбалансированности в растениях основных обменных процессов, несмотря на различия в почвенных условиях. При этом больший уровень стабильности соотношения  $N : P : K$  был отмечен для *Picea abies* по сравнению с *Pinus sylvestris*, для которой выявлены две контрастные группы фитоценозов.

Анализ содержания минеральных элементов по органам растений (хвоя, кора, корни и ствол) показал их зависимость от почвенных условий. В то же время, при расчете на целое растение (единицу массы древостоя) были получены стабильные значения содержания зольных элементов и азота. Для соснового древостоя эта величина составила  $4,51 \pm 0,06$  кг  $t^{-1}$ , коэффициент вариации 3,5%; для елового древостоя –  $1,09 \pm 0,03$  %, коэффициент вариации 7,2%. Этот результат представляет особый интерес, поскольку выявленные различия при расчете на орган и целое растение свидетельствуют о существовании механизма поддержания гомеостаза на уровне организма за счет перераспределения минеральных элементов между органами. Это предположение подтверждается исследованиями структуры фитомассы при изменении почвенно-климатических условий и, в частности, для анализируемых экологических рядов сосновых и еловых древостоев (Казимиров и др., 1977). Сопоставление данных по содержанию минеральных элементов в органах растений и по их структурным характеристикам показало, что при ухудшении почвенных условий увеличивается доля органов более богатых элементами минерального питания (хвоя, корни) и уменьшается доля более бедных (ствол). Такие изменения приводят к тому, что в единице органической массы содержание зольных элементов и  $N$  оказывается постоянным, не зависящим от почвенных условий.

Следовательно, формирование в худших условиях произрастания относительно высоких запасов хвои и корней, т.е. органов, выполняющих ассимиляционную и поглощающую функции, является адаптивным механизмом, направленным на обеспечение необходимого для нормальной жизнедеятельности растения уровня содержания и соотношения элементов минерального питания. В литературе этот механизм называют «структурная адаптация» (Кайбияйнен, 2003).

Результаты нашего исследования показали, что инвариантные показатели по водному и минеральному обмену поддерживаются растительным организмом на определенном уровне и, таким образом, стратегия адаптации древесных хвойных растений к изменяющимся условиям среды направлена на поддержание гомеостаза за счет изменения масс органов растения.

Такую стратегию адаптации обеспечивают ряд структурных особенностей, присущих древесному растению как жизненной форме. Прежде всего, это – значительная масса растения, большая площадь ассимилирующей поверхности, причем разновозрастной; огромные пулы запасных веществ, в том числе субстратов для дыхания; длительная временная продолжительность жизненного цикла и возможность остановки процессов развития; большой объем неживых (одревесневших) тканей в проводящей системе. В отношении хвойных растений большое значение имеет и их эволюционная древность, связанная с типом проводящей системы (трахеиды, а не сосуды). Все это создает большой резерв структурных компонентов, соотношения между которыми могут варьировать, не нарушая целостности растительного организма.

#### Литература

- Волков А.Д. Биоэкологические основы эксплуатации ельников северо-запада таежной зоны России. Петрозаводск, 2003. 246 с.
- Габужова В.В. Фосфорный обмен у сосны на Севере. Петрозаводск, 1989. 152 с.
- Казимиров Н.И., Волков А.Д., Зябченко С.С., Иванчиков А.А., Морозова Р.М. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера. Л.: 1977. 304 с.
- Кайбияйнен Л.К. Эколого-физиологические исследования сосны и сосновых древостоев // Тр. КарНЦ РАН. Петрозаводск. 2003. Вып. 5. С. 65–73.
- Кищенко И.Т. Рост и развитие аборигенных и интродуцированных видов семейства Pinaceae Lindl. в условиях Карелии. Петрозаводск, 2000. 211 с.

Новицкая Ю.Е., Чикина П.Ф., Софронова Г.И., Габукова В.В., Макаревский М.Ф. Физиолого-биохимические основы роста и адаптации сосны на Севере. Л.: 1985. 156 с.

Чернобровкина Н.П. Экофизиологическая характеристика использования азота сосной обыкновенной. СПб.: 2001. 175 с.

Hellkvist J., Richards G.P., Jarvis P.G. Vertical gradients of water potential and tissue relations in Sitka spruce trees measured with the pressure chamber // J. Appl. Ecol. 1974. V. 11. P. 637–667.

## РАЗВИТИЕ МИКРОРАСТЕНИЙ ЕЖЕВИКИ ПРИ ДЛИТЕЛЬНОМ ХРАНЕНИИ *IN VITRO*

Саматова И.С., Шарова Е.И., Щипарев С.М., Гавриленко Т.А., Медведев С.С.

Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский Государственный Университет

Длительное поддержание коллекций генбанков в естественных условиях среды способствует накоплению в растениях заболеваний и вредителей, в результате чего происходит потеря образцов. Практическое решение проблемы состоит в сохранении коллекций в контролируемых условиях среды на основе использования современных технологий. Для поддержания больших коллекций микрорастений необходимо разрабатывать эффективные и низкочастотные методы длительного хранения *in vitro*. Одним из подходов к решению данной проблемы является увеличение сроков беспересадочного хранения через замедление роста микрорастений при понижении температуры до +5°C. Однако при хранении микрорастений в этих условиях низкая температура может действовать, как стрессовый фактор для растения.

Ответы растения на стресс очень сложны, и в них вовлечено много метаболических путей (Steponkus et al., 1993). Особый интерес представляет выяснение роли ферментных систем в приспособлении к неблагоприятным условиям среды. Активное участие во многих адаптивных реакциях растительного организма в ответ на стрессовые факторы принимают различные пероксидазы (Prasad et al., 1995) и активные формы кислорода (АФК), в первую очередь – H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (Levine et al., 1994).

Целью настоящей работы является изучение физиологических и биохимических процессов при длительном хранении *in vitro* для разработки методов мониторинга и торможения старения микрорастений.

Объектом исследования служили микрорастения ежевики (*Rubus eubatus*) из *in vitro* коллекции ВНИИР им. Н.Н.Вавилова.

Перед постановкой на длительное хранение было проведено размножение коллекционных микрорастений ежевики путем их черенкования в стерильных условиях. Черенки высаживали на среду Мурасиге-Скуга (МС) (Reed, 1996) с добавлением цитокинина (бензиламинопурина, 1 мг/л). Через 10–14 дней пересаживали на питательную среду МС, дополненную ауксином ИУК (0,4 мг/л), для их дальнейшего роста и укоренения. Через 3–4 недели полученные микрорастения, высотой 30–40 мм, пересаживали в пробирки с питательной средой МС с половинным составом макро- и микроэлементов. На всех этапах работы с микрорастениями использовали фотопериод длинного дня (16 ч освещения и 8 ч темноты) и температуру 20–23°C на свету и 16–18°C в темноте. Отобранные микрорастения высотой 35–60 мм, с 8–15-ю листьями с хорошо сформированной корневой системой переносили в условия длительного беспересадочного хранения (+5°C, интенсивность освещения 500–700 лк и фотопериод короткого дня – 8 часов свет /16 часов темнота). Исследовали динамику изменения биохимических показателей хранящихся при температуре +5°C. У контрольных микрорастений и в вариантах 4, 8 и 12 месяцев хранения анализировали следующие биохимические показатели: содержание свободного пролина, пероксида водорода, а также активность легкорастворимых и ионсвязанных пероксидаз. Получаемые результаты рассчитывали на единицу сырой массы растений.

Для определения содержания свободного пролина использовали модифицированную методику Бутса (Butes et al., 1973). Метод основан на взаимодействии свободного пролина с нингидриновым реактивом, образующим розово-красную окраску. Содержание свободного пролина определяли по калибровочной кривой, построенной с использованием растворов пролина в диапазоне концентраций от 50 до 150 мкг/мл, и выражали в микрограммах на г сырой массы.

Содержание H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> определяли по методу FOX (Gay et al., 2000). Этот метод основан на изменении окраски ксиленового оранжевого при окислении пероксидом водорода Fe<sup>2+</sup> в Fe<sup>3+</sup> в растворе разбавленной серной кислоты. С Fe<sup>3+</sup> связывается краситель ксиленовый оранжевый, образуя комплекс с максимумом поглощения при 560 нм. Концентрацию H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> в пробе рассчитывали по калибровочной кривой, построенной с использованием растворов H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (10–40 мкМ) в хлорной кислоте, подверженных такой же, как проба, процедуре очистки на анионообменной колонке.

Активность растворимых и связанных с клеточными стенками пероксидаз определяли по скорости окисления гваякола, по стандартной методике (Lin et al., 1999). Пероксидазную активность оценивали по ско-

рости образования продукта реакции тетрагваякола ( $\epsilon_{470\text{нм}}=0,0266\text{мкМ}^{-1}\text{см}^{-1}$ ) на линейном участке реакционной кривой и относили к 1 г сырой массы, измеряя каждые 0,5 мин интенсивность окраски на СФ-46.

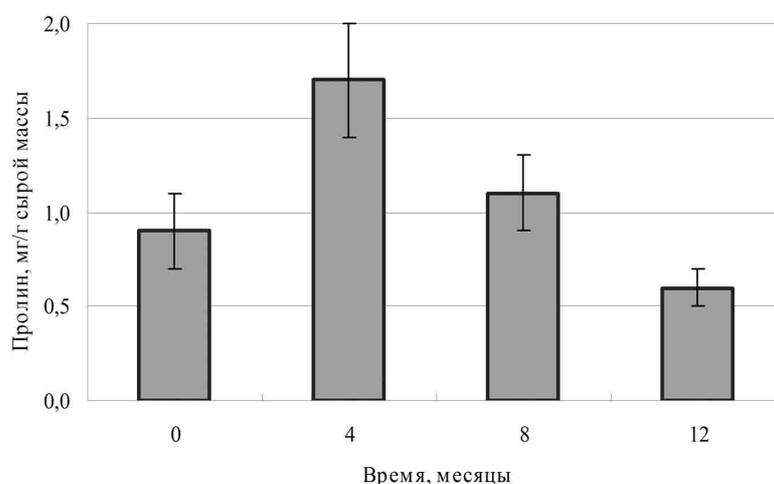
Биохимические анализы повторяли 10 раз. На рисунках и таблицах приведены стандартные ошибки средних.

Известно, что в стрессовых ситуациях в растениях в больших количествах образуются вещества, которые служат индикаторами их неблагополучного состояния. Одним из таких веществ является пролин. Содержание пролина резко повышается при действии на растения различных стрессовых факторов (Минибаева, 2005). Для того, чтобы выяснить оказывают ли условия хранения стрессовое воздействие, было проанализировано содержание свободного пролина в процессе хранения растений ежевики при температуре  $+5^{\circ}\text{C}$ . На рис. 1 видно, что на начальных этапах хранения содержание пролина значительно повышается от 0,9 мг/г до 1,7 мг/г, но затем снижается до 0,6 мг/г. Повышение содержания свободного пролина в растениях ежевики при температуре  $+5^{\circ}\text{C}$ , по-видимому, является результатом ответной реакции растений ежевики на низкотемпературный стресс. Дальнейшее снижение содержания пролина, которое наблюдается после 8-ми месяцев хранения, можно объяснить двумя причинами. Во-первых, после того, как растение приобретает устойчивость к низкотемпературному стрессу, пролин, вероятно, перестает интенсивно образовываться. Во-вторых, при более длительном воздействии низких температур растения ежевики, возможно, не способны проявлять устойчивость к стрессовым воздействиям, и образование пролина прекращается. Это может быть связано с истощением питательной среды в пробирках выращиваемых растений и изменением газового состава (Larcher, 1995).

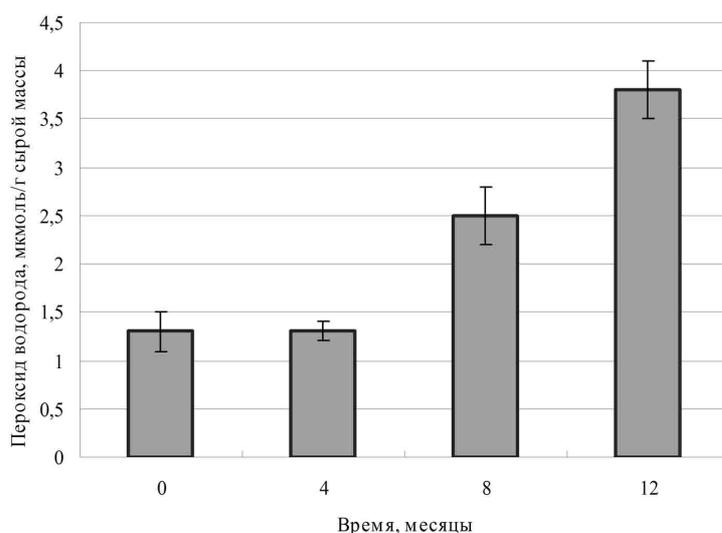
Практически все стрессовые воздействия в растительных организмах сопровождаются генерацией активных форм кислорода (АФК) (Минибаева, 2005). Поэтому в дальнейшей работе было проанализировано изменение динамики уровня пероксида водорода, аскорбиновой кислоты и активности пероксидаз в растениях ежевики в процессе длительного хранения.

Было показано, что в листьях растений, хранящихся длительное время при низкой температуре, уровень  $\text{H}_2\text{O}_2$  не меняется в течение первых 4 месяцев ( $1,3\pm 0,1$  мкмоль/г сырой массы) и затем постепенно возрастает, достигая  $3,8\pm 0,3$  мкмоль/г сырой массы через 12 месяцев хранения (рис. 2).

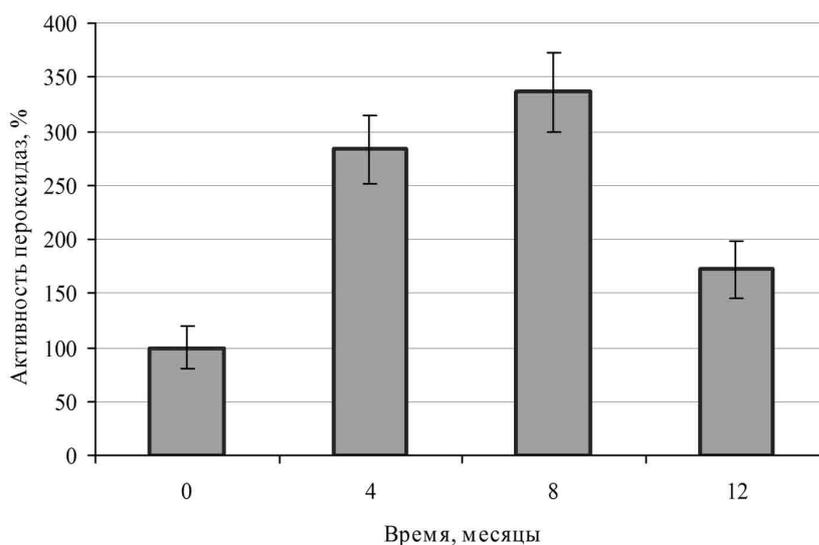
Известно, что стрессовые факторы могут индуцировать появление новых изоформ пероксидаз (Prasad et al., 1995). В нашей работе было показано, что активность пероксидаз в листьях ежевики резко повышается через 4–8 месяцев хранения (от 10–20 мкмоль/(мин·г.) до 50,3 мкмоль/(мин·г.) сырой массы) и затем начинает снижаться, уменьшаясь до 30–35 мкмоль/(мин·г.) сырой массы через 12 месяцев хранения (рис.3). Вероятно, в начальный период хранения высокая активность пероксидаз способствовала поддержанию содержания  $\text{H}_2\text{O}_2$  на низком уровне. Отдельные измерения активности легко растворимых и ионосвязанных пероксидаз показали, что легко растворимые пероксидазы проявляют в 5–15 раз более низкую активность по сравнению с активностью ионосвязанных пероксидаз. Это означает, что основное количество пероксидаз вероятно связано с клеточными стенками (Zhang et al., 1997).



**Рис.1.** Динамика содержания свободного пролина в микрорастениях ежевики при длительном хранении *in vitro* при температуре  $+5^{\circ}\text{C}$ .



**Рис.2.** Динамика содержание пероксида водорода в листьях микрорастений ежевики при длительном хранении *in vitro* при температуре +5°C.



**Рис.3.** Динамика активности пероксидаз в листьях микрорастений ежевики при длительном хранении *in vitro* при температуре +5°C.

Литературные данные и результаты, полученные в нашей работе, позволяют предположить, что активность пероксидаз в растениях ежевики повышается под воздействием пониженных температур, которые стимулируют адаптивный ответ организма на стресс. Понижение активности пероксидаз в листьях ежевики при более длительном хранении в условиях низких температур, возможно, связано с естественным старением растений. К тому же пероксидазы могут быстро инактивироваться при большой концентрации пероксида водорода (Fry et al., 2000). Вероятно, по этой причине происходит повышение уровня пероксида водорода в листьях микрорастений ежевики при длительном хранении.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Bioersivity International/Navilov Genebank/ LoA 07/053 и гранта РФФИ 05-04-49619.

*Литература*

Минибаева Ф.В. Активные формы кислорода и ионная проницаемость плазмалеммы в растительных клетках при стрессе // Дисс. на соискание уч. степени д-ра биол. наук. СПб. 2005. С. 365.

- Butes S.L., Wilderen R.P., Teany I.D.* Rapid determination of free proline for water-stress studies // *Plant a. Soil.* 1973. V. 39. P.205–207.
- Fry S.C., Willis S.C.M., Paterson A.E.J.* Intraprotoplasmic and wall-localised formation of arabinoxylan-bound diferulates and larger ferulate coupling-products in maize cell-suspension cultures // *Planta.* 2000. V. 211. P. 679–692.
- Gay C., Gebicki J.M.* A critical evaluation of the effect of sorbitol on the ferric-xylenol orange hydroperoxide assay // *Anal. Biochem.* 2000. V. 284. P. 217–220.
- Larcher W.* Ecophysiology and Stress Physiology of functional Groups // *Physiological Plant Ecology.* 1995. P. 321–327.
- Levine A., Tenhaken R., Dixon R.A., Lamb C.J.* H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> from the oxidative burst orchestrates the plant hypersensitive response // *Cell.* 1994. V. 79. P. 583–593.
- Lin C.C., Kao C.H.* NaCl induced changes in ionically bound peroxidase activity in roots of rice seedlings // *Plant and Soil.* 1999. V. 216. P. 147–153.
- Prasad T.K., Anderson M.D., Stewart C.R.* Localization and characterization of peroxidases in the mitochondria of chilling-acclimated maize seedlings // *Plant Physiology.* 1995. V. 108. P. 1597–1605.
- Reed B.M.* The *in vitro* genebank of temperate fruit and nut crops at the National Clonal Germplasm Repository – Corvallis // *Management of Field and in vitro Germplasm Collection.* 1996. P. 132–135.
- Steponkus P.L., Uemura M., Webb M.S.* Two species that widely differ in their freezing tolerance and plasma membrane lipid composition // *In Advances in Low Temperature Biology.* 1993. P. 211–312.
- Zhang H., Wang J., Nikel U., Allen R.D., Gudman H.M.* Cloning and expression of an *Arabidopsis* gene encoding putative peroxisomal ascorbate peroxidase // *Plant Molecular Biology.* 1997. V. 34. P. 967–971.

## О ПРИЧИНАХ БОЛЬШОЙ ИНТЕНСИВНОСТИ ДЫХАНИЯ У РАСТЕНИЙ СЕВЕРА И ГОР

Семихатова О.А., Кирпичникова О.В.

*Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН*

Одна из давно выявленных физиологических особенностей растений Севера и гор – это высокая интенсивность дыхания в условиях низкой температуры их местообитания. История доказательства применимости к этим растениям закона Штокера изложена нами в 2007 году (Иванова, Васьковский, 1976; Semikhatova, Gerasimenko, Ivanova, 1992; Семихатова, 2007). Напомним, что согласно закону Штокера, у разных растений при температуре вегетационного периода в месте их естественного произрастания интенсивности дыхания одинаковы. Действительно, у обитателей холодных условий при низкой температуре ( $\approx 10^{\circ}\text{C}$ ) интенсивность дыхания – назовем ее ИД<sub>10</sub> равна интенсивности дыхания в умеренной зоне ( $\approx 20^{\circ}\text{C}$ ). Объяснить причину ИД<sub>10</sub> старались многие исследователи, объяснения зависели и от времени их высказывания, и от специализации авторов. Цель настоящей работы – критический обзор этих объяснений.

В одном из первых детальных исследований северных растений (Wager, 1941) было предположено, что причиной высокого дыхания является большое количество запасных углеводов. Дальнейшие исследования подтверждали накопление больших запасов ассимилятов у растений холодных местообитаний, что косвенно свидетельствовало о их роли в усиленном дыхании. Поэтому высказанное Wager мнение часто приводится и в настоящее время. Кроме того, показано, что в отличие от растений умеренных условий горные растения преимущественно используют в дыхании не новообразуемые при фотосинтезе ассимиляты, а ранее отложенные углеводы. Однако большое количество запасенных веществ не может быть причиной ИД<sub>10</sub>, а представляет собой лишь возможность его осуществления.

Естественно, что среди поисков причин ИД<sub>10</sub> было и изучение самой температурной зависимости дыхания растений Севера и гор, чтобы выявить, есть ли у них специфика величин коэффициента Вант-Гоффа (Q<sub>10</sub>). Поскольку применяемые при этом условия и методы определения дыхания были различны, результаты получались неоднозначными. Однако теперь доказано, что закономерности изменений и величины Q<sub>10</sub> одинаковы у растений всех местообитаний, включая Север и горы (Tjoelker, Oleksin, Reich, 2001), а отклонения от этой общей закономерности наблюдаются при влиянии на дыхание одновременно с температурой других (другого) факторов, т.е. в условиях двух- (много)факторных воздействий (Atkin, 2005).

Появление данных об увеличении доли альтернативного пути транспорта электронов в дыхании при адаптации растений к низкой температуре побудили ряд авторов провести определения активности этого пути у растений холодных местообитаний. Несмотря на некоторые публикации в подтверждение такой «посылки», более обстоятельные исследования доказали, что у растений холодных местообитаний при низкой температуре нет увеличения степени участия в дыхании альтернативного пути транспорта электронов (Kötner, Pelaez Menendez-Riedl, 1989).

Для выяснения причин ИД<sub>10</sub> большое значение имеют исследования адаптации растений к низкой температуре. В большинстве таких исследований основное внимание уделяется состоянию объектов и условиям температурного воздействия, но ряд авторов упоминает необходимость дыхательных затрат для обеспечения

энергией адаптационных процессов, т.е. адаптационную составляющую – термин, введенный Молдау и Куперманом. Однако затраты энергии на адаптацию к особенностям среды обитания в качестве причины ИД<sub>10</sub> упоминались, насколько нам известно, только в 1962 г. (Семихатова, 1962).

В качестве причины ИД<sub>10</sub> в мировой литературе часто приводится увеличение числа митохондрий, выявленное в клетках растений Севера и гор российскими анатомами. Формулируя итоги своих работ, они также говорят об амплификации органелл как причине ИД<sub>10</sub> (Мирославов, Вознесенская, Буболо, 1999). Однако это, строго говоря, не причина, а средство осуществления ИД<sub>10</sub>, а причиной является связанное с большим числом органелл увеличение потребностей в энергии и интермедиатах для их построения и поддержания, на что указывают и сами авторы.

Упомянувшись как причина ИД<sub>10</sub> давние представления о том, что у растений холодных местообитаний в клетках выше содержание белков и липидов, в настоящее время вылились в изучение их качественных особенностей. Так, в отношении липидов показано, что у растений, которые выносят холод, в составе липидов больше ненасыщенных жирных кислот, несколько иной их набор и взаиморасположение (Guschina, Narwood, 2006). Это меняет свойства мембран, увеличивает их текучесть, что несомненно влияет на энергопотребляющие процессы транспорта и компартментации веществ в клетках. Помимо количества белков, выявляли их кинетические особенности у растений разных местообитаний. Так для объяснения ИД<sub>10</sub> до сих пор цитируют работу М. Earnshaw (1981), показавшую снижение энергии активации ферментов дыхательной системы у северных растений. То же у ряда ферментов получали другие исследователи. Кроме того, ряд авторов привлекает для объяснения ИД<sub>10</sub> развиваемые В.Я. Александровым (1975) представления о том, что в низкотемпературных условиях Севера и гор увеличивается конформационная подвижность белков (Лютюва, 1995). Здесь также точнее говорить, что не сами эти изменения приводят к усилению дыхания, а их следствия, а именно увеличение в обоих случаях скорости оборота белков и следовательно количества энергии для их ресинтеза.

Большое значение для понимания ИД<sub>10</sub> имели детальные исследования минерального питания растений тундры, проводимые Ф. Chapin. В условиях Севера большую трудность для растений представляет обеспечение метаболизма необходимыми элементами минерального питания. Холодные плохо аэрируемые почвы бедны соединениями азота и фосфора. Тем не менее их поглощение корнями происходит с большой активностью (Chapin, Shaver, 1985; Chapin, Bloom, Field, Waring 1987). Для этого необходимы серьезные энергетические затраты. Они могут составлять значительную часть высокого дыхания поддержания, для осуществления которого в клетках северных растений находится большое количество митохондрий. Таковы в схематическом изложении факты и их объяснения, авторами исследований минерального питания растений тундры (Chapin, 1983).

Здесь следует также упомянуть хорошо обоснованные представления этого автора об опосредованном влиянии низкой температуры (через другие, связанные с ней факторы) на жизнь растений. О большой вероятности влияния на дыхание других факторов кроме температуры говорят и приведенные выше изменения метаболизма растений Севера и гор.

На основании сказанного ясно, что нет одной причины, вызывающей большую интенсивность дыхания при низкой температуре обитания растений Севера и гор, обозначенную нами как ИД<sub>10</sub>. Причин этой ИД<sub>10</sub> несколько: это потребности в интермедиатах и энергии со стороны тех изменений структурно-функциональной организации клеток, которые обеспечивают возможность обитания растения в условиях низкой температуры. Эти потребности можно объединить в дыхании поддержания или рассматривать с более современной точки зрения как отдельные составляющие общего дыхания (Cannell, Thornley, 2000). По мере прогресса научных знаний число этих составляющих будет увеличиваться. В настоящее время возникает другой вопрос: почему общее количество таких дыхательных затрат подчиняется закону Штокера.

#### Литература

- Александров В.Я. Клетки, макромолекулы и температура. Л.: Наука, 1975. 329 с.
- Иванова Т.И., Васильковский М.Д. Дыхание растений острова Врангеля // Бот. Журн. 1976. Т. 61. № 3. С. 324–332.
- Лютюва М.И. Изменение термостабильности и кинетических свойств ферментов при адаптации растений к температуре // Физиология растений. 1995. Т. 42. №. 6. С. 929–941.
- Мирославов Е.А., Вознесенская Е.В., Буболо Л.С. Ультраструктурные основы адаптации растений к условиям крайнего севера // Экология в России на рубеже XXI века (надземные экосистемы). М.: Научный мир, 1999. С. 236–251.
- Семихатова О.А. О причине большой интенсивности дыхания высокогорных растений Памира // Бот. журнал. 1962. Т. 47. № 5.
- Семихатова О.А., Иванова Т.И., Курпичникова О.В. Сравнительное исследование темного дыхания растений Арктики и умеренной зоны // Физиол. раст. 2007. Т. 54. № 5. С. 659–665.
- Atkin O.K., Bruhn D., Tjoelker M.G. Response of plant respiration to changes in temperature: mechanisms and consequences of variations in Q10 values and acclimation // Plant respiration from cell to ecosystem / Eds. Lambers H., Ribas-Carbo M. The Netherlands: Cluwer Academic Publishers, 2005. Ch.7. P. 1–41.

- Cannell M.G., Thornley J.H.M. Modelling the Components of Plant Respiration: Some Guiding Principles // *Annals of Botany*. 2000. V. 85. N 1. P. 45–54.
- Chapin F.S. III, Shaver G.R. Arctic // *Physiological ecology of North American Plant communities* / Eds. Chabot B.F., Mooney H.A. New York: Chapman and Hall, 1985. P. 16–33.
- Chapin F. S. III. Direct and indirect effects of temperature on arctic plants // *Polar biology*. 1983. N 2. P. 47–52.
- Chapin F.S. III. Environmental control over growth of tundra plants // *Ecological Bulletins*. Copenhagen, 1987. V. 38. P. 69–76.
- Chapin F.S. III, Bloom A.J., Field Ch.B., Waring R.H. Plant responses to multiple environmental factors in the control of plant growth // *Bioscience*. 1987. V. 37. P. 49–57.
- Earnshaw M.J. Arrhenius plots of root respiration in some Arctic plants // *Arctic and Alpine research*. 1981. V. 13. N 4. P. 423–430.
- Guschina I., Harwood J.L. Mechanisms of temperature adaptation in poikilotherms. Minireview // *Federation of European Biochemical Societies* / Ed. Elsevier B.V. FEBS Letters 580, 2006. P. 5477–5483.
- Körner C., Pelaez Menendez-Riedl S. The significance of developmental aspects in plant growth analysis // *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants* / Eds. Lambers H., Cambridge M.L., Konings H., Pons T.L. The Hague: SPB Publ., 1989. P. 141–157.
- Semikhatova O.A., Gerasimenko T.V., Ivanova T.I. Photosynthesis, respiration and growth of plants in the Soviet Arctic // *Arctic ecosystems in a changing climate* / Eds. Chapin E. III et al. New York: Acad. Press, 1992. P. 169–192.
- Tjoelker M.G., Oleksin J., Reich P.B. Modeling respiration of vegetation: evidence for a general temperature-dependant  $Q_{10}$  // *Global change Biol*. 2001. V. 7. P. 223–230.
- Wager H.G. On the Respiration and Carbon Assimilation Rates of Some Arctic Plants as Related to Temperature // *New Phytol*. 1941. V. 40. N 1. P. 1–19.

## ФЛУОРЕСЦЕНТНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПЕРВИЧНЫХ ЗВЕНЬЕВ ФОТОСИНТЕЗА КРАСНЫХ И ЗЕЛЕННЫХ ЛИСТЬЕВ БАРБАРИСА ОБЫКНОВЕННОГО

Семкина Л.А., Шавнин С.А.

Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН

Окрасочные вариации растений широко распространены в природе. Одной из причин образования антоциановых пигментов является приспособлением растений к неблагоприятным условиям среды. Так, ранней весной и осенью у ряда видов наблюдается покраснение листьев. Вместе с тем, имеется много краснолистных форм растений, у которых содержание антоциана постоянно повышено в течение всего вегетационного периода и его роль для растений не однозначна (Мамаев, Семкина 1971; Семкина, 1974). При изучении физиолого-биохимических особенностей краснолистных и зеленолистных форм древесных растений на примере барбариса обыкновенного *Berberis vulgaris* L. *Atropurpurea* показано, что в красных листьях содержание хлорофиллов выше, чем у зеленых, за счет наибольшего накопления хлорофилла «в» (Семкина, 1969). Выдвигалась гипотеза, что хлоропласты антоцианосодержащих листьев обладают меньшей фотохимической активностью, чем хлоропласты зеленых. Эта гипотеза подтверждена результатами изучения флуоресцентных характеристик листьев барбариса.

Исследования проведены с помощью импульсного флуориметра РАМ-2000. Измерялись нулевой уровень флуоресценции ( $F_0$ ), максимальная амплитуда флуоресценции, индуцированная вспышкой насыщающего света после темновой адаптации ( $F_m$ ) и при освещении действующим светом ( $F_m'$ ). Кроме того измерялся выход быстрой флуоресценции ( $F_t$ ) при освещении действующим светом. На основании этих характеристик вычислялись величины квантового выхода нециклического электронного транспорта (Yield) по формуле:  $Yield = (F_m' - F_t) : F_m'$  и коэффициента нефотохимического тушения флуоресценции:  $(q_N) = (F_m - F_m') : (F_m - F_0)$ . В ходе эксперимента контролировалась температура и величина плотности светового потока (ФАР – фотосинтетическая активность радиации). При измерении листа помещались в листодержатель 2030-B.

Световые кривые флуоресцентных характеристик листьев измерялись в автоматическом режиме, обеспечиваемом блоком управления флуориметра (компьютера). Последовательность измерений была следующей: 30 мин. темновая адаптация – измерения  $F_0$  и  $F_m'$  – увеличение действующего света (5 мин.) – измерения  $F_t$  и  $F_m'$  – ... Такая последовательность смены световых режимов обеспечивает постепенную энергизацию ФСА листа, а пятиминутный режим световой адаптации достаточен для завершения индукционных переходов (Shavnin et al., 1999).

На рис. 1 приведены световые кривые  $F_t$  красных и зеленых листьев барбариса обыкновенного. Следует отметить, что при увеличении освещенности в листьях происходят изменения в энергетическом состоянии ФСА и наиболее ярко эти изменения выражены у краснолистной вариации, представляющие собой увеличение  $F_t$  с последующим снижением в интервале ФАР от 0 до 8  $\mu\text{моль}/\text{м}^2\cdot\text{с}$ , увеличение  $F_t$  при достижении максимальной величины при 50–60  $\mu\text{моль}/\text{м}^2\cdot\text{с}$  и уменьшение  $F_t$  при больших величинах ФАР. В соответствии с анализом, приведенном в работе С.А.Шавнина и др. (Shavnin et al., 1999) первые два участка (до величины ФАР 60) соответствует низкоэнергетическому состоянию ФСА,

в котором осуществляется переход хлоропластов из состояния 1 в состояние 2 (Barber, 1983). Третий участок – снижение  $F_t$  – обусловлен переходом в высокоэнергетическое состояние, сопровождаемое усилением образования зеаксантина.

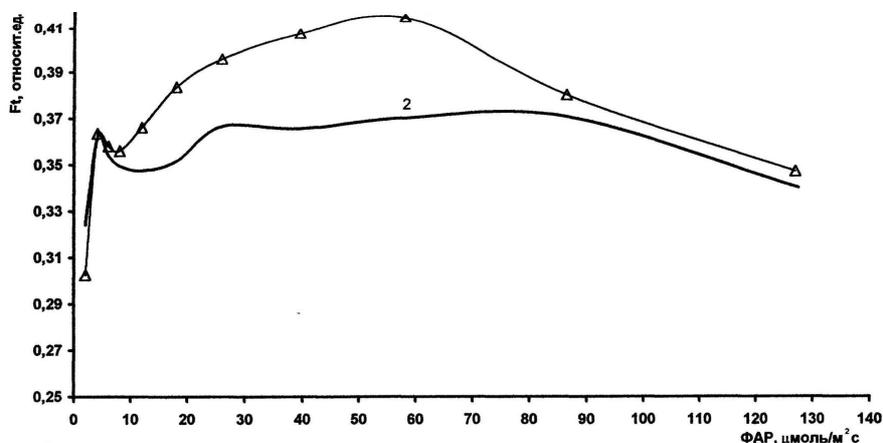


Рис.1 Зависимость величины  $F_t$  красных и зеленых листьев от ФАР  
1 – красные листья; 2 – зеленые листья

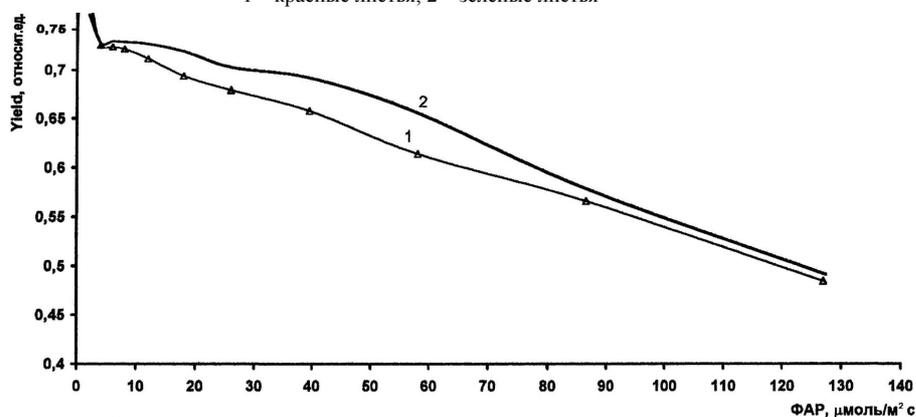


Рис.2 Зависимость величины Yield красных и зеленых листьев от величины ФАР  
1 – красные листья; 2 – зеленые листья

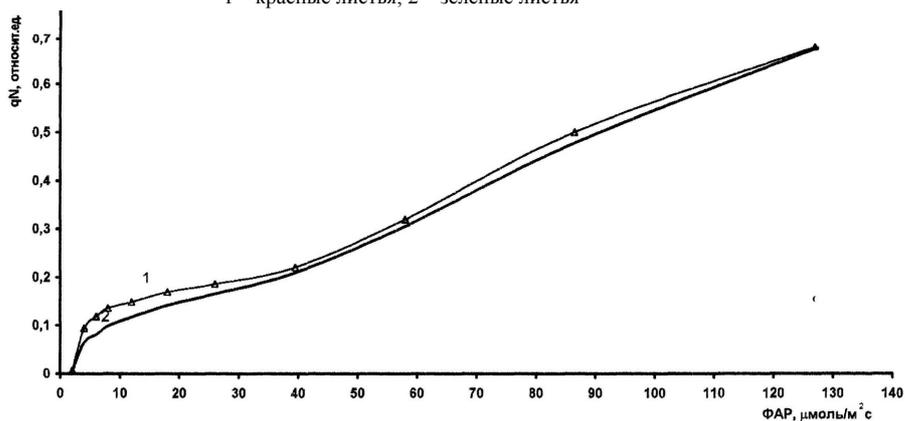


Рис.3. Зависимость величины  $qN$  красных и зеленых листьев от величины ФАР  
1 – красные листья; 2 – зеленые листья

Зависимости  $F_m'$  от ФАР не отличаются у красных и зеленых листьев. На рис.2 представлены световые кривые квантового выхода нециклического электронного транспорта хлоропластов. Согласно полученным данным величина этой характеристики у красных листьев в среднем ниже, чем у зеленых. Наличие перегиба на кривых при ФАР 20–30  $\mu\text{моль}/\text{м}^2\cdot\text{с}$  подтверждает сделанное ранее заключение о завершении перехода из низкоэнергетического в высокоэнергетическое состояние при этих освещенностях. Следует отметить, что от-

личия в величине Yield хотя и невелики, но достоверны в интервале ФАР от 15 до 70  $\mu\text{моль}/\text{м}^2\cdot\text{с}$ . Это указывает на более низкую эффективность использования световой энергии у красных листьев. Данный эффект сопровождается более высокими величинами нефотохимического тушения (qN) у красных листьев (рис.3).

Анализ полученных данных позволяет заключить, что при низкой освещенности красные листья по сравнению с зелеными менее эффективно используют световую энергию.

*Литература*

- Мамаев С.А., Семкина Л.А. Антоциановые пигменты пурпурнолистных форм некоторых деревьев и кустарников. // Журнал Растительные ресурсы. 1971. С.280–282.
- Семкина Л.А. О происхождении и эволюционной роли пурпурнолистных вариаций древесных растений. // Тр. ИЭРиЖ. Закономерности внутривидовой изменчивости листовых древесных пород. Свердловск, 1974б. Вып.91. С.104–110.
- Семкина Л.А. Содержание пигментов в листьях пурпурнолистных деревьев. // Бюллетень ГБС. М., 1969 а. Вып.72. С.78–82.
- Barber J. Membrane conformational changes due to phosphorylation and the control of energy transfer in photosynthesis. – Photobiochem. photobiophys. 1983. Vol.5. P.181–190.
- Shavnin S., Maurer S., Matyssek R., Bilger W. The impact of ozone fumigation and fertilization on chlorophyll fluorescence of birch leaves (*Betula pendula*). // Trees. 1999. P.10–16.

**ОЦЕНКА ФИЗИОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКИМИ МЕТОДАМИ В РЕГУЛИРУЕМОЙ АГРОЭКОСИСТЕМЕ УСТОЙЧИВОСТИ ПШЕНИЦЫ К ДЕЙСТВИЮ УФ-В РАДИАЦИИ**

**Синявина Н.Г., Макарова Г.А., Канаш Е.В.**

*Санкт-Петербург, ГНУ Агрофизический НИИ*

**Введение.** Одним из последствий глобального экологического кризиса, начало которого пришлось на 70-е годы XX столетия, стало истощение озонового слоя атмосферы и появление так называемых «озоновых дыр». Результатом этого является увеличение уровня физиологически активной УФ-В радиации (диапазон 280–320 нм), одного из компонентов солнечного излучения на поверхности планеты. УФ-В радиация воздействует как стрессовый фактор на большинство видов и сортов культурных растений. Она вызывает угнетение роста, снижение продуктивности и ухудшение качества урожая чувствительных культур. Отрицательное действие повышенных уровней УФ-В радиации усиливается при почвенной засухе, повышенных или пониженных температурах вегетации, поражениях растений болезнями и вредителями. Таким образом, УФ-В радиация не только вызывает стресс и негативным образом влияет на продукционный процесс растений, но и существенно повышает их чувствительность к действию других неблагоприятных факторов среды. В связи с этим повышение устойчивости растениеводства является в настоящее время важнейшей проблемой жизнеобеспеченности общества. Одним из путей ее решения может служить поиск и создание сортов, способных сохранять достаточно высокий уровень продуктивности в неблагоприятных условиях среды. Основой селекции таких сортов является изучение особенностей наследования устойчивости к действию УФ-В радиации.

Оценка вклада генетических систем в величину признака в естественных условиях сильно затруднена, так как у многих сортов устойчивость к действию неблагоприятных абиотических факторов имеет широкую норму реакции и в значительной мере зависит от условий выращивания растений. Наиболее точно оценить устойчивость и взаимодействие генотип-среда можно в условиях регулируемой агроэкосистемы – РАЭС (Ермаков, 1993; Ермаков и др., 1998). Только в РАЭС можно стандартизировать условия проведения эксперимента, что является важнейшим требованием объективной оценки растений по устойчивости. Это особенно важно при отборе уникальных трансгрессивных растений среди расщепляющихся гибридных поколений. Искусственное моделирование стрессовых условий в РАЭС позволяет создать дифференцирующий фон для скорейшего отбора устойчивых генотипов и использования их в последующем селекционном процессе.

**Цель работы.** Целью нашей работы является исследование механизмов устойчивости пшеницы (*Triticum aestivum* L.) к действию повышенных уровней УФ-В радиации, а также изучение генетической основы УФ-В устойчивости. На данном этапе работы была поставлена задача оценить влияние повышенных доз УФ-В радиации на показатели роста, развития и продуктивности родительских сортов и гибридов F<sub>1</sub> яровой мягкой пшеницы.

**Материалы и методы.** Основываясь на проведенных ранее Е.В. Канаш исследованиях по оценке действия кратковременного облучения высокими дозами УФ-В радиации на проростки различных сортов яровой мягкой пшеницы (Канаш, Широкова, 2003), мы использовали в качестве родительских два сорта яровой мягкой пшеницы, различающиеся как по содержанию хлорофилла в листьях, так и по степени изменения концентрации хлорофилла после прекращения облучения. Растения пшеницы сортов Опал и Саратовская 29, а также полученные от их скрещивания гибриды F<sub>1</sub> выращивали в сосудах, наполненных субстратом на основе торфа с минеральными добавками, на вегетационно-облучательных установках. Полив и подкормку осуществляли

соответственно водой и питательным раствором Кнопа. Источником освещения служили лампы ДНаТ-400, освещенность составляла 80 Вт/м<sup>2</sup> ФАР. В качестве источника УФ-В радиации применяли лампы ЛЭ-30 с максимумом излучения 320 нм. Облучение начинали по достижении проростками 12-дневного возраста и продолжали до конца вегетации. Доза физиологически активной УФ-В радиации, ранее определенная нами в качестве ранжирующей, вызывающей контрастное проявление признака устойчивости к УФ-В радиации у изучаемых сортов пшеницы, составляла 6 кДж/м<sup>2</sup> в сутки. Контролем служили растения, вегетирующие в отсутствие УФ-В радиации. Исследовали морфометрические и физиологические показатели. Оценивали изменение длины, ширины и толщины листьев, их опушенность, изменение высоты растений, динамику кустистости; проводили сравнительную оценку элементов продуктивности и продолжительности фаз онтогенеза.

**Результаты и обсуждение.** На начальных этапах онтогенеза (фаза кущения – начала трубкования) наблюдалась сходная реакция на облучение у всех выращиваемых растений, выражающаяся в значительном уменьшении по сравнению с контролем длины, ширины и толщины листьев 3–5 ярусов, по-видимому, вследствие переносимого растениями в результате облучения стресса. УФ-В радиация вызывала значительное повреждение молодых листьев 3–5 ярусов, образование на них некротических пятен; затем часть поврежденных листьев засыхала. В дальнейшем в ходе вегетации происходило увеличение толщины листьев 6–8 (9) яруса у облучаемых растений, что может быть следствием приспособительной реакции, направленной на затруднение проникновения УФ-В радиации во внутренние ткани листа.

В фазу кущения – начала трубкования наблюдали также значительное подавление кущения и роста облучаемых растений. В дальнейшем (конец фазы трубкования – колошение) наблюдалась стимуляция кущения в опытных вариантах, более выраженная для растений сорта Опал и гибридов. Однако к моменту созревания число продуктивных побегов и у родительских сортов, и у гибридов оказалось выше в контрольном варианте за счет того, что в продолжение периода колошения – созревания значительная часть подгонов у облучаемых растений засохла и не дала колосьев.

Под устойчивостью сортов и видов обычно понимают способность растений осуществлять основные жизненные функции в стрессовых условиях, либо способность к полноценному репродуктивному размножению – агрономическая устойчивость (Удовенко, 1995). Нас интересовала главным образом агрономическая устойчивость как способность растений сохранять продуктивность (урожай зерна) под влиянием стрессового воздействия, так как растения пшеницы постепенно адаптировались к действию УФ-В радиации и к моменту созревания их общая биомасса была лишь на 5 – 15% ниже, чем в контроле.

Согласно полученным нами результатам, сорт яровой мягкой пшеницы Опал можно определить как устойчивый к действию УФ-В радиации, а сорт Саратовская 29 – как чувствительный. Потери зерновой продуктивности у растений сорта Саратовская 29 под воздействием УФ-В радиации достигали 90%, а у сорта Опал – только 20% (рис. 1). При столь значительном снижении урожая зерна у сорта Саратовская 29 связано с резким уменьшением количества зерен в колосьях вследствие стерильности последних – на 90% по отношению к контролю, что, возможно, связано с потерей пыльцой фертильности у вегетирующих под воздействием УФ-В радиации растений. У пшеницы сорта Опал также наблюдали снижение числа зерен на растение на 40%, но в большей степени за счет уменьшения количества колосков и длины колоса; при этом на 30% повышалась масса 1000 зерен. Гибридные растения F<sub>1</sub> реагировали на облучение относительно небольшим снижением урожая зерна по типу материнского сорта Опал, что свидетельствует о доминировании признака «устойчивость к УФ-В облучению» в потомстве при скрещивании данных сортов.

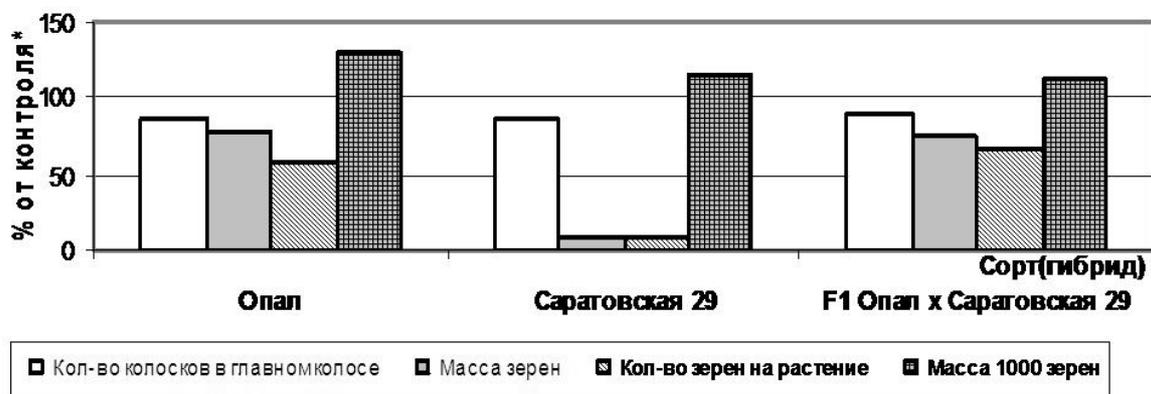


Рис. 1. Влияние УФ-В радиации на элементы продуктивности яровой мягкой пшеницы

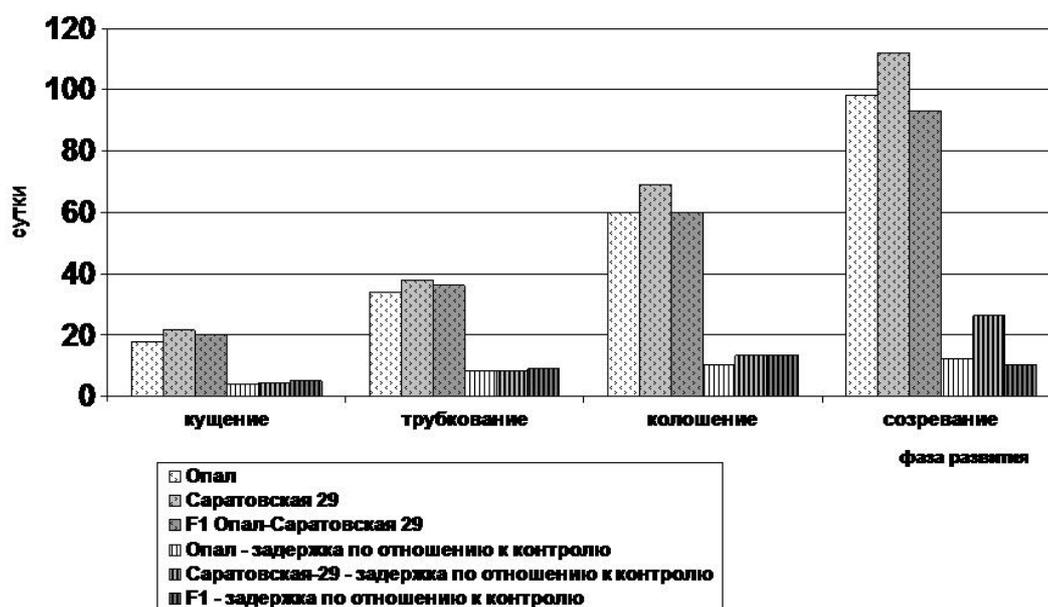


Рис. 2. Сроки развития растений пшеницы под влиянием УФ-В радиации

Наряду с различиями по урожаю зерна были выявлены межсортовые отличия по длительности периода вегетации у облучаемых и контрольных растений (рис. 2). К моменту созревания растения сорта Саратовская 29, подвергающиеся воздействию УФ-В радиации, отставали от контрольных на 27 суток, а растения сорта Опал и гибриды F<sub>1</sub> – в среднем на 10 суток, что составляет 30% и 12% соответственно.

**Заключение.** На основании полученных результатов можно сделать вывод о целесообразности использования признаков урожай зерна (число и масса зерен с колоса и с растения) и длительность периода вегетации для оценки устойчивости растений яровой мягкой пшеницы к УФ-В облучению, а также для учета и отбора устойчивых генотипов при выращивании гибридов второго и последующих поколений. На следующем этапе работы представляется возможным объединение и закрепление в гибридном потомстве различных механизмов устойчивости с использованием методов трансгрессивной селекции, разработанных Г.А. Макаровой (Макарова и др., 2006), что послужит в дальнейшем основой для целенаправленного создания новых линий и сортов, обладающих наследственно закрепленной повышенной устойчивостью к действию данного стрессового фактора.

#### Литература

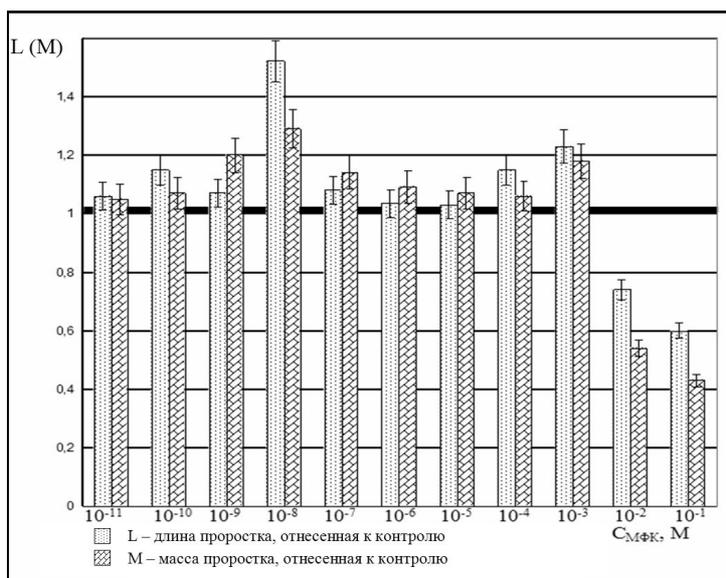
- Ермаков Е.И. Регулируемая агроэкосистема в биологических и селекционных исследованиях// Продукционный процесс растений в регулируемых условиях. СПб., 1993. С.3–15.
- Ермаков Е.И., Желтов Ю.И., Макарова Г.А., Черноусов И.Н. Регулируемая агроэкосистема в решении задач селекции и адаптивного растениеводства// Агрофизические методы и приборы. Растения и среда их обитания. СПб., 1998. Т.3.С. 19–36.
- Ермаков Е.И., Канаиш Е.В. Современные проблемы УФ-В радиации в экофизиологии и растениеводстве // Сельскохозяйственная биология. 2005. N 1. С. 3–19.
- Канаиш Е.В., Широкова Н.А. Диагностика устойчивости сортов яровой пшеницы к высокой температуре и УФ-В по показателям замедленной флуоресценции// Информационные технологии, информационные измерительные системы и приборы в исследованиях сельскохозяйственных процессов. Матер. междунар. конф. Новосибирск, 2003. Ч.1. С. 267–270.
- Макарова Г.А., Ермаков Е.И., Кочетов А.А. Генетические основы трансгрессивной селекции по хозяйственно ценным признакам растений // Инновационные технологии в селекции и семеноводстве сельскохозяйственных культур. Матер. конф. М., 2006. Т.2. С. 198–201.
- Удовенко Г.В. Устойчивость растений к абиотическим стрессам// Физиологические основы селекции растений. СПб., 1995. Т.П. Ч.П С. 293–352.

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ БИОДЕГРАДАЦИИ КСЕНОБИОТИКОВ РАСТЕНИЯМИ ПОДСОЛНЕЧНИКА И ВОДНОГО ГИАЦИНТА

Скоробогатова В.И., Щербакова Л.Ф., Скоробогатов А.Г., Щербаков А.А.

Саратов, Саратовский военный институт биологической и химической безопасности

Изучение физиолого-биохимических основ биодegradации и фитоэкстракции ксенобиотиков является важнейшим этапом создания технологии фитобиоремедиации почв и водоемов, загрязненных продуктами природного и техногенного разложения токсичных химикатов (Боронин и др., 2004). К основным продуктам трансформации зарина, зомана и вещества типа V<sub>x</sub> в воде и почве относятся кислые эфиры, диэфиры и метилфосфоновая кислота (МФК), характеризующиеся разной стойкостью и способностью к накоплению в растениях (Щербаков и др., 2005). Стойкость МФК в почве превышает 10 лет. Деструкция люизита в объектах окружающей природной среды сопровождается образованием 2-хлорвиниларсиноксида, 2-хлорвиниларсоновой кислоты, арсенитов и арсенатов (Щербаков и др., 2005). В то же время арсенит натрия – основной компонент реакционной массы, образующейся при уничтожении люизита. В качестве фиторемедиаторов хорошо зарекомендовали себя подсолнечник и водный гиацинт (*Eichhornia crassipes*). Полученные к настоящему времени результаты



Воздействие МФК на проростки семян подсолнечника

показывают, что в растениях (Щербаков и др., 2005). Стойкость МФК в почве превышает 10 лет. Деструкция люизита в объектах окружающей природной среды сопровождается образованием 2-хлорвиниларсиноксида, 2-хлорвиниларсоновой кислоты, арсенитов и арсенатов (Щербаков и др., 2005). В то же время арсенит натрия – основной компонент реакционной массы, образующейся при уничтожении люизита. В качестве фиторемедиаторов хорошо зарекомендовали себя подсолнечник и водный гиацинт (*Eichhornia crassipes*). Полученные к настоящему времени результаты

(Paganetto et al., 2001, Скоробогатова и др., 2007) демонстрируют широкие возможности метода фитобиоремедиации почв и водоемов с помощью этих растений и ассоциированных с ними микроорганизмов, однако специфика аккумуляции интересующих нас загрязнителей мало изучена.

Целью настоящей работы являлось установление физиолого-биохимических особенностей и экстракционных характеристик растений подсолнечника и водного гиацинта в отношении фосфор- и мышьяк содержащих поллютантов. Актуальность работы определяется необходимостью санации загрязненных территорий в районах хранения и уничтожения химического оружия (ФЦП, 2005).

Изучено воздействие МФК на проростки семян подсолнечника «Фаворит» в широком диапазоне концентраций (рисунок) и обнаружено чередование областей активации и угнетения роста («парадоксальный» эффект). При концентрациях МФК 10<sup>-3</sup> и 10<sup>-8</sup> М наблюдается скачкообразное увеличение длины и массы проростков подсолнечника.

При выращивании подсолнечника в условиях гидропоники в диапазоне концентраций МФК 10<sup>-2</sup>–10<sup>-8</sup> М выявлены следующие закономерности: C<sub>МФК</sub> = 10<sup>-2</sup> М – длина и масса корневой системы четырехнедельных растений ниже на 34 и 25 % по сравнению с контролем; C<sub>МФК</sub> = 10<sup>-3</sup> и 10<sup>-8</sup> М – отмечен бурный рост растений подсолнечника, а также увеличение длины четырехнедельных растений на 14 и 21 %, массы корневой системы – на 29 и 45 % при уменьшении содержания МФК в 1,5 и 2,3 раза соответственно; C<sub>МФК</sub> = 10<sup>-4</sup>–10<sup>-7</sup> М – изменений в приросте биомассы не обнаружено.

Присутствие МФК можно рассматривать как стрессовый фактор для растений. Стрессоры изменяют физико-химическое состояние клетки, влияют на спектр физиологических процессов и обмен веществ, однако многие вопросы механизма ответной реакции растений на действие загрязнителей еще не изучены. Анализ растений, выращенных на питательной среде с содержанием МФК 10<sup>-2</sup> М, показал, что на второй неделе роста концентрация пролина возросла в 5 раз в корнях и более чем в 2 раза в меристемах. У четырехнедельных растений содержание пролина увеличилось в 9 раз. Очевидно, что в процессе роста растения в присутствии МФК происходит накопление пролина, причем на начальном этапе развития концентрация пролина выше в корнях, а в процессе онтогенеза возрастает его содержание в меристемах.

Предварительная обработка семян подсолнечника омагниченной водой и затем раствором МФК 10<sup>-2</sup> М приводит к увеличению биомассы на 57 %, длины – на 33 % по сравнению с контролем. При замачивании се-

мян в электрохимически активированной воде наибольший стимулирующий и защитный эффект от МФК как по длине (38 %), так и массе (28 %) растений отмечен при использовании смеси католита и анолита в соотношении 1 : 4. Обработка семян раствором ИУК с концентрацией  $10^{-5}$  г/л и МФК дает увеличение на 4–16 % по массе и длине растений. Во всех случаях накопление пролина в растениях не выявлено.

В регуляции ростовых процессов растения в норме и при стрессе важную роль играют качественные и количественные соотношения фитогормонов. Поэтому нами изучено влияние МФК на фитогормональный статус растений подсолнечника.

**Влияние МФК на баланс фитогормонов  
(мкг/г биомассы)**

Вариант	ИУК	АБК	Зеатин
Контроль	5,3	0,1	0,9
$10^{-3}$ М МФК	8,4	1,0	0,6
$10^{-8}$ М МФК	20,4	1,7	0,4

Анализ фитогормональной системы корневых проростков, непосредственно воспринимающих стрессовое воздействие, показал, что при концентрации МФК  $10^{-3}$  М содержание абсцизовой кислоты (АБК) и индолил-3-уксусной кислоты (ИУК) увеличилось в 10,0 и 1,6 раза соответственно, в то время как содержание зеатина уменьшилось в 1,5 раза (таблица). Присутствие в среде проращивания  $10^{-8}$  М МФК увеличивает содержание АБК и ИУК в 17,0 и 3,8 раза соответственно при одновременном уменьшении содержания зеатина в 2,2 раза. Таким образом, МФК оказывает значительное влияние на фитогормональный статус растений подсолнечника.

Оценена способность подсолнечника произрастать на загрязненной МФК почве в лабораторных и микрополевых условиях. Установлено, что 50 %-ное редуцирование роста растений наблюдается при концентрации загрязнителя 0,1 г/кг почвы. При этом содержание МФК в почве уменьшилось в 1,7 раза. Предельное содержание МФК в почве составляет 0,5 г/кг.

Предпосевная обработка семян подсолнечника омагниченной или электрохимически активированной водой в виде смеси католита и анолита, а также раствором ИУК ускоряет их прорастание, способствует уменьшению негативного влияния МФК на растения, увеличивает в 2–3 раза извлечение поллютанта из почвы и может быть рекомендована для практического применения в процессах санации загрязненных почв.

Впервые показана возможность очистки воды от мышьяка с использованием водного гиацинта (эйхорнии). Методом атомно-абсорбционной спектроскопии с электротермической атомизацией установлено, что мышьяк, в основном, локализуется в корнях растения. Одно растение эйхорнии способно к накоплению до 8 мг мышьяка (III) и 12 мг мышьяка (V) на открытой площадке в условиях искусственного водоема. Предельное содержание мышьяка в воде составляет 32 мг/дм<sup>3</sup> (ПДК<sub>в.р.</sub> = 0,05 мг/дм<sup>3</sup>). По-видимому, арсенит реагирует с сульфгидрильными группами на мембранах клеток растений, подавляя функцию корней. Арсенит более токсичен, но менее биодоступен, чем арсенат. Сходство фосфат ( $PO_4^{3-}$ ) и арсенат ( $AsO_4^{3-}$ ) ионов объясняет их конкурирующее поведение (химическая мимикрия) в процессах фитоэкстракции из-за близости структурных и термодинамических характеристик. Арсенат не оказывает разрушительного действия на мембраны, но влияет на процесс фосфорилирования в митохондриях. Поскольку мышьяк не может заменить фосфор в обмене веществ, растения испытывают недостаток фосфора. Эффективность очистки воды эйхорнией зависит от активности вегетационного процесса в растениях, устойчивости к мышьяку и повышенной способности к его экстрагированию в процессе поддержания своего водного баланса.

В результате проведенного исследования установлены важнейшие физиолого-биохимические особенности и характеристики фитоэкстракции метилфосфоновой кислоты, арсенита и арсената натрия подсолнечником и водным гиацинтом для создания биотехнологии санации загрязненных территорий и оздоровления экологической обстановки в районах хранения и уничтожения химического оружия. Фитобиоремедиация способствует сохранению и улучшению окружающей среды, поскольку связана с выращиванием растений. Это наиболее эстетичная и перспективная технология очистки воды и почвы.

#### Литература

Боронин А.М., Скоробогатова В.И., Щербаков А.А. и др. Научные основы технологии фитобиоремедиации почв, загрязненных продуктами природного и техногенного разложения отравляющих веществ // Сборник СВРХБЗ, 2004. С. 80–87. Скоробогатова В.И., Щербаков А.А., Мандыч В.Г. Санация загрязненных территорий в районах хранения и уничтожения химического оружия // Рос. хим. ж. 2007. Т. LI. № 2. С. 71–74.

Щербаков А.А., Мандыч В.Г., Скоробогатова В.И. и др. Перенос, накопление и трансформация фосфорорганических отравляющих веществ в окружающей природной среде // Доклады АВН. 2005. № 4(16). С. 84–90.

Щербаков А.А., Мандыч В.Г., Скоробогатова В.И. и др. Перенос, накопление и трансформация люизита в окружающей природной среде // Доклады АВН. 2005. № 4(16). С. 77–84.

Федеральная целевая программа (ФЦП) «Уничтожение запасов химического оружия в РФ». Постановлением Правительства РФ от 24.10.2005. № 639. 25 С.

Paganetto A., Capraneto A., Gambale F. Ion transport and metal sensitivity of vacuolar channels from the roots of the aquatic plant *Eichhornia crassipes* // Plant, Cell and Environment. 2001. Vol. 24. P. 1329–1336.

СОДЕРЖАНИЕ ПИГМЕНТОВ ПЛАСТИД У РАСТЕНИЙ КЛЮЧЕВЫХ СООБЩЕСТВ ПОДТАЕЖНО-ЛЕСОСТЕПНОГО ПОЯСА ЗАПАДНОГО ХЭНТЭЯ (МОНГОЛИЯ)

Слемнев Н.Н.<sup>1</sup>, Маслова Т.Г.<sup>1</sup>, Алтанцоож А.<sup>2</sup>, Цоож Ш.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

<sup>2</sup>Улаанбаатар, Институт ботаники АН Монголии

При изучении растительного покрова важное место занимает проблема познания функциональной деятельности растений на всех уровнях их организации, в том числе и на уровне организации пигментов пластид. Вместе с другими структурно-функциональными признаками комплекс пигментных характеристик по-полняет арсенал сведений о биологических и экологических свойствах видов, которые определяют их адаптацию к режимам среды и жизненные позиции в растительных сообществах.

В подтаежном поясе лесов Западного Хэнтэя в Монголии (на базе стационара Шарын-Гол, 1206 м над ур. м.) изучали содержание и соотношение пигментов в листьях 17 видов трав, произрастающих в широком градиенте экотопических условий.

Содержание хлорофиллов у исследованных видов варьирует в диапазоне от 1,24 до 11,63 мг/г сухой массы листьев (табл.). Наименьшие величины показателя (1,24–2,31 мг/г<sub>сух.массы</sub>) свойственны трем видам петрофитно-ксерофитных суккулентов из семейства толстянковые. Невысокие значения содержания хлорофиллов характерны и для других растений ксерофитного ряда – луговостепных видов *Potentilla tanacetifolia* (3,0) и *Carex pediformis* (3,27), а также лесолугового *Thalictrum minus* (4,05 мг/г<sub>сух.массы</sub>). К видам с максимальными величинами показателя относятся представители семейства бобовые – *Medicago falcata* (7,02), *Vicia cracca* (10,18), *V. amoena* (11,63) и лугово-низинноболотная осока *Carex atherodes* (7,79 мг/г<sub>сух.массы</sub>). Остальные 7 видов по содержанию хлорофиллов (5,07–6,53 мг/г<sub>сух.массы</sub>) практически не различаются между собой.

Для 11 видов исследованных трав установлена линейная связь между содержанием хлорофиллов и величинами максимальной потенциальной интенсивности фотосинтеза (ПИФ), полученными в 1980–90 гг. Ш.Цоожем (2008) для этих видов в сообществах лугов поймы р. Орхон и степей Восточной Монголии. Эта связь подчиняется линейному уравнению регрессии между показателями ( $y = 16,391x - 12,826$ , где:  $y$  – максимальная ПИФ, мг  $\text{CO}_2 \text{ г}^{-1} \text{ ч}^{-1}$ ;  $x$  – содержание хлорофиллов, мг/г<sub>сух.массы</sub>), рассчитанному для 62 видов растений, обитающих в экосистемах степей и пустынь Монголии (Слемнев, 1996). Следовательно, количество зеленых пигментов в листьях растений является индикатором их фотосинтетического потенциала.

В.Н.Любименко (1916) определил содержание хлорофилла у 623 видов растений (в расчете на сырую массу листьев) и варьирование показателя в широтном диапазоне от тропиков до умеренной зоны интерпретировал в виде тезиса: «... растение нуждается тем в меньшем количестве хлорофилла, чем интенсивнее освещение и выше температура» (с. 198).

В географическом аспекте современных публикаций наши данные укладываются в диапазон суммы хлорофиллов (в расчете на сухую массу листьев), измеренной у более 200 видов растений в различных регионах бывшего СССР, России и Монголии (Попова, 1958; Герасименко и др., 1989; Слемнев, 1989; Корнюшенко, Соловьева, 1992; Шмакова и др., 1996; Головки и др., 2007). В этих регионах, в отличие от оптимальных гидротермических условий о. Явы, п-ва Крима и окрестностей Петрограда (Любименко, 1916), преобладают либо недостаток тепла, либо его избыток с острым дефицитом влаги. У арктических растений о. Врангеля (25 видов) средняя величина содержания хлорофиллов (7,2 мг/г<sub>сух.массы</sub>) наибольшая в сравнении с другими регионами, включая и высокогорья Восточного Памира (Герасименко и др., 1989; Попова, 1958). Очевидно, что арктические растения функционируют в экстенсивном режиме, компенсируя недостаток тепла в короткий вегетационный период увеличением содержания хлорофиллов. В таком понимании, по-видимому, можно объяснить более чем 2-кратную разницу в величинах показателя между осоками – луговостепной *Carex pediformis* и низинноболотной *C. atherodes* (табл.). Последняя из них обитает в пойме горной речки на мерзлотной почве при температуре проточной воды в летний период не превышающей 13°C.

С другой стороны, в пустынях Монголии низкое содержание хлорофиллов у растений (3,2 мг/г<sub>сух.массы</sub> у 19 видов) (Попова и др., 1984; Маслова и др., 1987) сопряжено не только с высокими величинами освещенности и температуры, но и с острейшим дефицитом влаги в экотопах. Доказательством тому является содержание хлорофиллов у растений, обитающих в этом же атмосферном пустынном режиме, но в гидроморфных почвенных условиях оазисов. У 11 видов средняя величина показателя составляет 6,7 мг/г<sub>сух.массы</sub> (Слемнев, 1989), т.е. такая же, как у тундровых кустарничков и трав о. Врангеля. Можно предполагать, что у растений аридных местообитаний синтез наследственно обусловленной нормы количества пигментов (Любименко, 1916) в значительной мере ингибируется стрессовой напряженностью главнейших экологических факторов.

Количество и соотношение пигментов в листьях растений

Семейство, вид	Экологическая группа	Сообщество	Х <sub>Л<sub>а</sub></sub>	Х <sub>Л<sub>б</sub></sub>	Х <sub>Л<sub>а</sub>+ Х<sub>Л<sub>б</sub></sub></sub>	Σкаротиноидов	Х <sub>Л<sub>а</sub></sub>	ΣХ <sub>Л</sub>	ССК, %	
			мг/г сухой массы				Х <sub>Л<sub>б</sub></sub>	Σкар.		
<b>Poaceae</b>										
<i>Calamagrostis obtusata</i>	КМ	4	4,33	1,43	5,76	0,92	3,0	6,3	55	
<i>Bromopsis inermis</i>	ЭМ	4	4,04	1,60	5,64	1,27	2,5	4,4	62	
<i>Elytrigia repens</i>	КМ	2	3,92	1,15	5,07	1,27	3,4	4,0	50	
<b>Cyperaceae</b>										
<i>Carex atherodes</i>	ГМ	2	5,92	1,87	7,79	1,44	3,2	5,4	53	
<i>C. pediformis</i>	МК	4	2,48	0,79	3,27	0,69	3,1	4,7	53	
<b>Liliaceae</b>										
<i>Hemerocallis minor</i>	КМ	3	4,44	1,44	5,88	0,95	3,1	6,2	54	
<b>Ranunculaceae</b>										
<i>Thalictrum minus</i>	МК	3	3,1	0,95	4,05	0,99	3,3	4,1	52	
<b>Crassulaceae</b>										
<i>Orostachys malacophylla</i>	К	3	1,62	0,69	2,31	0,38	2,3	6,1	66	
<i>O. spinosa</i>	К	1	1,14	0,40	1,54	0,41	2,8	3,8	57	
<i>Sedum aizoon</i>	К	1	0,85	0,39	1,24	0,22	2,2	5,6	69	
<b>Rosaceae</b>										
<i>Sanguisorba officinalis</i>	ЭМ	3	5,02	1,51	6,53	1,14	3,3	5,7	51	
<i>Fragaria orientalis</i>	ЭМ	4	4,12	1,67	5,79	1,29	2,5	4,5	63	
<i>Potentilla tanacetifolia</i>	МК	4	2,10	0,90	3,00	0,70	2,3	4,3	66	
<b>Fabaceae</b>										
<i>Vicia amoena</i>	КМ	3	8,53	3,10	11,63	2,66	2,7	4,4	59	
<i>V. cracca</i>	КМ	3	7,86	2,32	10,18	2,00	3,4	5,0	50	
<i>Medicago falcata</i>	КМ	3	5,47	1,55	7,02	1,40	3,5	5,0	48	
<b>Onagraceae</b>										
<i>Chamerion angustifolium</i>	КМ	4	4,40	1,54	5,94	1,43	2,8	4,2	57	

Примечание. Экологическая группа: ГМ – гигромезофит, ЭМ – эумезофит, КМ – ксеромезофит, МК – мезоксерофит, К – ксерофит. Сообщество: 1 – разнотравно-ковыльное на южных необлесенных склонах; 2 – пойменное луговое богаторазнотравное заболоченное с кустарниками; 3 – богаторазнотравное луговое на второй пологонаклонной надпойменной террасе; 4 – осоково-разнотравное сосново-березовое.

В отношении стресс-факторов из составляющих пигментного комплекса к настоящему времени разработаны некоторые показатели, характеризующие уровень «гашения» избытка солнечного света. Самым информативным из них является размер светособирающего комплекса (ССК) (Maslova, Popova, 1993). Показатель представляет собой расчетную производную величину от количества хлорофилла *b*, который В.Н.Любименко с сотр. (1914, 1924, цит. по: Шульгин, 1963), назвал «теньевым» пигментом. Относительно большое содержание хлорофилла *b* соответствует самой большой величине ССК и самой высокой способности к светозащите.

В вариантах разных экосистем (табл.) отчетливо прослеживается соответствие величины ССК тому световому довольствию, которое получает тот или иной вид в зависимости от его положения в сообществе и ориентации ассимиляционного аппарата по отношению к прямым солнечным лучам. Растения с самыми большими значениями ССК – *Orostachys malacophylla* (66%) и *Sedum aizoon* (69%) – занимают редкопокровные (вне конкуренции с дугими видами) каменистые местообитания. По экологической приуроченности и незначительному содержанию хлорофиллов оба вида относятся к светолюбивому ряду. Однако они не нуждаются в избыточном освещении, поскольку осуществляют фотосинтез по САМ-типу. Кроме того, *Sedum aizoon* свойственны морфологические приспособления, ограничивающие избыточное поглощение лучистой энергии. Листья шаровидной (луковообразной) розетки очитка имеют плотное черепитчатое сложение и фактически прямой солнечный свет получают только окаймляющие листья и кончики листьев, упакованных в розетку. Иными словами, при максимальной инсоляции, благодаря структурным и морфологическим адаптивным особенностям, световое довольствие получаемое ассимиляционным аппаратом очитка, должно быть невысоким. Судя по большим величинам ССК, в светозащите особенно нуждаются *Fragaria orientalis* (63%) и *Potentilla tanacetifolia* (66%). Листья земляники и лапчатки ориентированы горизонтально к земной поверхности и большую часть дня подвержены интенсивной инсоляции.

Растения с малыми величинами ССК, напротив, не испытывают потребности в защите ассимиляционного аппарата от избытка солнечного света. Эти растения можно разделить на две группы. Вегетативные части первой из них – *Medicago falcata*, *Vicia cracca*, *Sanguisorba officinalis* (ССК, соответственно, 48, 50, 51%) в густых лугах занимают средние ярусы травостоев и конкурируют за свет с дру-

гими видами сообществ. В культурных фитоценозах люцерны серповидной световое довольствие особей может быть сильно ограничено за счет самозатенения из-за интенсивного роста пластохронов. Вторая группа – это луговые злаки *Elytrigia repens*, *Calamagrostis obtusata* (ССК – 50 и 55%) и осоки *Carex atherodes*, *C. pediformis* (ССК – 53%), листья которых ориентированы вертикально или под некоторым углом к осевому стеблю и в дневное время довольствуются прямым скользящим и рассеянным светом.

Количество каротиноидов в листьях исследованных растений равно или меньше количества хлорофилла *b* и их светозащитная роль в связи с морфологией и фитоценотическим статусом видов проявляется не столь отчетливо, как это показано на примерах варьирования ССК.

*Исследования проведены при финансовой поддержке РФФИ (грант № 07-0490105- Монг\_а).*

Литература

- Герасименко Т.В., Попова И.А., Александрова Н.М. К характеристике фотосинтетического аппарата и фотосинтеза растений арктической тундры (о. Врангеля) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 5. С. 669-679.
- Головки Т.К., Табаленкова Г.Н., Дымова О.В. Пигментный комплекс растений Приполярного Урала // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 11. С. 1732–1741.
- Корнюшенко Г.А., Соловьева Л.В. Экологический анализ содержания пигментов в листьях горно-тундровых кустарничков // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 8. С. 55–77.
- Любименко В. О превращениях пигментов пластид в живой ткани растения // Зап. Импер. АН, 1916. С. 1–274.
- Маслова Т.Г., Попова О.Ф., Слемнев Н.Н., Попова И.А. Пигменты ассимилирующих органов растений Гоби (МНР) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 8. С. 1082–1089.
- Попова И.А. О пигментах листьев памирских растений // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 11. С. 1550–1561.
- Попова О.Ф., Слемнев Н.Н., Попова И.А., Маслова Т.Г. Содержание пигментов пластид у растений пустынь Гоби и Каракумы // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 3. С. 334–344.
- Слемнев Н.Н. О взаимосвязи между интенсивностью фотосинтеза, концентрацией хлорофилла и структурой листьев растений Монголии // Факторы среды и организация первичного процесса фотосинтеза. Киев, 1989. С. 137–143.
- Слемнев Н.Н. Особенности фотосинтетической деятельности растений Монголии: эволюционные, экологические и фитоценологические аспекты // Физиология растений. 1996. Т. 43. № 3. С. 418–436.
- Цоож Ш. Фотосинтетическая деятельность растений зональных и интразональных экосистем Монголии: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Улаанбаатар, 2008. 58 с.
- Шмакова Н.Ю., Лукьянова Л.М., Булычева Т.М., Кудрявцева О.В. Продукционный процесс в сообществах горной тундры Хибин. Апатиты, 1996. 125 с.
- Шульгин И.А. Морфологические приспособления растений к свету (оптические свойства листьев). Изд-во МГУ, 1963. 74 с.
- Maslova T.G., Popova I.A. Adaptive properties of the pigment systems // Photosynthetica. 1993. Vol. 29. P. 195–203.

**ВЛИЯНИЕ ФОТОПЕРИОДА НА МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ И ЭЛЕМЕНТЫ ПРОДУКТИВНОСТИ ОВСА РАЗЛИЧНОГО ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ**

**Смирнова Л.О., Кошкин В.А., Лоскутов И.Г., Матвиенко И.И.**

*Санкт-Петербург, Государственное научное учреждение. Всероссийский научно-исследовательский институт им.Н.И.Вавилова*

Большинство посевов в России размещаются в районах с неблагоприятными климатическими условиями. Для этих регионов, особенно северных, с коротким периодом вегетации необходимы скороспелые сорта. У скороспелых форм процессы роста и развития происходят интенсивнее, чем у позднеспелых, поэтому продолжительность вегетационного периода у них короче. Общая продолжительность вегетационного периода зависит от длины отдельных межфазных периодов: всходы-колошение и колошение-созревание. У пшеницы контроль продолжительности периода всходы-колошение в основном осуществляют системы генов Vrn (реакция на яровизацию) и Ppd (чувствительность к фотопериоду). Слабая фотопериодическая чувствительность (ФПЧ) контролируется генами Ppd, сильная – рецессивными ppd (Keim, 1973; Стельмах и др., 1987). В большинстве случаев сорта со слабой ФПЧ – скороспелые и представляют большую ценность для многих регионов России (Кошкин и др., 2002; Кошкин и др., 2007). У этих сортов процессы роста и развития происходят интенсивнее, чем у более позднеспелых сильночувствительных к фотопериоду с ортов. У скороспелых слабочувствительных сортов пшеницы и ячменя доминантные гены Ppd воздействуют через фитохромную пигментную систему на хлорофилл-белковый комплекс, процессы роста и развития (Кошкин и др., 1999; Кошкин и др., 2001). По-видимому, такой же физиологический механизм и его генетическая регуляция осуществляются у рас тений овса, что согласуется с законом гомологических рядов Н.И.Вавилова.

## ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА

Опыты по изучению фотопериодической реакции образцов овса проводили в вегетационных и фотопериодических павильонах отдела физиологии Пушкинского филиала ГНЦ РФ ВИР (2003–2007 гг)

Растения выращивали на дерново-подзолистой почве в пластиковых 5-литровых вегетационных сосудах в условиях естественного длинного (17ч 30 мин – 18ч 52 мин) и короткого (12ч) фотопериода. Короткий день (КД) создавали, закатывая вагонетки с вегетационными сосудами в светонепроницаемый фотопериодический павильон, в котором они находились с 21 до 9 часов утра следующего дня. Растения длинного дня (ДД) закатывали на этот период времени в стеклянный павильон.

Посев в вегетации оные сосуды осуществляли по периметру сосуда сухими семенами (по два зерна в одно углубление). После всходов удаляли слаборазвитые проростки, оставляя в каждом вегетационном сосуде по 10 нормально развитых растений.

### Источник слабой ФПЧ и скороспелости

№ по Каталогу ВИР	Название	Происхождение	Всходы-выметывание сут		T <sub>1</sub> – T <sub>2</sub>	K <sub>фпч</sub>
12233	Chihuahua	Мексика	29,3±0,74	36,0±0,39	6,7	1,23
12234	Guelatao	“	34,8±2,30	48,7±1,95	13,9	1,40
12358	Paramo	“	30,4±0,29	38,1±1,08	7,7	1,26
13356	Exp I -7var.4	“	30,6±0,43	44,8±1,99	14,2	1,46
14987	Гибрид	“	34,8±1,00	48,5±0,65	13,7	1,39
13941	Donald	Канада	40,8±1,53	55,0±1,19	14,2	1,35
14620	Newman	“	28,7±0,30	47,4±3,30	18,7	1,65
13900	Pennline6571	США	36,7±1,05	47,3±2,31	10,6	1,29
14345	Pennline9010	США	33,2±0,20	47,2±1,40	14,0	1,42
14548	Ga-Mitchell	“	40,1±0,59	51,8±2,53	11,7	1,29
14626	Ozark	“	32,3±1,59	46,3±4,09	14,0	1,43
14745	Sac	“	35,0	44,3±1,86	9,3	1,27
13243	Soroca	Колумбия	42,8±1,46	51,8±2,93	9,0	1,21
14730	Pluton-INIA	Чили	43,2±1,42	53,1±0,66	9,9	1,23
14712	Noire de Michamps	Франция	35,4±0,40	47,8±1,80	12,4	1,35
14841	Pallinup	Австралия	35,2±0,25	41,1±0,35	5,9	1,17
14541	Yilgarn	Австралия	35,4±0,92	41,8±1,05	6,4	1,18
14854	CAV-2700	Турция	37,7±1,82	45,7±2,55	8,0	1,21
14994	Yung 492	Китай	38,3±0,70	42,9±0,52	4,6	1,12
15023	Гибрид	Ленинградская область	32,5±0,43	42,6±1,38	10,1	1,31
15039	Местный	Сирия	31,8±0,33	38,4±0,99	6,6	1,21

*Примечание.* T<sub>1</sub> и T<sub>2</sub> – продолжительность периода всходы-выметывание (сут) у растений овса, выращенных соответственно в условиях длинного естественного и короткого 12-часового дня.

T<sub>2</sub> – T<sub>1</sub> – задержка выметывания растений на коротком дне по сравнению с длинным (сут).

K<sub>фпч</sub> = T<sub>2</sub>/T<sub>1</sub> – коэффициент фотопериодической чувствительности растений.

Внесение удобрений и полив проводили в оптимальном для овса режиме. У каждого растения отмечали дату выметывания после выхода половины метёлки главного стебля из влагалища флагового листа, маркировали стебель бумажными этикетками и вычисляли продолжительность периода всходы-выметывание. После созревания растений проводили их структурный анализ. В процессе структурного анализа изучали морфологические признаки ( высота главного стебля, длина колоконесущего междоузлия, количество узлов, длина влагалища флагового листа) и элементы продуктивности (масса растения, длина метёлки, число колосков, число зёрен и масса зерна метёлки главного стебля, масса растения, масса 1000 зёрен, Кхоз.). В качестве стандарта служил сорт ярового овса Ramato (к-12358, Мексика).

ФПЧ устанавливали по величине задержки выметывания на КД по сравнению с ДД (T<sub>2</sub> – T<sub>1</sub>) и по коэффициенту ФПЧ (K<sub>фпч</sub>), вычисляемого по формуле (K<sub>фпч</sub> = T<sub>2</sub>/T<sub>1</sub>), где T<sub>1</sub> и T<sub>2</sub> – продолжительность периода всходы – выметывание (сут) у растений овса, выращенных соответственно в условиях длинного естественного и короткого 12-часового дня (Кошкин и др., 1994). Образцы овса, задерживающие выметывание на КД по сравнению с ДД в пределах 1–20 сут. И имеющие K<sub>фпч</sub> = 1,00 – 1,30, классифицировали как слабочувствительные к фотопериоду. Ошибки средних величин определяли по Доспехову (1979).

Изучали 155 образцов различного эколого-географического происхождения. Это местные селекционные сорта и линии Восточной и Западной Европы (Россия, Украина, Финляндия, Швеция, Норвегия, Болгария, Германия), Средиземноморского региона (Турция, Греция, Алжир, Марокко, Испания), Кавказского региона (Грузия), Средней Азии (Казахстан), Африки (Эфиопия), Северной, Центральной и Южной Америки (Канада, США, Мексика, Аргентина, Бразилия), Китая, Японии, Индии и Австралии.

В результате исследования выявлено, что большинство образцов оказалось чувствительными к короткому дню (КД).  $K_{флч}$  у них варьировал от 1,04 до 2,62.

У растений сортов со слабой ФПЧ выращенных в условиях длинного и короткого дня не выявлено существенных различий по морфофизиологическим признакам ( число узлов, высота главного стебля, длина верхнего междоузлия, длина влагалища) и элементам продуктивности (число зёрен, масса зерна растения, К хоз).

У среднечувствительных образцов уже проявляются различия по морфологическим признакам и элементам продуктивности.

В условиях короткого фотопериода по сравнению с длинным, у сортов с сильной ФПЧ увеличивалось: период всходы-выметывание, ассимиляционная поверхность листьев, высота главного стебля, число узлов главного стебля, масса раст ения; длина метёлки, количество колосков и зёрен в метёлке.

Среди изученных образцов овса обнаружен 21 источник скороспелости и слабой ФПЧ (табл.1). Большинство из них происходят из субтропической и тропической зон нашей планеты. Однако нами выявлены скороспелые и слабочувствительные к фотопериоду сорта, происходящие из северных стран (Канада, США). Это свидетельствует о том, что доминантные гены фотопериодической чувствительности селекционеры этих стран уже ввели в культуру овса. Почти все изученные отечественные сорта, за исключением гибрида (Ленинградская область), оказались чувствительными к фотопериоду.

Выделенные образцы ярового овса представляют значительную ценность и могут быть использованы в селекции для создания новых скороспелых продуктивных сортов. При выборе материала для селекционных работ на скороспелость и продуктивность необходимо учитывать воздействие генов  $Rpd$  на изменение морфологических признаков и элементов продуктивности, и продолжительность вегетации.

#### Литература

- Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М., 1979. 416 с.
- Кошкин В.А., Лоскутов И.Г., Матвиенко И.И., Смирнова Л.О. Фотопериодическая чувствительность образцов овса различного географического происхождения// IV Международный симпозиум «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования». Москва-Пушино, 2007. Т.1. С.290–293.
- Кошкин В.А., Косарева И.А., Драгавцев В.А., Матвиенко И.И. Влияние генов  $Rpd$  на хлорофилл-белковый комплекс сортов пшеницы с различной фотопериодической чувствительностью// Докл. РАСХН. 1999. № 4. С.6–7.
- Кошкин В.А., Кошкина А.А., Матвиенко И.И., Прядехина А.К. Использование исходных форм яровой пшеницы со слабой фотопериодической чувствительностью для создания скороспелых продуктивных линий// Докл.РАСХН. 1994. № 2. С. 8–10.
- Кошкин В.А., Лискер И.С., Косарев И.А., Драгавцев В.А., Матвиенко И.И. Хлорофилл-белковый комплекс и фитохромная пигментная система сортов ячменя различной фотопериодической чувствительности//IV Международный симпозиум «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования». Москва-Пушино, 2007. Т.II. С. 506–508.
- Кошкин В.А., Лоскутов И.Г., Солдатов В.Н., Матвиенко И.И. Овёс (Характеристика образцов по фотопериодической чувствительности). Каталог мировой коллекции ВИР. 2003. Вып. 739. 19 с.
- Лоскутов И.Г. Овёс (*Avena L.*). Распространение, систематика, эволюция и селекционная ценность. СПб.: ГНЦ РФ ВИР, 2007. 336 с.
- Стельмах А.Ф., Авсение В.И., Кучеров В.А., Воронин А.И. Изучение роли генетических систем  $Vm$  и  $Rpd$  у мягкой пшеницы// Вопросы генетики и селекции зерновых культур. Одесса, Прага-Рузыне, 1987. Вып.3. С. 125–132.
- Keim D.L., Welsh J.R., Mc Connel R.L. Inheritance of Photoperiodic heading response in winter and spring cultivars of bead wheat// Can.J.Plant Sci. 1973. Vol. 53. № 2. P. 247–250.

## ВЛИЯНИЕ УРОВНЯ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ НА ПОЧВЕННУЮ БИОТУ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ РАСТЕНИЯ КАРТОФЕЛЯ

Сорокина Г.И.

*Орел, Орловский государственный университет*

Минеральное питание растений является одним из факторов, регулирующих уровень урожая и качество продукции. Основным вопросом в изучении проблемы уровня минерального питания является определение оптимальной дозы, действие которой экономически выгодно и экологически безопасно.

Показателем оптимального функционирования растительного организма в онтогенезе могут служить факторы внешней среды – это, в первую очередь, степень обеспеченности элементами минеральной питания и продуктивности работы почвенной биоты. Известно, что мелкие почвенные членистоногие (микроартроподы) обеспечивающие, вместе с другими почвообитающими животными и микроорганизмами

трансформацию органического вещества, под воздействием минеральных удобрений изменяют численность и соотношение составляющих их группировок (Блинников В.И., 1993).

Для определения взаимосвязи влияния уровня минерального питания на количество микроартропод и процессов роста и продуктивности растения картофеля нами с 1998–2004г проводились полевые опыты по следующим схемам: контроль – без внесения удобрений, опыт –  $N_{90}P_{60}K_{150}$  действующего начала на 1 га.

На этих фонах испытывали влияние микроэлемента меди на процессы роста и продуктивность картофеля сорта Адретта. Медь вносили в виде раствора сернокислой меди 0,05 % концентрации при предпосадочной обработке клубней. В опыте использовали следующие удобрения: азот – в виде аммиачной селитры, фосфор – в виде гранулированного суперфосфата, калий – хлористого калия. Удобрение вносили локально, вместе с посадкой клубней. Опыты были заложены в трехкратной повторности.

Почвенные пробы для определения численности членистоногих брали вначале июня квадратными бурами с последующим разделением по слоям 0,5 и 5–10 см. Повторность учета – 12-ти кратная. Выгонку микроартропод проводили в эклекторах модификации И.С. Гилярова при электрическом освещении. Всего в ходе исследования зарегистрировано 16 видов коллембол и 12 орибатид. Эти исследования были проведены доцентом кафедры зоологии Блинниковым В.И.

Кроме почвенных исследований мы проводили наблюдения за ростом и развитием растений в фазе бутонизации и цветения. В процессе работы изучали следующие показатели: динамику высоты доминирующего побега, суточную интенсивность роста, ростовую активность, динамику нарастания листовой поверхности. Уборку урожая проводили после отмирания ботвы взвешиванием 50 кустов по каждому варианту.

Рост растений измеряли линейно, ростовую активность рассчитывали по формуле:  $R_{акт} = \frac{h_2 - h_1}{h_1 \times t}$ ,

где  $h_1$  – предыдущая высота,  $h_2$  – последующая высота,  $t$  – время в сутках. Прирост за сутки рассчитывали по

формуле:  $\Delta h = \frac{h_2 - h_1}{t}$ , где  $\Delta h$  – прирост за сутки,  $h_1$  – предыдущая высота,  $h_2$  – последующая высота,  $t$  –

время в сутках. Площадь листовой поверхности определяли методом относительного взвешивания листьев и высечек. Полученные данные обрабатывали методом вариационной статистики, которые представлены в виде таблиц.

Таблица 1

Численность микроартропод в полевых условиях

Группировки микроартропод	Количество экз/м <sup>2</sup>	
	Фон естественного плодородия	$N_{90}P_{60}K_{150}$
Коллемболы	348 ± 156	668 ± 176
Орибатидаы	3420 ± 1372	2088 ± 848
Гамазовые	348 ± 153	976 ± 384
Акароидные	2712 ± 1520	4176 ± 1161
Тарсонемина	38 ± 59	44 ± 38
Всего	6916	7948

Данные табл. 1 показывают, что оптимальный фон внесенных удобрений способствовал увеличению численности отдельных групп микроартропод, особенно коллембол акароидных. количество орибатид снизилось, и значительно. Высокие дозы минеральных удобрений способствовали значительному снижению численности микроартропод по всем группам (Блинников В.И., 1993).

Рассматривая данные табл. 2 следует отметить, что в процессе вегетации шло быстрое увеличение показателей высоты доминирующего побега вплоть до фазы цветения. Нарастание наиболее интенсивно проходило у растений на удобренном фоне, особенно перед фазой цветения.

Таблица 2

Динамика нарастания доминирующего побега, см

Вариант	4.06	10.06	18.06	24.06	26.06
0 – контроль	26,3±1,43	37,4±1,52	49,6±1,82	62,4±1,53	66,3±1,34
0 – CuSO <sub>4</sub>	29,4±2,60	40,2±1,63	53,5±2,31	64,8±1,52	70,6±2,32
I – контроль	36,3±1,55	55,6±2,23	70,3±2,02	84,4±2,03	96,3±1,95
I – CuSO <sub>4</sub>	30,4±1,63	53,3±1,63	70,5±1,85	86,6±2,05	99,4±1,83

Таблица 3

Суточный прирост доминирующего побега

Вариант	$\Delta h_1$	$\Delta h_2$	$\Delta h_3$	$\Delta h_4$
0 – контроль	1,9	1,5	2,1	2,1
0 – CuSO <sub>4</sub>	1,8	1,7	2,4	2,9
I – контроль	3,2	1,8	2,4	5,9
I – CuSO <sub>4</sub>	3,8	2,2	2,7	6,4

Таблица 4

Ростовая активность доминирующего побега

Вариант	R <sub>1</sub>	R <sub>2</sub>	R <sub>3</sub>	R <sub>4</sub>
0 – контроль	0,070	0,040	0,043	0,030
0 – CuSO <sub>4</sub>	0,06	0,041	0,035	0,045
I – контроль	0,089	0,033	0,033	0,070
I – CuSO <sub>4</sub>	0,126	0,040	0,040	0,070

Таблица 5

Динамика площади листовой поверхности и продуктивности растений

Вариант	Площадь листовой пов-ти, см <sup>2</sup>		Масса клубней г/куст
	Бутонизация	Цветение	
0 – контроль	3103	4377	753,2±13,4
0 – CuSO <sub>4</sub>	2860	4673	766,1±12,8
I – контроль	5140	7492	903,0±14,3
I – CuSO <sub>4</sub>	5660	8126	980,4±16,8

Абсолютная высота доминирующего побега отмечена в вариантах с медью и составила 99,4 см, в контрольном – 96,3 см. Прирост за сутки составил 5,9 и 6,4 см.

Что касается показателей суточного прироста, то наиболее интенсивным и динамичным он был в вариантах на удобренном фоне. При этом следует отметить наиболее активные показатели в вариантах с медью, особенно в фазу начала цветения.

Данные таблицы 4 показывают, что наибольшая ростовая активность наблюдалась у опытных растений на удобренном фоне, особенно в вариантах с медью. Площадь листьев в посевах является основным фактором их продуктивности, так как от этого зависит количество поглощенной энергии солнца, а, следовательно, и фотосинтетическая деятельность растений. Определение динамики нарастания и площади листовой поверхности в наших опытах показало, что обогащение почвы азотом, фосфором и калием в значительной мере способствовало увеличению листовой поверхности и в фазу бутонизации, и цветения. Это увеличение было значительным и в контрольном и опытном вариантах.

В наших опытах (табл. 3) выявлена прямая зависимость между темпами роста растений, площадью листовой поверхности и урожаем клубней. Эта зависимость прослеживается по результатам наших многочисленных исследований, изменения касаются лишь количественных показателей по годам проведения опытов.

Сравнивая данные исследований влияния доз минеральных удобрений на почвенную биоту – численность антропоид – мы можем сделать вывод о прямой корреляции показателей увеличения их численности с ростом и продуктивностью растений картофеля.

Литература

- Блинников В.И. Влияние возрастающих доз полного минерального удобрения на население микроартропод в условиях открытого грунта и почвенных культур. // Минеральное питание, процессы роста и развития растений. Орел, 1993. С.96 – 110.
- Сорокина Г.И., Король В.В. Влияние полных и дробных доз минеральных удобрений на физиологические процессы и урожай картофеля. // Продукционный процесс сельскохозяйственных культур. Орел, 2001. С.76–81.
- Сорокина Г.И., Широбокова Д.С. Влияние уровня минерального питания на процессы роста и развития растения картофеля. // Влияние условий минерального питания на процессы роста и развития сельскохозяйственных растений. Курск, 1985. С.4–10.

КАРОТИНОИДЫ И ОСЕННЯЯ АДАПТАЦИЯ РАСТЕНИЙ КРИОЛИТОЗОНЫ

Софронова В.Е., Петров К.А., Чепалов В.А., Перк А.А.

Якутск, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН

Такие стресс факторы криолитозоны, как экстремально низкие зимние температуры (до  $-50$ – $-60$  °С) при световом дефиците и, напротив, высокая солнечная инсоляция весной и осенью при пониженных температурах, создают объективные предпосылки для реализации различных адаптивных механизмов регуляции первичных процессов фотосинтеза с участием пигментного комплекса растений.

Целью работы является изучение сезонного изменения содержания и взаимных соотношений фотосинтетических пигментов у летне- и осенневегетирующих многолетних травянистых растений, районированных в условиях криолитозоны Якутии. Район исследования расположен в Центральной Якутии. Главная его особенность – резкая континентальность климата. Лето короткое, но сухое и жаркое (средняя июльская температура  $+18$  °С). Зима продолжительная, суровая (средняя январская температура  $-43.2$  °С) и малоснежная (высота 20–30 см). Годовое количество осадков – 200–250 мм. На всей территории Центральной Якутии распространена сплошная криолитозона неглубоко оттаивающих многолетнемерзлых почвогрунтов.

Опытный участок находится на средней пойме реки Лены. Почвы участка – типичные мерзлотные пойменные лугово-черноземные, сформированные на легком суглинке. В посевах использовали следующие сорта многолетних травянистых растений селекции ЯНИИСХ РАСХН (Дохунаев, 1988; Павлов и др., 2006): ломкоколосник ситниковый *Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski – сорт Манчаары; пырейник сибирский *Elymus sibiricus* (L.) – сорт Амгинский; кострец безостый *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub – сорт Аммачан. Посев проводили в конце мая – начале июня 2007 г. В опытах использовали растения первого года жизни. Для выявления особенностей накопления пигментов в листьях у осенне-вегетирующих побегов, вырастающих из активизирующихся пазушных почек, в первой половине июля срезали надземную часть летне-вегетирующих растений.

Для определения содержания пигментов образцы листьев отбирали в 3-кратной повторности с 5 нормально развитых растений. Количественное определение хлорофиллов *a* и *b* проводили в 80%-ном ацетонном экстракте. Каротиноиды анализировали методами ТСХ и спектрофотометрии (Софронова и др., 2006) после фиксации в 100%-м ацетоне. Температуру воздуха регистрировали с помощью термографов DS 1922L (США). Интервал между измерениями 1 час. Точность измерения  $\pm 0.5$  °С.

В летнее время изученные виды характеризовались сравнительно низким, характерным для северных растений, содержанием зеленых пигментов – у *P. juncea* – 7.9–8.7, *B. inermis* – 6.7–10.0 и *E. sibiricus* – 6.8–7.1 мг/г<sub>сух.массы</sub> соответственно (табл.). Величина соотношения хлорофиллов *a/b* варьировала в пределах 2.1–2.5. Доля хлорофиллов, принадлежащих ССК, у летне- и осенневегетирующих растений составляла 61–74 %. Однако, у 49-суточных побегов ломкоколосника ситникового этот показатель был еще выше. Такие высокие значения ССК свойственны растениям, произрастающим в холодном климате (Maslova и Popova, 1993). У ломкоколосника в летнее время отмечен самый низкий уровень накопления каротиноидов (0.8–1.1 мг/г<sub>сух.массы</sub>). В то же время у *B. inermis* и *E. sibiricus* их содержание было чуть выше – 1.3–1.7 мг/г<sub>сух.массы</sub>. У всех видов растений в летний период большую долю в сумме каротиноидов составляли лютеин – 40.1–44.5, затем  $\beta$ -каротин – 25.0–26.0, и в меньших количествах содержались виолаксантин и неоксантин – 16.1–19.2 и 13.1–14.7 % соответственно. Величины соотношения хл/каротиноиды и хл/ксантофиллы в среднем были равны для *B. inermis* – 4.4 и 5.9, *E. sibiricus* – 5.9 и 7.9, и *P. juncea* – 8.2 и 10.8. По-видимому, эти параметры в летнезеленых растениях при сходстве таких факторов, как уровень фотоактивной радиации (ФАР), длина фотопериода, температура, минеральное питание, влажность почвы и воздуха, определяются видовым разнообразием и возрастом растения. Напротив, содержание зеленых пигментов в исследованных нами рыхлокустовых злаков в основном зависит от факторов внешней среды и возраста.

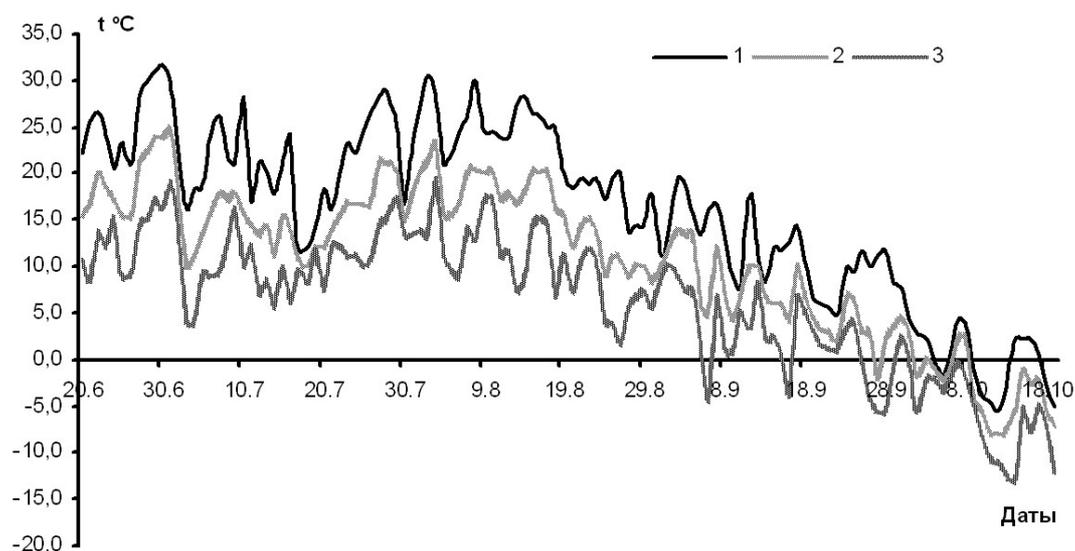
Во всех осенневегетирующих побегах, вырастающих после срезки растений, начиная с последней декады августа, наблюдается рост содержания хлорофиллов и каротиноидов. Для ломкоколосника и костреца максимальное накопление зеленых пигментов отмечается в течение первой половины сентября – 8.8–9.4 и 14.4–19.3 мг/г<sub>сух.массы</sub>. Рост по сравнению с летними показателями в среднем составил 8.4–11.4 и 71.4–129.0 %. В этот период наблюдается снижение длины фотопериода и температуры окружающего воздуха (рис.). Так, с 20 августа по 18 сентября средняя максимальная, средняя, минимальная суточные температуры были равны 14.8, 9.5 и 5.0 °С, в то время как в период с 10 июля по 31 июля – 21.0, 15.2 и 10.8 °С соответственно. При переходе среднесуточной температуры воздуха через 0°С происходило уменьшение концентрации хлорофиллов на 30–40 % от максимальных значений (последняя пентада сентября – первая декада октября). Листья обоих видов (в том числе и у не срезанных растений) остаются зелеными вплоть до выпадения снега. Количество зеленых пигментов у пырейника повышается до середины последней декады сентября. Однако зеленые листья *E. sibiricus*, как целых растений, так и побегов, вырастающих из активизирующихся пазушных почек после срезки надземной части, к концу сентября с наступлением устойчивых ночных заморозков быстро погибали. В это время ночные температуры достигали  $-1,1$ – $-5,6$  °С.

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ**

**Содержание и соотношение фотосинтетических пигментов в листьях летне- и осенневегетирующих многолетних травянистых растений, районированных в условиях криолитозоны Якутии, мг/г сухой массы**

Дата	Возраст, сутки	Хл <i>a</i>	Хл <i>b</i>	ССК, %	Ксантофиллы	β- каротин	Хл/ ксантофиллы	Хл/каротиноиды
<i>Elymus sibiricus</i>								
10.7	42	4.90	2.23	70	1.14 ± 0.03	0.40 ± 0.02	6.26	4.64
31.7	63	4.58	2.20	72	1.22 ± 0.05	0.43 ± 0.06	5.54	4.08
21.8*	43	6.09	2.38	63	0.84 ± 0.03	0.35 ± 0.02	10.03	7.07
4.9*	57	6.38	2.56	64	1.07 ± 0.05	0.52 ± 0.03	8.33	5.61
11.9*	64	9.02	3.57	63	1.42 ± 0.03	0.60 ± 0.07	8.86	6.22
25.9*	78	9.15	3.56	62	1.72 ± 0.02	0.63 ± 0.04	7.41	5.42
<i>Psathyrostachys juncea</i>								
9.7	41	5.60	2.25	64	0.80 ± 0.02	0.26 ± 0.02	9.85	7.40
17.7	49	5.31	3.35	86	0.81 ± 0.02	0.21 ± 0.01	11.68	9.06
9.10	133	4.14	1.23	51	0.80 ± 0.03	0.21 ± 0.02	6.69	5.33
20.8*	42	3.68	2.32	86	1.14 ± 0.04	0.40 ± 0.01	5.30	3.92
28.8*	50	6.40	2.99	74	1.20 ± 0.07	0.49 ± 0.02	7.86	5.57
10.9*	63	6.35	2.40	61	1.06 ± 0.10	0.42 ± 0.04	8.28	5.92
24.9*	77	5.19	1.96	61	0.94 ± 0.02	0.35 ± 0.01	7.58	5.51
8.10*	91	4.69	1.82	62	0.93 ± 0.01	0.32 ± 0.01	7.00	5.22
<i>Bromopsis inermis</i>								
10.7	38	7.12	3.03	66	1.12 ± 0.02	0.38 ± 0.02	9.05	6.76
31.7	59	4.56	2.16	71	1.06 ± 0.06	0.25 ± 0.03	6.34	5.13
9.10	129	4.64	1.94	66	1.15 ± 0.03	0.39 ± 0.03	5.74	4.30
8.8*	30	4.06	1.82	69	0.64 ± 0.03	0.17 ± 0.01	9.19	7.26
21.8*	43	7.14	2.85	63	1.00 ± 0.05	0.35 ± 0.01	9.95	7.37
28.8*	50	13.60	5.66	65	2.05 ± 0.12	0.75 ± 0.04	9.40	6.87
4.9*	57	10.82	4.54	66	1.30 ± 0.18	0.58 ± 0.07	11.78	8.14
11.9*	64	10.25	4.15	64	1.68 ± 0.03	0.63 ± 0.03	8.58	6.25
25.9*	78	8.54	3.28	62	1.63 ± 0.02	0.54 ± 0.05	7.26	5.44
8.10*	91	6.78	2.86	66	1.30 ± 0.05	0.51 ± 0.03	7.42	5.32

*Примечание:* ССК – доля хлорофиллов светособирающего комплекса; \* – осенневегетирующие побеги после срезки надземной части летневегетирующих растений



Ход среднесуточной температуры в летне-осенний период 2007 г.  
1, 2, 3 – максимальная, средняя и минимальная суточная температура соответственно.

Одновременно с ростом количества хлорофиллов у всех видов наблюдается подъем содержания каротиноидов с началом осеннего похолодания. Однако темпы нарастания содержания желтых пигментов в начале осени и их снижения в первой декаде октября были ниже, чем лабильность зеленых пигментов. Так, при закаливании растений низкими положительными температурами поздней осенью величины соотношения хл/каротиноиды, хл/ксантофиллы были выше, чем у летневегетирующих растений. В осенневегетирующих побегах *P. juncea* и *B. inermis* увеличение содержания с максимумом в середине сентября было характерно для β-каротина, лютеина и виолаксантина. Так, в ломкоколоснике и костреце прирост количества β-каротина составил 79.6 и 98.7 %, лютеина – 38.1 и 49.5 %, виолаксантина – 20.8 и 41.8 % соответственно от летних показателей. Напротив, у *E. sibiricus* сумма каротиноидов продолжала увеличиваться с конца августа до конца сентября (с  $1.20 \pm 0.09$  до  $2.33 \pm 0.08$  мг/г<sub>сух.массы</sub>) вплоть до гибели листьев при наступлении устойчивых отрицательных температур воздуха в ночное время. При этом содержание β-каротина, лютеина и виолаксантина возрастало на 51.1, 28.1 и 94.5 %. Резкое избирательное повышение содержания виолаксантина в этом растении может быть вызвано ингибированием прямой реакции в виолаксантиновом цикле (ВЦ).

Травянистые растения не входят в глубокий покой как древесные растения. Остановка роста у них происходит под воздействием пониженных температур. В экстремальных условиях Севера при сравнительно невысокой обеспеченности хлорофиллом прослеживается прямая корреляция между его содержанием в листе и величиной максимальной потенциальной интенсивности фотосинтеза. Необходимо также отметить, что у холодостойких травянистых растений Севера в зависимости от условий тепло- и влагообеспеченности зона оптимума фотосинтеза изменяется в пределах от 8 до 22 °С (Дымова, Головкин, 2001). Исходя из вышеизложенного, можно предположить, что исследованные растения в первой половине сентября при высоких закалывающих температурах повышают скорость фотосинтеза при возрастании суммарного содержания, как хлорофиллов, так и каротиноидов. При дальнейшем снижении температуры во второй половине сентября создаются условия, способствующие фотоингибированию. В этот период растения должны быть обеспечены теми пигментами, которые участвуют в фотозащите их ФСА. Наблюдаемое нами сохранение фонда желтых пигментов может иметь адаптивное значение. В настоящее время именно зеаксантин и β-каротин отводятся важную роль в защите ФСА от фотодинамического разрушения. По-видимому, способность *B. inermis* повышать количество β-каротина до с 0.31 до 0.75 мг/г<sub>сух. массы</sub>, *P. juncea* с 0.24 до 0.49 мг/г<sub>сух. массы</sub> и поддерживать функционирование ВЦ до глубокой осени являются факторами, способствующими продлению сроков фотосинтеза в неблагоприятных условиях и развитию их терморезистентности при наступлении постоянных отрицательных температур (0––3 °С) в ночное время глубокой осенью.

#### Литература

- Дохунаев В.Н. Корневая система растений в мерзлотных почвах Якутии. Якутск, 1988. 173 с.  
 Дымова О.В., Головкин Т.К. Структурно-функциональные свойства фотосинтетического аппарата *Ajuga reptans* в холодном климате // Физиол. растений. Т. 48. № 3. С. 406–413.  
 Павлов Н.Е., Томская Ф.Г., Софронова Е.П. Интродукция и селекция кормовых трав в Якутии. Новосибирск, 2006. 237 с.  
 Софронова В.Е., Чепалов В.А., Петров К.А. Роль каротиноидов в регуляции устойчивости *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid. к холодному шоку // Ж. стресс-физиологии и биохимии. 2006. № 2. С.16–20.  
 Maslova T.G., Popova I.A. Adaptive properties of the pigment systems // Photosynthetica. 1993. Vol. 29. P. 195–203.

### ВЛИЯНИЕ ЕЖЕСУТОЧНЫХ КРАТКОВРЕМЕННЫХ СНИЖЕНИЙ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ФОРМИРОВАНИЕ ГАБИТУСА РАСТЕНИЙ ОГУРЦА В УСЛОВИЯХ РАЗНЫХ ФОТОПЕРИОДОВ

Спиридонова Е.А., Шерудило Е.Г., Шибеева Т.Г., Сысоева М.И.

Петрозаводск, Институт биологии Карельского научного центра РАН

Компактные растения удобны для транспортировки и пересадки, что особенно важно для рассады овощных культур. В течение многих лет для управления габитусом растений широко использовались химические регуляторы роста – ретарданты (Деева, 1980). Однако из-за угрозы здоровью человека и проблем с загрязнением окружающей среды в настоящее время имеется тенденция ограничения применения синтетических регуляторов роста вплоть до полной их отмены (Moe et al., 1992), что вызывает необходимость разработки современных технологий выращивания растений с целью получения экологически чистой продукции. Особое внимание уделяется температурному контролю морфогенетических процессов, что нашло свое отражение в создании двух технологий выращивания рассады овощных и декоративных культур – технологии «DIF» и технологии «DROP» (Moe, Heins, 2000; Марковская, Сысоева, 2004), успешно применяемых в растениеводстве многих северных стран. Технология «DIF» основана на использовании градиента дневных и ночных температур (аббревиатура DIF от английского слова Difference) (Heins, Erwin,

1990). Растения количественно реагируют на величину и знак температурного градиента - чем больше величина отрицательного градиента, тем больше ингибируется рост стебля (Erwin et al., 1989; Мое et al., 1992). Современная технология «DROP» основана на кратковременных снижениях температуры в суточном цикле (от англ. слова drop - падение) (Mortensen, Мое, 1992), что также позволяет управлять габитусом растений. Использование технологии кратковременных снижений температуры весьма актуально для выращивания растений защищенного грунта на Севере. Целью настоящей работы, было изучить влияние ежесуточных кратковременных снижений температуры на формирование габитуса растений огурца на ранних этапах онтогенеза в условиях разных фотопериодов.

Семена огурца (*Cucumis sativus* L., сорт Зозуля) проращивали в чашках Петри при 28°C в течение двух суток, затем высаживали в вазоны с песком и переносили в камеры искусственного климата ВКШ-73. Опыты проводили при разных фотопериодах с выдерживанием одинакового суточного светового интеграла. Интенсивность света (лампы ДРЛ-400) составляла 150, 100, 75 и 50 Вт/м<sup>2</sup> при фотопериодах 8/16, 12/12, 16/8 и 24/0 ч, соответственно. Относительная влажность воздуха была 60-70%. До начала низкотемпературных обработок растения выращивали при оптимальных температурных условиях (2 суток при 30°C и 2 суток при 23°C) (Марковская, 1994). По достижении фазы полностью раскрытых семядолей растения контрольного варианта оставляли при 20°C, опытные растения подвергали в течение 6 суток ежесуточным снижениям температуры на 2 и 6 ч (варианты ДРОП\_2 и ДРОП\_6) в конце ночного периода или до завершения 24-ч цикла при круглосуточном освещении. Снижение температуры до 12°C проводили с 22°C в варианте ДРОП\_2 и с 25°C - в варианте ДРОП\_6. По окончании температурных обработок определяли линейные размеры, высоту растения и длину черешка первого настоящего листа. Повторность опыта в пределах варианта – 10-ти кратная, каждый опыт проводили 2 раза. В таблицах представлены средние значения и их стандартные отклонения. Достоверность различий оценивали с использованием метода дисперсионного анализа (P<0.05).

Установлено, что кратковременные снижения температуры уменьшили высоту растений огурца только в условиях нейтрального фотопериода (табл. 1). При других исследованных фотопериодах такого морфогенетического эффекта не выявлено (табл. 1).

Таблица 1

**Влияние ежесуточных кратковременных снижений температуры (на 2 и 6 ч) на высоту растений огурца (см) на ранних этапах онтогенеза в условиях разных фотопериодов**

Вариант опыта	Продолжительность фотопериода, ч			
	8/16	12/12	16/8	24/0
Контроль	8,7±0,6	6,5±0,5	5,4±0,7	3,2±0,5
ДРОП_2	7,9±1,2	5,6±0,5*	5,4±0,7	3,4±0,4
ДРОП_6	9,3±1,1	5,3±1,0*	5,3±0,5	3,6±0,4

Вероятно, отсутствие морфогенетического эффекта по высоте растения может быть связано с тем, что гипокотиль, определяющий высоту растений на изученном этапе онтогенеза, сформировался полностью до начала низкотемпературных обработок. Однако в результате кратковременных низкотемпературных воздействий в условиях всех фотопериодов отмечено уменьшение длины черешка первого листа при ежесуточном снижении температуры на 6 ч в конце ночного периода (табл. 2). Выявленный морфогенетический эффект по данному показателю представляет несомненный интерес, поскольку именно длина черешков листьев во многом определяет габитус растений огурца.

Таблица 2

**Влияние ежесуточных кратковременных снижений температуры (на 2 и 6 ч) на длину черешка (см) первого настоящего листа растений огурца на ранних этапах онтогенеза в условиях разных фотопериодов**

Вариант опыта	Продолжительность фотопериода, ч			
	8/16	12/12	16/8	24/0
Контроль	1,8±0,2	1,5±0,2	1,7±0,1	1,9±0,3
ДРОП_2	1,6±0,2	1,4±0,1	1,6±0,2	1,6±0,1*
ДРОП_6	1,5±0,2*	1,3±0,1*	1,3±0,2*	1,3±0,1*

Примечание: \* - статистически достоверное отличие от контроля.

Таким образом, проведенные исследования показали, что технология кратковременных снижений температуры может быть успешно использована для получения компактной рассады растений огурца независимо от длительности фотопериода.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 07-04-00063.

Литература

- Марковская Е.Ф. Адаптация *Cucumis sativus* L. к температурному фактору в онтогенезе // Физиология растений. 1994. Т. 41, № 4. С. 589-594.
- Марковская Е.Ф., Сысоева М.И. Роль суточного температурного градиента в онтогенезе растений. М.: Наука, 2004. 119 с.
- Moe R., Heins R.D. Thermo- and photomorphogenesis in plants // Adv. Floriculture Res. Agric. Univ. of Norway. 2000. Rep. № 6. P. 52-64.
- Деева В.П. Ретарданты - регуляторы роста растений. Минск: Наука и техника, 1980. 173 с.
- Erwin J. E., Heins R. D., Karlsson M. G. Thermomorphogenesis in *Lilium longiflorum* // Am. J. Bot. 1989. V. 76. P. 47-52.
- Heins R. D., Erwin J. E. Understanding and applying DIF // Greenhouse Grower. - 1990. V. 8. P. 73-78.
- Moe R., Mortensen L.M., Grimstad S.O. Control of plant morphogenesis without growth retardants // Acta Hort. 1992. V. 319. P. 323-328.
- Mortensen L.M., Moe R. Effects of various day and night temperature treatments on the morphogenesis and growth of some greenhouse and bedding plant species // Acta Hort. 1992. V. 327. P. 77-86.

**РОЛЬ ФИТОХРОМА В В ФОРМИРОВАНИИ ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ ОГУРЦА ПРИ КРАТКОВРЕМЕННЫХ И ДЛИТЕЛЬНЫХ НИЗКОТЕМПЕРАТУРНЫХ ВОЗДЕЙСТВИЯХ**

**Сысоева М.И., Шерудило Е.Г., Марковская Е.Ф.**

*Петрозаводск, Институт биологии Карельского научного центра РАН*

Ежесуточные кратковременные снижения температуры широко используются в современном растениеводстве для выращивания компактных растений. Кроме того, как было показано ранее, они приводят к повышению холодоустойчивости растений (Марковская и др., 2000). Цель настоящей работы – выявить участие фитохрома В в формировании холодоустойчивости растений огурца при кратковременных и длительных низкотемпературных воздействиях.

Работа выполнена в камерах искусственного климата на растениях огурца (*Cucumis sativus* L.) дикого типа (WT) и длинногипокотелевом мутанте по фитохрому В (*lh*-мутант) (Lopez-Juez *et al.* 1992) при двух фотопериодах – 10/14 ч (короткий фотопериод) и 16/8 ч (длинный фотопериод) и одинаковом значении суточного интеграла света  $6,5 \text{ mol day}^{-1} \text{ m}^{-2}$ . Семена проращивали в течение 2-х сут, высаживали в сосуды с песком и выращивали при поливе питательным раствором Кнопа (рН 6.2-6.4) двое суток при 30°C, двое суток при 23°C до фазы полностью раскрытых семядолей, а затем в течение 6-ти суток подвергали постоянному действию закалывающей для растений огурца температуры 12°C (вариант ПНТ) или кратковременному воздействию 12°C на 2, 4, 6 и 8 ч ежесуточно в конце ночи (варианты ДРОП). В условиях длинного фотопериода был добавлен вариант со снижением температуры на 2 ч в начале дня. В качестве контроля были выбраны растения без низкотемпературной обработки, выращенные при 20°C. По окончании температурных обработок растения огурца находились в фазе полностью развернутого 1-го настоящего листа.

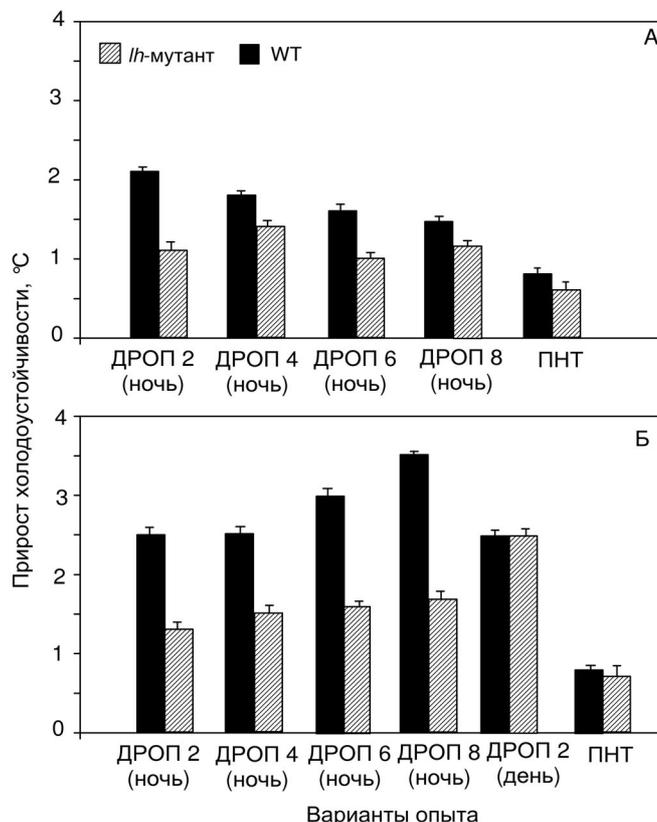
Холодоустойчивость (ХУ) растений анализировали в конце эксперимента по методу ЛТ<sub>50</sub>, определяя температуру гибели 50% палисадных клеток листовых высечек после их 5-мин промораживания в микрохолодильнике или прогрева в водном термостате, соответственно (Дроздов и др., 1976).

Независимо от длительности фотопериода холодоустойчивость растений контрольного варианта была одинаковой: у дикого типа -10,3°C, у мутанта -10,2°C. Все температурные обработки как длительные, так и кратковременные вызвали повышение ХУ растений обоих генотипов (рис.).

В целом, ХУ растений при кратковременных низкотемпературных воздействиях была выше, чем при ПНТ, а также выше в условиях длинного фотопериода, чем при коротком дне. ХУ растений дикого типа была выше, чем у мутанта, за исключением дневного ДРОП. При коротком фотопериоде наибольший прирост ХУ у растений дикого типа по сравнению с контролем (2,1°C) отмечен при 2-х часовом воздействии в конце ночного периода, а у мутанта длительность низкотемпературной краткосрочной обработки существенно не влияла на величину ХУ. В условиях длинного фотопериода ХУ растений дикого типа увеличивалась с удлинением низкотемпературной экспозиции и достигала максимума при 8-часовом воздействии в конце ночи (прирост составил 3,5°C). В тоже время у мутанта по фитохрому В как и при коротком фотопериоде

длительность низкотемпературной обработки в ночной период значительно не влияла на приrost ХУ, а максимум ХУ был отмечен при 2-часовом снижении температуры в начале светового периода (2,5°C).

В условиях обоих фотопериодов при длительном низкотемпературном воздействии ХУ растений дикого типа и мутанта не различалась и составляла 0,8°C у дикого типа и 0,6-0,7°C у мутанта.



Влияние кратковременных (ДРОП 2, 4, 6, 8 ч) и длительных (ПНТ) низкотемпературных воздействий (12°C) на холодоустойчивость растений огурца дикого типа (WT) и мутанта по фитохрому В (*lh*-мутант) в условиях короткого 10/14 ч (А) и длинного 16/8 ч (Б) фотопериодов

Таким образом, установлено, что ХУ растений, подвергнутых ежесуточным кратковременным низкотемпературным обработкам была в 2-3 раза выше, чем при длительном воздействии низкой закалывающей температур, что согласуется с полученными нами ранее данными (Syssoeva *et al.* 1999; Markovskaya *et al.* 2003). При этом приrost ХУ был значительно выше в условиях длинного фотопериода, чем при коротком дне, что особенно ярко выявилося у растений огурца дикого типа, а длительность низкотемпературной обработки в ночной период не оказала влияния на ХУ растений диффицитных по фитохрому В.

Отсутствие различий по приросту ХУ между растениями дикого типа и мутанта при длительном низкотемпературном воздействии и их существенная разница при ДРОП воздействиях в ночной период может свидетельствовать в пользу того, что фитохром В принимает участие в формировании холодоустойчивости растений огурца при кратковременных низкотемпературных воздействиях. Особый интерес вызывает отсутствие различий по ХУ у растений дикого типа и мутанта при кратковременном воздействии низкой температуры в начале светового периода. Известно, что свет необходим для увеличения ХУ у многих видов растений (Levitt 1980; Wanner and Junttila 1999). Кроме того, в работе Шота (Short 1999) обсуждаются различные пути регуляторной функции углеводов в модуляции фитохромного сигнала и получены данные о взаимосвязи углеводов и фитохром-А сигнальных механизмов. В связи с чем, высокий уровень ХУ у мутанта при кратковременном воздействии низкой температуры в начале дня, вероятно, может быть связан с включением фитохром А-сигнальных механизмов, приводящих к изменению углеводного статуса клетки.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 07-04-00063).

Литература

- Дроздов С.Н., Курец В.К., Будыкина Н.П., Балагурова Н.И. Определение устойчивости растений к заморозкам // Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. Л.: Колос, 1976. С. 222-228.
- Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Харькина Т.Г., Шерудило Е.Г. Влияние кратковременного снижения ночной температуры на рост и холодостойкость растений огурца // Физиология растений. 2000. Т. 47, № 4. С. 511-515.
- Levitt J. Responses of Plants to Environmental Stresses: Chilling, Freezing and High Temperature Stresse., Academic Press, New York, 1980. 497 pp
- López-Juez E., Nagatani A., Tomizawa K-I., Deak M., Kern R., Kendrick R.E., Furuya M. The cucumber long hypocotyle mutant lack a light-stable PHYB-like phytochrome. *The Plant Cell*. 1992 V. 4. P. 241-251.
- Markovskaya E.F., Sherudilo E.G., Sysoeva M.I. Influence of long-term and short-term temperature drops on acclimation and de-acclimation in cucumber cold resistance. *Acta Horticulturae*. 2003. V. 618. P. 233-236.
- Short T.M. Overexpression of Arabidopsis phytochrome B inhibits phytochrome A function in the presence of sucrose. *Plant Physiology*. 1999. V. 119. P. 1497-1505.
- 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 Regulation* 1999. V. 28. P. 89-94.

### УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА РОАСЕАЕ К КАДМИЮ

Титов А.Ф., Казнина Н.М., Шалыго Н.В.\*, Радюк М.С.\*, Будакова Е.А.\*, Лайдинен Г.Ф., Таланова В.В., Таланов А.В., Венжик Ю.В., Батова Ю.В.

Петрозаводск, Институт биологии Карельского научного центра РАН  
\* Минск, Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси

Кадмий является одним из наиболее токсичных загрязнителей окружающей среды с сильно выраженным отрицательным действием на все живые организмы, включая растения. Накапливаясь в органах и тканях, кадмий негативно влияет на многие стороны метаболизма, а также на продуктивность растений (Титов и др., 2007). В частности, под воздействием высоких концентраций этого металла у растений замедляется рост и развитие, нарушаются водный и минеральный обмены, изменяется интенсивность фотосинтеза и дыхания (Barceló, Poschenrieder, 1990; Prasad, 1995; Sanità di Toppi, Gabrielli, 1999; Серегин, Иванов, 2001; Vassilev, 2002 и др.). Вместе с тем, благодаря наличию механизмов устойчивости, действующих на разных уровнях организации, некоторые виды растений, в том числе и из семейства Роасеае, способны расти и развиваться без серьезных нарушений физиологических процессов в присутствии довольно высоких концентраций кадмия в окружающей среде.

Исходя из вышеизложенного, целью нашей работы явилось изучение адаптивного потенциала некоторых представителей семейства Роасеае и механизмов их устойчивости к ионам кадмия.

Объектами исследования служили следующие виды семейства Роасеае: *Agrostis alba* L., *Bromopsis inermis* Leyss., *Elytrigia repens* L., *Phleum pratense* L., *Setaria viridis* (L.) Beauv., а также *Hordeum vulgare* L. (сортов Зазерский 85 и Гонар). Для изучения всхожести семян использовали растворы сульфата кадмия в концентрациях  $10^{-5}$ ,  $10^{-4}$ ,  $10^{-3}$  и  $10^{-2}$  М. Вегетационные опыты проводили, используя песчаную культуру, при этом кадмий в концентрациях 20, 40, 80 и 160 мг/кг субстрата вносили одноразово при закладке опыта. О реакции растений на воздействие кадмия судили по изменению ряда показателей роста и развития, водного обмена, а также по состоянию фотосинтетического аппарата. Содержание хлорофиллов определяли спектрофотометрически. Интенсивность фотосинтеза и транспирации измеряли с помощью портативной системы НСМ-1000 (Walz, Германия), флуоресценцию хлорофилла – на флуориметре MINI-PAM (Walz, Германия). Общий пул тиолов (SH-содержащих соединений) оценивали по методике Крейссена с соавт. (Creissen et al., 1999). Количество окисленного (GSSG) и восстановленного (GSH) глутатиона анализировали в листьях проростков ячменя при действии хлористого кадмия в концентрациях 20, 50 и 100 мг/дм<sup>3</sup> субстрата по методике, описанной Н.В. Шалыго с соавт. (2007). О содержании комплексов металла с фитохелатинами (ФХ) судили по отношению величины поглощения комплексов катионов Cd<sup>2+</sup> с GSH и ФХ при 308 нм (D<sub>308</sub>) к максимуму поглощения белков при 268 нм (D<sub>268</sub>) (Радюк и др., 2007).

Проведенные исследования показали, что кадмий в концентрациях  $10^{-5}$  и  $10^{-4}$  М не оказывает существенного влияния на энергию прорастания и всхожесть семян злаков или вызывает небольшой стимулирующий эффект (табл. 1). Повышение содержания металла в корнеобитаемой среде до  $10^{-3}$  М приводило к задержке начальных этапов прорастания у всех изученных видов и в дальнейшем к снижению всхожести семян на 40–80% (по отношению к контролю) в зависимости от вида растения. В присутствии кадмия в концентрации  $10^{-2}$  М семена не проросли.

Таблица 1

Влияние кадмия на энергию прорастания и всхожесть семян дикорастущих злаков

Вид	Контроль	Концентрация ионов кадмия, М			
		10 <sup>-5</sup>	10 <sup>-4</sup>	10 <sup>-3</sup>	10 <sup>-2</sup>
Энергия прорастания, %					
<i>Agrostis alba</i>	36±0.8	57±0.5	18±3.0	0	0
<i>Bromopsis inermis</i>	25±4.5	51±3.5	63±2.5	0	0
<i>Elytrigia repens</i>	25±2,5	58±1,0	42±1,0	6±0,2	0
<i>Phleum pratense</i>	44±4,0	34±9,0	59±1,5	0	0
<i>Setaria viridis</i>	17±1,5	14±1,0	6±1,0	0	0
Всхожесть, %					
<i>Agrostis alba</i>	68±1,1	82±0,6	80±0,7	17±2,9	0
<i>Bromopsis inermis</i>	89±2,9	94±1,2	87±2,9	18±4,6	0
<i>Elytrigia repens</i>	67±2,9	70±0,5	68±0,5	37±8,7	0
<i>Phleum pratense</i>	94±0,1	90±1,2	96±1,2	31±4,0	0
<i>Setaria viridis</i>	85±1,7	94±1,2	91±0,6	52±1,2	0

Исследование влияния кадмия на рост и развитие растений семейства Poaceae выявило хорошо выраженную дозовую зависимость в отношении изученных показателей. При этом, в присутствии металла как у дикорастущих видов, так и у ячменя в большей степени снижалась (по сравнению с контролем) длина корня, в меньшей степени – высота побега (табл. 2). Кроме того, у растений отмечалось отставание в сроках наступления фаз и этапов органогенеза. Вместе с тем, проведенные опыты показали, что при одноразовом внесении кадмия в субстрат его негативное действие на указанные параметры роста и развития растений в процессе онтогенеза постепенно ослабевает.

Анализ структуры фотосинтетического аппарата (ФСА) злаков (на примере ячменя) выявил, что под действием металла в диапазоне концентраций от 20 до 80 мг/кг субстрата у растений уменьшаются площадь клеток мезофилла (на 5–10% по отношению к контролю в зависимости от концентрации) и размеры хлоропластов (на 8–15%). Вместе с тем, число хлоропластов на единицу площади клетки, наоборот, заметно возрастало (на 10–15%). Явно выраженных изменений в ультраструктуре хлоропластов обнаружено не было: количество гран и пластоглобул в хлоропласте, тилакоидов в гране, а также протяженность мембран тилакоидов стромы и гран в клетках опытных растений не отличались от контрольных. Лишь при увеличении концентрации металла до 160 мг/кг субстрата наблюдалось снижение числа хлоропластов в клетке (на 25 % по отношению к контролю) и уменьшение протяженности мембран гранальных тилакоидов (на 30%).

Таблица 2

Влияние кадмия на некоторые показатели роста дикорастущего (*Setaria viridis*) и культурного (*Hordeum vulgare*) злаков

Концентрация кадмия, мг/кг субстрата	Показатели роста, % к контролю			
	длина корня	высота побега	площадь листа	биомасса растения
<i>Setaria viridis</i>				
20	100	103	100	100
40	81	89	81	82
80	63*	66*	76*	62*
160	39*	52*	36*	42*
<i>Hordeum vulgare</i>				
20	100	92	97	103
40	96	89	90	94
80	21*	88	83	70*
160	11*	62*	42*	39*

\* Различия с контролем достоверны при P≤0.05

Достоверное уменьшение показателей, характеризующих состояние ФСА ячменя, также отмечалось лишь при действии кадмия в наибольшей из изученных концентраций. В частности, суммарное содержание хлорофиллов в листьях снижалось на 60% (по отношению к контролю), интенсивность фотосинтеза – на 70%. Помимо этого, обнаружено уменьшение таких параметров флуоресценции хлорофилла, как скорость электронного транспорта (на 25%) и квантовый выход фотохимического превращения световой энергии (на 10%), которые характеризуют активность фотосистемы II.

Кроме того, результаты проведенных исследований показали отсутствие заметного влияния кадмия на интенсивность транспирации и устьичную проводимость листьев растений, а также на оводненность тканей листа, что свидетельствует о способности злаков поддерживать в присутствии металла необходимый уровень водного обмена.

Одним из важнейших механизмов металлоустойчивости растений является детоксикация ионов тяжелых металлов в клетке путем связывания их с SH-группами некоторых низкомолекулярных пептидов и белков (Hall, 2002). В проведенных исследованиях у проростков ячменя при действии кадмия зарегистрировано увеличение общего количества SH-содержащих соединений. В частности, в варианте с использованием максимальной концентрации металла (100 мг/дм<sup>3</sup>) количество тиолов возрастало в 5 раз по сравнению с контролем. Помимо этого, обнаружено повышение (по сравнению с контролем) общего пула глутатиона (GSH+GSSG), причем количество GSH увеличивалось в большей степени, чем GSSG (табл. 3).

Таблица 3

Содержание (нмоль/г сырой массы) восстановленного (GSH) и окисленного (GSSG) глутатионов, и их суммы (GSH+GSSG) в листьях растений ячменя в присутствии кадмия

Концентрация кадмия, мг/дм <sup>3</sup>	GSH	GSSG	GSH+GSSG
0	345 ± 12	42 ± 5	387 ± 14
100	538 ± 29	60 ± 4	598 ± 30

Известно, что глутатион является предшественником фитохелатинов –низкомолекулярных пептидов, содержащих большое количество SH-групп (Grill et al., 1985). Как показали наши эксперименты, по мере возрастания концентрации кадмия в корнеобитаемой среде отношение  $D_{308}/D_{268}$  увеличивалось от 0.4 у растений в контрольном варианте до 0.75 – в варианте, с использованием наибольшей концентрации кадмия, что указывает на активный синтез ФХ в клетках листьев ячменя.

Таким образом, полученные данные позволяют сделать вывод о высокой устойчивости растений семейства Poaceae к кадмию, о чем свидетельствует хорошая всхожесть их семян, способность восстанавливать ростовые процессы в ходе онтогенеза, поддерживать необходимый уровень водного обмена, а также сохранять структурную целостность и функциональную активность ФСА в присутствии довольно высоких концентраций кадмия в корнеобитаемой среде. Подобная устойчивость растений обеспечивается активацией механизмов детоксикации металла, в частности, значительным увеличением количества SH-содержащих соединений за счет повышения содержания глутатиона и синтеза ФХ.

*Работа выполнена при финансовой поддержке Подпрограммы «Биоразнообразие» (Проект 3.5.1.).*

#### Литература

- Радюк М.С., Будакова Е.А., Шалыго Н.В. Влияние катионов Cd<sup>2+</sup> и Pb<sup>2+</sup> на общий пул тиолов в зеленых листьях ячменя // Весці НАН Беларусі. Сер. біял. навук. 2007. № 3. С. 61–65.
- Серегин И.В., Иванов В.Б. Физиологические аспекты токсического действия кадмия и свинца на высшие растения // Физиология растений. 2001. Т. 48. № 4. С. 606–630.
- Титов А.Ф., Таланова В.В., Казнина Н.М., Лайдинен Г.Ф. Устойчивость растений к тяжелым металлам // Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 172 с.
- Шалыго Н.В., Щербаков Р.А., Доманская И.Н., Радюк М.С. // Спектрофотометрический метод определения окисленного и восстановленного глутатиона в растениях // Физиология и биохимия культ. растений. 2007. Т. 39. № 3. С. 264–270.
- Barceló J., Poschenrieder C. Plant water relations as affected by heavy metal stress: A review // J. Plant Nutr. 1990. V. 13. P. 1–37.
- Cobbett C.S. Phytochelatins and their roles in heavy metal detoxification // Plant Physiol. 2000. V. 123. P. 825–832.
- Creissen G., Firmin J., Fryer M. et al. Elevated glutathione biosynthetic capacity in the chloroplasts of transgenic tobacco plants paradoxically causes increased oxidative stress // Plant Cell. 1999. V. 11. P. 1277–1292.
- Grill E., Winnacker E.L., Zenk M.H. Phytochelatins: The principal heavy-metal complexing peptides of higher plants // Science. 1985. V. 230. P. 674–676.
- Hall J.L. Cellular mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance // J. Exp. Bot. 2002. V. 53. P. 1–11.
- Prasad M.N.V. Cadmium toxicity and tolerance in vascular plants // Environ. Exp. Bot. 1995. V. 35. P. 525–545.
- Sanità di Toppi L., Gabbriellini R. Response to cadmium in higher plants // Environ. Exp. Bot. 1999. V. 41. P. 105–130.
- Vassilev A. Physiological and agroecological aspects of cadmium interactions with barley plants: an overview // J. Central European Agriculture. 2002. V. 4. N 1. P. 65–74.

**СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПЕРЕСТРОЙКИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА МУТАНТНЫХ РАСТЕНИЙ ЯЧМЕНЯ *CHLORINA 3613* ПРИ СМЕНЕ УРОВНЯ ЕСТЕСТВЕННОЙ ОСВЕЩЁННОСТИ**

Тютерева Е.В., Иванова А.Н., Войцеховская О.В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Освещённость – одна из наиболее важных составляющих среды обитания растений. Растения могут приспосабливаться как к кратковременным быстрым изменениям освещённости (до секунд), так и к пролонгированным её изменениям (более суток) (Murchie and Horton, 1997). Важная роль в обеспечении максимальной эффективной работы фотосинтетического аппарата в изменяющихся световых условиях принадлежит антеннам светособирающих комплексов, в состав которых у высших наземных растений входят хлорофилл *a*, хлорофилл *b* и хлорофилл-связывающие белки. Исследования мутантных растений с нарушениями биосинтеза фотосинтетических пигментов позволили предположить, что первичным регулятором размера антенны выступает биосинтез хлорофилла *b*, а не синтез белковых компонентов антенны, поскольку отсутствие хлорофилла *b* ведет к исчезновению некоторых белков антенны (Tanaka et al., 2006). К настоящему времени проведены исследования приспособления фотосинтетического аппарата к краткосрочным изменениям режима освещённости, а также к условиям повышенной освещённости (Krol et al., 1995), у ряда мутантов ячменя с нарушенным биосинтезом хлорофилла *b*. Однако, отсутствуют данные о влиянии условий пониженной освещённости на фотосинтетический аппарат таких растений. В нашей работе мы исследовали влияние длительно поддерживаемой пониженной освещённости на фотосинтетическую активность, ультраструктуру хлоропластов и морфометрические параметры мутантных растений ячменя *chlorina 3613*, полностью лишённых хлорофилла *b*.

**Объекты и методы исследования**

Объектами исследования стали взрослые растения ячменя *chlorina 3613* и растения родительского по отношению к мутанту сорта *Donaria* (*Hordeum vulgare* L. *convar vulgare* var. *himalayense* (Ritt.) Körn.). Семена обоих генотипов были получены из банка семян ин-та им. Лейбница в Германии (Leibniz-Institut für Pflanzengenetik und Kulturpflanzenforschung). Среди признаков синдрома *chlorina 3613* имеется один, важный для данного исследования – отсутствие хлорофилла *b*. Растения выращивали в Санкт-Петербурге в 2006 и 2007 гг. в открытом грунте, на среднеплодородных почвах, на умеренном поливе, в посеве нормальной для ячменя плотности.

Эксперимент производился с растениями после достижения ими фенофазы «выхода в трубку-начала колошения» (июль) в период активного роста листьев главного побега. Показатели состояния листьев растений определялись на листьях второго и третьего яруса главного побега, характерных для растения как представителей определённого сорта и вида (Лукьянова М.В. и др., 1990). Растения контрольных групп в течение всей вегетации оставались интактными. Освещённость растений экспериментальных групп понижалась до определённого уровня (60% или 40% от полной естественной освещённости, соответственно) с помощью многослойного марлевого полога. Уровень освещённости в процентах определялся при естественной освещённости 2000–2200 мкЭйнштейн ФАР/м<sup>2</sup>/с, что соответствует полной солнечной освещённости. Экспериментальное воздействие состояло в изменении освещённости растений на 7 суток. Смена освещённости в каждом из вариантов осуществлялась два раза: 1) растения, выращенные при полной инсоляции, на 7 суток подвергались понижению освещённости путём установки полога; 2) по прошествии 7 суток растениям возвращалась полная естественная освещённость – полог снимался. Измерения физиолого-биохимических показателей производились: 1) перед затенением; 2) на 3,5 и 7 сутки затенения; 3) на 3,5 и 7 сутки после возвращения полной естественной освещённости. Морфометрические измерения производились на 7 сутки затенения растений, через 7 суток после снятия пологов, а также в конце вегетации. Изучение ультраструктуры тканей листа проводили перед постановкой пологов, на 7 сутки затенения и на 7 сутки после снятия пологов.

Содержание хлорофиллов *a* и *b* в листьях измерялось спектрофотометрически. Содержание каротиноидов определялось после хроматографического разделения вытяжек в тонком слое (Корнюшенко, Сапожников, 1969). Определение интенсивности видимого фотосинтеза проведено инфракрасным полевым газоанализатором LCA-4 (ADC Bioscientific Ltd. UK).

**Результаты**

**Изменения содержания фотосинтетических пигментов и интенсивности видимого фотосинтеза.** В листьях растений дикого типа (сорт *Donaria*) общее содержание хлорофиллов в результате затенения возрастало. В процентном отношении к контрольному незатенённому варианту, максимальные изменения наблюдались по содержанию хлорофилла *b*. У растений *chlorina 3613* в результате затенения возрастало содержание хлорофилла *a*, причем абсолютная величина прироста равнялась таковой для хлорофилла *a* у растений

*Donaria*. После снятия марлевого полога содержание хлорофиллов у растений дикого типа после обоих вариантов затенения, и у растений *chlorina 3613* после 60% затенения, вернулось к исходным величинам. Однако, у растений *chlorina 3613* после 40% затенения количество хлорофилла *a* продолжало увеличиваться и после снятия полога (прирост составил 53% по отношению к исходному содержанию хлорофилла в листьях тех же растений до затенения). Общий рост содержания хлорофилла *a* у растений *chlorina 3613* под марлевым пологом, а также после снятия полога в варианте затенения 40%, сопровождался увеличением интенсивности видимого фотосинтеза. Этим растения отличались от растений родительского сорта, где под пологом происходило снижение интенсивности видимого фотосинтеза пропорционально снижению освещенности.

#### **Морфометрическая картина изменений.**

У экспериментальных растений *chlorina 3613* по сравнению с незатененными растениями наблюдались значительные изменения морфометрических показателей. У растений, подвергшихся затенению до 40% освещенности, площадь листьев и кустистость растений увеличились в среднем в два раза, а высота главного побега в среднем в четыре раза превысила высоту побегов контрольной группы (при этом растения достигли высоты главных побегов растений *Donaria*). Вегетативная масса этих растений, измеренная после колошения, превысила вегетативную массу растений контрольной группы в среднем в два раза. Масса зерна с одного колоса у экспериментальных растений *chlorina 3613* после затенения до 60% и 40% освещенности оказалась выше, чем у контрольных растений в два раза и почти в 3,5 раза, соответственно.

**Ультраструктурные характеристики пластид растений *chlorina 3613*.** Электронно-микроскопические исследования показали, что у растений *chlorina 3613* до затенения слабо развит гранальный аппарат, тилакоиды в гранах не стыкованы, и среднее число тилакоидов в гране меньше, чем у растений дикого типа. Эти данные согласуются с литературными данными (O. Machold *et al.*, 1977). У растений *chlorina 3613* процесс накопления хлорофилла под марлевым пологом (а при затенении до 40% и после снятия полога) сопровождался образованием гран, где число тилакоидов, а также степень их стыкованности, приближались к параметрам растений дикого типа.

#### **Обсуждение**

В данной работе впервые исследована возможность приспособления мутантных растений ячменя *chlorina 3613*, полностью лишенных хлорофилла *b*, к долговременно-поддерживаемой пониженной освещенности. Оказалось, что растения как дикого типа, так и *chlorina 3613*, реагировали на снижение освещенности в целом в соответствии с описанными для теневыносливых растений тенденциями, носящими компенсаторный характер в ответ на снижение интенсивности падающего света: увеличением общего содержания хлорофилла и увеличением площади листьев. Однако, если у растений дикого типа при затенении наиболее сильно изменялось содержание хлорофилла *b*, то у растений *chlorina 3613* увеличивалось содержание хлорофилла *a*. Примечательно, что это увеличение сопровождалось возрастанием интенсивности видимого фотосинтеза, а также приростом биомассы у экспериментальной группы растений *chlorina 3613* по сравнению с контрольными незатененными растениями. Таким образом, фотосинтетическая способность у растений *chlorina 3613* до затенения, по-видимому, связана с низким содержанием хлорофилла *a*. Прирост хлорофилла *a* у экспериментальной группы растений сопровождался появлением в хлоропластах гран с ультраструктурой, сходной с таковой у растений дикого типа. Это позволяет сделать предположение, что результатом помещения растений *chlorina 3613* в условия пониженной освещенности стало восстановление некоторых структурно-функциональных характеристик фотосинтетического аппарата мутантных растений. Это делает растения *chlorina 3613* удобной моделью для исследований регуляции биосинтеза хлорофилла и биогенеза фотосинтетического аппарата. Наши данные позволяют предположить, что биосинтез хлорофилла *b* не является первичным регулятором размера антенны светособирающего комплекса, однако, для проверки этого предположения требуются дальнейшие исследования.

Выражаем глубокую признательность и благодарность Т.Г. Масловой за ценные советы и помощь в проведении данного исследования.

*Исследование поддержано грантом РФФИ №07-04-01707.*

#### *Литература*

- Корнюшенко Г.А., Сапожников Д.И. Тонкослойная хроматография каротиноидов зелёного листа//Тр. ВИР. Л., 1969. Т. 40. С. 181–192.
- Лукьянова М.В., Трофимовская А.Я., Гудкова Г.Н. и др. Культурная флора СССР: т. II, ч. 2. Ячмень – Л.: Агропромиздат, Ленингр. отд-ние, 1990. – 421.
- Krol M., Spangfort M. D., Huner NPA., Oquist G., Gustafsson P. and Jansson S. Chlorophyll a/b-binding proteins, pigment conversions, and early light-induced proteins in a chlorophyll b-less barley mutant//Plant physiology. 1995. Vol. 107 (3). P. 873–883.

*Lichtenthaler H.K.* Chlorophylls and carotenoids – pigments of photosynthetic biomembranes//Methods in enzymology. New York. 1987. Vol. 148. P. 350–382.

*Murchie E.H., Horton P.* Acclimation of photosynthesis to irradiance and spectral quality in British plant species: chlorophyll content, photosynthetic capacity and habitat preference// Plant Cell Environment. 1997. Vol. 20. P. 438–448.

*Machold O., Meister A., Sagromsky H., Hoyer-Hansen G., Wettstein D.* Composition of photosynthetic Membranes of wild-type barley and chlorophyll *b*-less mutants//Photosynthetica. 1977. Vol. 11 (2). P. 240–245.

*Tanaka R. and Tanaka A.* Chlorophyll *b* is not just an accessory pigment but a regulator of the photosynthetic antenna. // *Porphyrins*. 2000. Vol. 9. P. 240–245.

## ВЛИЯНИЕ КИСЛОТНО-ЩЕЛОЧНОЙ РЕГЕНЕРАЦИИ КОРНЕОБИТАЕМОЙ СРЕДЫ НА ПОКАЗАТЕЛИ АКТИВНОСТИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ И УРОЖАЙНОСТЬ РАСТЕНИЙ ТОМАТА

Удалова О. Р., Канаш Е. В.

Санкт-Петербург, Агрофизический НИИ

Интенсивное культивирование растений в регулируемой агроэкосистеме (РАЭС) и круглогодичное производство высококачественной растительной продукции сопряжено с выяснением закономерностей взаимодействия компонентов почвенно-растительной системы. В РАЭС все параметры жизнеобеспечения растений поддаются регулированию и поддержанию в заданных пределах. Однако, в почвенно-растительном блоке возможно возникновение неуправляемых процессов под действием биогенных факторов, в результате чего происходит нарушение метаболизма растений и снижение их продуктивности. При выращивании растений на гранулированных минеральных корнеобитаемых средах (КС) эту проблему удалось решить при помощи кислотно-щелочной регенерации.

Цель работы – исследование эффективности кислотно-щелочной регенерации органо-минеральной КС «Агрофит», созданной на основе верхового торфа и минеральных компонентов, в различные сроки вегетации растений и ее влияния на показатели активности фотосинтетической системы и урожайность томата сорта Ультрабек.

Кислотно-щелочную регенерацию КС проводили в период цветения, начале завязывания и созревания плодов растений томата. Использовали 0,05% раствор КОН, – 0,03% растворы азотной и серной кислот. В контроле КС обрабатывали водой. После каждой регенерации определяли содержание пигментов и воды в листьях томата и параметры флуоресценции, которые регистрировали на компьютеризированной установке «Лист», позволяющей измерять интенсивность максимальной ( $F_m$ ) и стационарной ( $F_s$ ) флуоресценции. Коэффициент энергетической эффективности фотосинтеза рассчитывали по формуле  $K_{эф} = (F_m - F_s) / F_m$ . Жаростойкость растений определяли по показателю  $T_{кр}$  – температуре, при нагреве до которой флуоресценция прекращается. В конце вегетации определяли продуктивность растений.

Содержание воды в листьях томатов вариантов 2 и 3 было меньше, чем в контроле на ранних этапах онтогенеза. В более поздние сроки развития растений такая зависимость отсутствует. У растений вариантов 2 и 3 содержание пигментов (хлорофилл *a*, хлорофилл *b* и каротиноиды) меньше, чем в контроле в фазах завязывания и начала созревания плодов. Наблюдается общее снижение содержания пигментов к концу вегетации (табл. 1).

Таблица 1

Содержание воды и пигментов в листьях томата сорта Ультрабек

Фаза развития	Вариант*	Содержание воды, г/г сухой навески	Содержание пигментов, г/100см <sup>2</sup> листовой поверхности		
			хлорофилл «a»	хлорофилл «b»	каротиноиды
Начало цветения	1	9,16	3,23	2,56	0,81
	2	9,06	3,17	2,68	0,82
	3	8,87	3,55	3,64	0,86
Начало завязывания	1	8,43	2,98	2,66	0,60
	2	8,98	2,69	2,48	0,58
	3	6,85	2,75	2,44	0,57
Начало созревания	1	8,53	1,75	4,26	0,70
	2	7,22	1,72	4,11	0,66
	3	9,12	1,65	4,26	0,79

\* Вариант 1 – контроль (вода), вариант 2 – H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, вариант 3 – HNO<sub>3</sub>

Качественные и количественные изменения в содержании пигментов сопровождаются изменением интенсивности фотосинтеза, о чем можно судить по показателям флуоресценции листьев растений.

Параметры флуоресценции листьев растений томата

Фаза развития	Вариант*	$F_m$ , отн.ед.	$F_s$ , отн.ед.	Жаростойкость, $T_{кр}$ , °C	$K_{эф}$
Начало цветения	1	867±53,4	455±37,9	54±0,41	0,47
	2	811±31,2	342±27,3	53,6±0,53	0,58
	3	889±64,6	384±39,6	53,3±0,54	0,57
Начало завязывания	1	680±43,7	337±37,0	53,6±0,48	0,50
	2	677±49,9	328±54,4	53,3±0,72	0,51
	3	438±35,7	161±27,1	54,8±0,47	0,63
Начало созревания	1	446±52,9	185,6±37,8	54,9±0,74	0,58
	2	466±51	165,7±2,63	55,9±0,50	0,64
	3	310±33,5	102,8±4,39	58,2±1,24	0,67

\*Вариант 1 – контроль (вода), вариант 2 –  $H_2SO_4$ , вариант 3 –  $HNO_3$ .

Растения варианта 3 характеризуются более низкими значениями интенсивности флуоресценции с момента завязывания плодов. Наблюдается положительная корреляция между содержанием хлорофилла «а» в тканях листьев и интенсивностью  $F_m$  и  $F_s$  (табл. 2). К концу вегетации отмечается увеличение значений коэффициента эффективности фотосинтеза и жаростойкости растений томата во всех вариантах.

Можно предположить, что увеличение показателя  $T_{кр}$ , содержание воды и пигментов у растений варианта 3 связано с более ранним их старением.

В целом, вероятно, обработка КС в вариантах 2 и 3 приводит к некоторому повреждению корней растений, что сопровождается уменьшением содержания в тканях воды и пигментов и является признаком более раннего старения растений опытных вариантов. При этом продуктивность растений томатов в вариантах 2 и 3 была выше, чем в контроле.

Таблица 3. Продуктивность растений томатов

Вариант	Продуктивность, г/растение
1. Контроль (вода)	1048
2. $H_2SO_4$	1112
3. $HNO_3$	1480

Более высокие показатели продуктивности вариантов 2 и 3 имеют зависимость не только от интенсивности фотосинтеза в целом, но и от условий жизнеобеспечения корневых систем и изменения физико-химических и биотических свойств КС в результате кислотно-щелочной регенерации.

Проведенные исследования показали, что кислотно-щелочная регенерация органно-минеральной КС в период вегетации стимулирует развитие и активность фотосинтетического аппарата растений томата, что способствует увеличению их продуктивности.

#### Литература

- Брандт А.Б. Тагеева С.В. Оптические параметры растительных организмов. М. Наука. 1967. с. 300
- Ермаков Е.И. Теория и методы интенсивного культивирования растений в регулируемых условиях.// Проблемы культивирования растений в регулируемых условиях. Сб. науч. тр. Л. АФИ, 1984. с. 3–24
- Ермаков Е.И. Способ комплексной химической стерилизации и регенерации почвозаменителей.// А. с. № 1021436 Б И. 1983. № 21. с. 18
- Ермаков Е.И. Регулируемая агроэкосистема в биологических и сельскохозяйственных исследованиях. // Продукционный процесс растений в регулируемых условиях. СПб. Гидрометеоиздат, 1993. с. 3–15
- Канаши Е.В. Осипов Ю.А. Спектральные характеристики отражения листьев и диагностика физиологического состояния растений.// Регулируемая агроэкосистема в растениеводстве и экофизиологии. Сб. науч. тр. АФИ СПб. Из-во ПИЯФ РАН 2007 стр. 254–270
- Клешнин А.Ф. Шульгин И.А. Об оптических свойствах листьев растений.// Доклады АН СССР 1959. т. 125 № 5 с. 1158–1160

### ВЛИЯНИЕ СЕЛЕНИТА НАТРИЯ НА РОСТ КЛУБНЕЙ *SOLANUM TUBEROSUM* И ФОРМИРОВАНИЕ ФЕЛЛЕМЫ В ОПТИМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ ВОДОСНАБЖЕНИЯ И ПРИ ЗАСУХЕ

Цуканова М.А., Пузина Т.И.

Орел, Орловский государственный университет

В последние годы появился ряд работ, в которых показано, что селен как элемент антиоксидантной системы оказывает стимулирующее влияние на ростовые процессы растений в оптимальных и стрессовых ус-

ловиях среды (Серегина и др., 2001; Торшин и др., 2001; Солдатов, Хрянин, 2004). Однако, большинство исследований проведено на зерновых культурах. Данные по действию селена на рост растений картофеля, имеющего иную акцепторную систему, единичны (Прудников, 2007). Отсутствуют сведения по влиянию селена на формирование анатомических структур в растительном организме.

В связи с этим целью данной работы было изучить действие селена на ростовые показатели клубней и формирование феллемы (пробки) в условиях достаточного водоснабжения и при почвенной засухе.

Исследование проводили на растениях картофеля *Solanum tuberosum* сорта Удача. Растения выращивали в вегетационном домике в почвенной культуре на серой лесной среднесуглинистой почве. В сосуде с 10 кг почвы поддерживали влажность на уровне 60 % от полной влагоемкости.

Варианты опыта включали замачивание посадочных клубней в  $5,8 \cdot 10^{-3}$  М растворе  $\text{Na}_2\text{SeO}_3$  на шесть часов. Контрольные клубни замачивали в воде. Почвенную засуху создавали в конце фазы бутонизации путем прекращения полива растений в течение девяти суток. По окончании засухи влажность почвы составляла 30 % полной влагоемкости.

Анализировали клубни в конце вегетации растений. Линейные параметры (длину, ширину, толщину) измеряли с помощью штангенциркуля. Массу клубней определяли путем взвешивания. Толщину феллемы (пробки) во вторичной покровной ткани клубней – перидерме измеряли на поперечных срезах в верхней части клубня с помощью окулярного микрометра (МОВ-1-15<sup>х</sup>). Содержание суберина определяли в феллеме естественной и раневой (30-дневной) перидермы колориметрически по количеству связанного генцианвиолета (Озерецковская, Чаленко, 1969).

В таблицах представлены средние арифметические из 4–8 биологических повторностей и их стандартные ошибки. Аналитическая повторность 5–7 – кратная. Результаты исследования были подвергнуты статистической обработке (Лакин, 1980). Достоверность результатов оценивали с помощью критерия Стьюдента, считая достоверными различия при уровне доверительной вероятности выше 0,95.

Представленные в табл.1 данные показывают, что обогащение растений селеном, в оптимальных условиях водоснабжения, неоднозначно повлияло на линейные параметры клубней в зависимости от их фракционного состава. Так, наиболее чувствительной к обработке селенитом была фракция крупных клубней. Отмечено достоверное увеличение длины, ширины и толщины клубня. Причем в большей степени возросла длина (на 70%), по сравнению с шириной и толщиной (на 40%). Следует отметить также тенденцию к некоторому увеличению длины у средних и мелких клубней (на 20%). В то время как их ширина и толщина в варианте с селеном была на уровне контроля.

Обработка посадочных клубней селенитом не изменила число глазков в зависимости от размера клубня. Вместе с тем, количество глазков зависело от фракции. Таким образом, можно полагать, что селен увеличил длину клубня за счет роста клеток путем растяжения. Возможно, это связано с регуляцией ауксинового обмена. Имеются сведения об увеличении количества ауксина в листьях растений картофеля под влиянием антиоксиданта селена (Прудников, 2007).

Таблица 1

Влияние селенита натрия на ростовые показатели клубней и количество глазков

Вариант	Фракция клубней*	Линейные параметры клубня, мм			Количество глазков
		длина	ширина	толщина	
Контроль	крупные	72,13 ± 5,11	54,63 ± 3,27	45,88 ± 0,62	8,63 ± 0,55
	средние	48,44 ± 3,08	56,20 ± 3,74	47,67 ± 3,47	7,59 ± 0,53
	мелкие	39,92 ± 2,22	34,63 ± 2,59	29,17 ± 1,60	4,25 ± 0,34
$\text{Na}_2\text{SeO}_3$	крупные	121,93 ± 9,67	76,93 ± 1,60	67,40 ± 2,12	9,10 ± 0,45
	средние	58,25 ± 2,30	50,00 ± 2,37	44,25 ± 0,53	7,50 ± 0,35
	мелкие	48,63 ± 2,95	32,73 ± 1,68	29,25 ± 1,29	4,63 ± 0,21

- мелкие – до 50г, средние – 50–150г, крупные – более 150г

При хранении клубней картофеля большое значение приобретает феллема (пробка), являющаяся барьером, предохраняющим клубень от испарения и патогенов. Как видно из табл.2, обогащение растений селеном активизировало работу феллогена (вторичной меристемы) образовавшихся клубней, что проявилось в достоверном увеличении толщины феллемы (21% против контроля). Надо отметить, что не только толщина феллемы определяет устойчивость клубней к болезням, но и количество суберина, то есть процесс ее опробковения (Озерецковская, Чаленко, 1969). Содержание суберина в варианте с селеном на 33% превосходило контроль.

Девятидневная засуха, в конце фазы бутонизации, повлияла на образование феллемы формирующихся клубней – уменьшила ее толщину. Однако селен оказал некоторое протекторное действие. Это проявилось в сохранении его стимулирующего эффекта, прежде всего, на содержание суберина.

Таблица 2

Действие селенита натрия на пробкообразование в естественной перидерме клубней при разных условиях водоснабжения растений картофеля

Вариант	Оптимальные условия водоснабжения		Последствие 9-дневной почвенной засухи	
	Толщина феллемы, мм	Содержание суберина, мкгГВ*/100мг сухой массы феллемы	Толщина феллемы, мм	Содержание суберина, мкгГВ/100мг сухой массы феллемы
Контроль	0,150 ± 0,005	189,33 ± 11,32	0,140 ± 0,010	146,00 ± 10,07
Na <sub>2</sub> SeO <sub>3</sub>	0,182 ± 0,010	252,67 ± 13,28	0,156 ± 0,011	180,00 ± 13,80

\* ГВ – генцианвиолет

Обработка селенитом интенсифицировала процесс пробкообразования не только в естественной, но и в раневой перидерме (табл.3). Важно отметить, что в варианте с селеном увеличилось количество слоев клеток дифференцирующейся феллемы (в два раза против контроля). Это свидетельствует о стимуляции работы феллогена под воздействием селена. По-видимому, это происходит через изменение уровня фитогормонов, которые, как известно, регулируют активность меристем.

Таблица 3

Влияние селенита натрия на пробкообразование в раневой перидерме клубней картофеля

Вариант	Толщина феллемы, мм	Содержание суберина, мкгГВ/100мг сухой массы феллемы	Количество слоев клеток дифференцирующейся феллемы
Контроль	0,276 ± 0,014	129,30 ± 8,30	3,3 ± 0,18
Na <sub>2</sub> SeO <sub>3</sub>	0,376 ± 0,022	171,33 ± 9,31	6,8 ± 0,43

Обогащение растений картофеля селеном оказало влияние не только на линейные показатели клубней, но и увеличило их массу (на 29%). Это наблюдалось при неизменном количестве клубней (табл.4). По-видимому, селен повлиял не на инициацию клубнеобразования, а на собственно рост клубня. Об этом свидетельствует увеличение фракции крупных клубней в кусте. Так, средняя масса клубня в варианте с селенитом на 33% превосходила контроль. В условиях последствия засухи, сохранился положительный эффект селена на продуктивность картофеля, однако в меньшей степени.

Таблица 4

Влияние селенита натрия на массу клубней при выращивании растений картофеля в оптимальных условиях водоснабжения и почвенной засухе

Вариант	Оптимальные условия водоснабжения		Последствие 9-дневной почвенной засухи
	Масса клубней, г на растение	Количество клубней в кусте	Масса клубней, г на растение
Контроль	251,25 ± 15,80	8,75 ± 0,44	223,75 ± 13,30
Na <sub>2</sub> SeO <sub>3</sub>	325,70 ± 14,70	8,50 ± 0,41	277,14 ± 8,97

Таким образом, результаты проведенного исследования показали, что селен увеличивает линейные параметры крупных клубней при неизменном количестве глазков, что может свидетельствовать о регуляции роста клубня путем растяжения. Выявлена стимуляция процесса суберинизации феллемы клубней. Селен уменьшил отрицательное влияние почвенной засухи на продуктивность картофеля и процесс пробкообразования.

#### Литература

- Лакин Г.Ф. Биометрия. М., 1980. 293с.  
 Озерецковская О.Л., Чаленко Г.И. Сравнительное изучение раневой и естественной перидермы клубня картофеля // Биохимия иммунитета и покоя растений. М., 1969. С. 70—82.  
 Прудников П.С. Влияние селена на физиолого-биохимические процессы при адаптации растений картофеля к гипотермии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2007. 24с.  
 Серегина И.И., Ниловская Н.Т., Остапенко Н.В. Роль селена в формировании урожая зерна яровой пшеницы // Агробиохимия. 2001. № 1. С. 44—50.  
 Солдатов С.А., Хрянин В.Н. Снижение содержания пролина у разных сортов конопли при температурном стрессе // Организация и регуляция физиолого-биохимических процессов: Межрегиональный сборник научных работ. Вып.6. Воронеж. 2004. С. 144—151.  
 Торшин С.П., Забродина И.Ю., Удельнова Т.М. Накопление селена в растениях ярового рапса и химический состав семян при удобрении селеном// Агробиохимия. 1995. № 9. С. 40—47.

РОЛЬ ПЕРЕКИСИ ВОДОРОДА В ИНФЕКЦИОННОМ ПРОЦЕССЕ ПРИ РАЗВИТИИ СИМБИОТИЧЕСКИХ КЛУБЕНЬКОВ У ГОРОХА (*PISUM SATIVUM* L.)

Цыганова А.В.<sup>1</sup>, Цыганов В.Е.<sup>1</sup>, Бревин Н. Дж.<sup>2</sup>, Тихонович И.А.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Санкт-Петербург, Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной микробиологии

<sup>2</sup> Норвич, Великобритания, Центр Джона Иннеса

В условиях нехватки азота бактерии родов *Rhizobium*, *Azorhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Mesorhizobium* и *Sinorhizobium*, обобщенно называемые ризобиями, индуцируют на растениях-хозяевах семейства Fabaceae формирование специализированных органов – клубеньков. В этих корневых или стеблевых структурах бактерии способны превращать атмосферный азот в аммоний, который используется растением в качестве источника азота (Mylona et al., 1995; van Rhijn, Vanderleyden, 1995; Brewin, 2004).

Развитие бобово-ризобияльного симбиоза представляет собой совокупность двух процессов – инвазию клеток растения-хозяина и морфогенез клубенька. Первый процесс включает построение симбиотических компарментов, содержащих клетки ризобий (внутри- и межклеточные инфекционные нити и внутриклеточные симбиосомы), а второй – дифференцировку метаболически специализированных клеток и тканей растения-хозяина (Provorov et al., 2002). Эти процессы контролируются и интегрируются генетической системой растения, насчитывающей 800–900 дифференциально экспрессирующихся генов (Udvardi et al., 2004), включая *nod* и *sym* гены. Фундаментальное свойство большинства этих генов – способность активироваться (или репрессироваться) только при симбиозе и, по-видимому, кодировать признаки, которые партнеры не развивают в свободном состоянии (Тихонович и др., 2005).

Инициация инфекции начинается с момента адгезии бактериальной клетки на кончике корневого волоска. Колонизация корней растений происходит в результате формирования трансклеточной туннелеподобной структуры, называемой инфекционной нитью, которая растет через цитоплазму клетки в результате перераспределения материала первичной клеточной стенки (Brewin, 1991, 2004). Во время развития клубенька физическое взаимодействие между бактериальной и растительной клетками, постепенно развиваясь, становится более тесным, так как ризобии создают и колонизируют ряд специализированных экологических ниш. При этом поверхностные компоненты растения и ризобий подвергаются значительным изменениям, обеспечивающим молекулярное взаимодействие между симбиотическими партнерами (VandenBosch et al., 1989; Brewin, 2004; Gage, 2004).

Растения способны прерывать распространение вирусных, бактериальных и грибных патогенов в результате генерирования свободных радикалов кислорода, азота, синтеза фенольных соединений и защитных белков, изменения состава клеточной стенки и программируемой клеточной смерти (Lamb, Dixon, 1997; D'Haese et al., 2002; Herouart et al., 2002). Этот набор защитных реакций называется реакцией гиперчувствительности. В контроль со стороны растения за ходом инфекции и клубенькообразованием, проявляющийся в регуляции числа успешных инфекций, вовлечены защитные реакции растений и газообразный гормон этилен (Vasse et al., 1993; Perotto et al., 1994; Gage et al., 2004).

Бобовые растения, единственные в своем роде, синтезируют сложный кополимер, состоящий из повторяющихся AGP и экстензиновых мотивов (Rathbun et al., 2002; Brewin, 2004). Эти богатые тирозином гликопротеины, называемые AGP-экстензинами или AGPE, тесно вовлечены в инфекционный процесс. Перекрестное связывание AGP является частью защитной реакции растения и, возможно, служит для ингибирования инвазии патогенов (Bradley et al., 1992). Кроме того, предполагается, что перекись водорода, которая, как известно, находится в инфекционных нитях, может играть важную роль в перекрестном связывании AGPE и, таким образом, изменять физические свойства матрикса инфекционной нити (Wisniewski et al., 2000; Santos et al., 2001; Herouart et al., 2002; Rathbun et al., 2002).

В настоящем исследовании была использована серия неэффективных (Fix<sup>-</sup>) мутантов гороха (*Pisum sativum* L.), заблокированных на различных стадиях развития инфекционной нити, а также их родительские линии: SGE (*Δm.*), SGEFix<sup>-</sup>-1 (*sym40*), SGEFix<sup>-</sup>-2 (*sym33*), RBT3 (*sym33*, *sym40*), RBT4 (*sym33*, *sym42*), Finale (*Δm.*), RisFixV (*sym42*) (Engvild, 1987; Kosterin, Rozov, 1993; Tsyganov et al., 1994). Во всех экспериментах растения были инокулированы линией 3841 *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* (Wang et al., 1982). Растения выращивались в камерах постоянного климата HeraeusVöthch HPS2000 (день:ночь 16:8 ч; температура 21:19°C; относительная влажность 75%; интенсивность света 490 мЕ/м<sup>2</sup>·с). В качестве субстрата был использован стерильный вермикулит; растения выращивались на безазотной среде.

После сбора клубеньки были немедленно погружены в 10 мМ раствор хлорида церия в 50 мМ растворе MOPS (pH 7,0) на 1 ч в вакууме перед фиксацией в 2,5% глутаральдегиде на 0,1 М какодилатном буфере. Клубеньки, обработанные и не обработанные (негативный контроль) хлоридом церия, были дополнительно зафиксированы в течение 1 ч в 1% растворе четырехоксида осмия на 0,1 М какодилатном буфере, затем были

дегидратированы в серии спиртов возрастающей концентрации (30, 50, 70, 80, 90% и 100%) при комнатной температуре. Далее образцы были перенесены в ацетон и смеси ацетона и смолы, затем заключены в эпон при 60°C в течение 48 ч. Ультратонкие срезы (90–100 нм) контрастированы 2% водном растворе уранилацетата в течение 10 мин и дополнительно контрастированы раствором цитрата свинца в течение 5 минут. Ткани клубенька были сфотографированы на трансмиссионном электронном микроскопе Hitachi H-300 при 80 кВ. H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> локализован как электронно-плотный преципитат пергидроксида церия (Bestwick et al., 1997).

В клубеньках дикого типа мы наблюдали все этапы лигнификации стенки инфекционной нити. Вначале небольшие преципитаты пергидроксида церия появлялись на внутренней поверхности клеточной стенки вблизи бактерий, находящихся внутри инфекционных нитей. Далее преципитаты перекиси водорода накапливались на внешней поверхности стенки инфекционной нити, а затем процесс лигнификации затрагивал весь объем клеточной стенки как инфекционных нитей, так и инфицированных клеток. Кроме того, перекись водорода наблюдалась внутри матрикса инфекционных нитей и инфекционных капель в виде мелких кристаллов пергидроксида церия, количество которых увеличивалось по мере старения инфицированных клеток. В стареющих клетках небольшие кристаллы пергидроксида церия располагались в цитоплазме и, особенно, вокруг бактериоидов.

У мутантных генотипов распределение перекиси водорода в клубеньках отличалось от дикого типа, и характер распределения можно было разделить на два основных типа. Только у одиночного мутанта RisFixV (*sym42*), характеризующегося ранним старением клубеньков, мы наблюдали подобные изменения, как и у дикого типа, но проявлялись они в большей степени. Так, к первому типу распределения перекиси водорода можно было отнести характер локализации преципитатов пергидроксида церия у одиночного мутанта SGEFix<sup>-1</sup> (*sym40*), также характеризующимся ранним старением клубеньков, у которого развивался сильный окислительный стресс. Бактерии в инфекционных нитях и инфекционных каплях, а также ювенильные (недифференцированные) бактериоиды были окружены мелкими кристаллами пергидроксида церия – феномен, не наблюдаемый в клубеньках дикого типа.

К другому типу распределения перекиси водорода можно отнести характер ее локализации у мутантов по гену *sym33* (у одиночного мутанта SGEFix<sup>-2</sup> (*sym33*) и двойных мутантов – RBT3 (*sym33*, *sym40*) и RBT4 (*sym33*, *sym42*)). Они характеризовались отсутствием преципитатов пергидроксида церия вокруг стенок инфекционных нитей, либо имели несколько крупных преципитатов на внешней поверхности стенки инфекционной нити. Необходимо отметить, что у этих мутантов отсутствует эндоцитоз бактерий в клетки хозяина. Более того, на основании наших наблюдений характера распределения перекиси водорода у мутантов по гену *sym33* возможно предположить, что вызываемое перекисью водорода отвердевание матрикса инфекционных капель может являться необходимым условием успешного эндоцитоза бактерий в цитоплазму клеток хозяина.

Таким образом, симбиотически неэффективные мутанты гороха продемонстрировали отклонения в распределении и локализации перекиси водорода в клубеньках. Наши результаты могут расширить знания о бобово-ризобийном симбиозе, особенно в таких фундаментальных аспектах, как молекулярная структура растительно-бактериального интерфейса, перестройки растительной клеточной стенки во время инфекционного процесса, вызываемого ризобиями и развитие защитных реакций в ответ на проникающие бактерии.

*Работа была выполнена при финансовой поддержке: INTAS (YSF 04-83-3196), Федерального агентства по науке и инновациям (государственный контракт № 02.442.11.7130), Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ) (05-04-49105-а), совместных грантов РФФИ – Netherlands' organization for scientific research (06-04-89000-НВОЦ-а) и U.S. Civilian Research & Development Foundation – Министерство образования и науки РФ (RUXO-012-ST-06, DP2M12), гранта Президента РФ (НИИ-5399.2008.4).*

#### Литература

- Проворов Н.А., Борисов А.Ю., Тихонович И.А. Сравнительная генетика и эволюционная морфология симбиозов растений с микробами-азотфиксаторами и эндомикоризными грибами // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63. № 6. С. 451–472.
- Тихонович И.А., Борисов А.Ю., Цыганов В.Е., Овцына А.О., Долгих Е.А., Проворов Н.А. Интеграция генетических систем растений и микроорганизмов при симбиозе // Усп. соврем. биол. 2005. Т. 125. № 3. С. 227–238.
- Bestwick C.S., Brown I.R., Bennett M.R., Mansfield J.W. Localization of hydrogen peroxide accumulation during the hypersensitive reaction of lettuce cells to *Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola* // Plant Cell. 1997. Vol. 9. P. 209–221.
- Bradley D. J., Kjellbom P., Lamb C. J. Elicitor-induced and wound-induced oxidative cross-linking of a proline-rich plant-cell wall protein – a novel, rapid defense response // Cell. 1992. Vol. 70. P. 21–30.
- Brewin N.J. Development of the legume root nodule // Annu. Rev. Cell Biol. 1991. Vol. 7. P. 191–226.
- Brewin N.J. Plant cell wall remodelling in the *Rhizobium*-legume symbiosis // Critic. Rev. Plant Sci. 2004. Vol. 23. № 4. P. 293–316.
- D'Haese W., Chaparro C., De Keyser A., Deleu S., De Rycke R., Goormachtig S., Lievens S., Mathis R., Schroeyers K., Van de Velde W. Role of reactive oxygen species and ethylene in programmed cell death during nodule initiation on *Sesbania rostrata* // Nitrogen Fixation: Global Perspectives. Finan T., O'Brian M., Layzell D., Vessey K., Newton W. (eds.). CAB International, Oxon, UK, 2002. P. 137–141.

- Engvild K.J. Nodulation and nitrogen fixation mutants of pea (*Pisum sativum*) // Theor. Appl. Genet. 1987. Vol. 74. P. 711–713.
- Gage D.J. Infection and invasion of roots by symbiotic, nitrogen-fixing rhizobia during nodulation of temperate legumes // Microbiol. Mol. Biol. Rev. 2004. Vol. 68. P. 280–300.
- Herouart D., Baudouin E., Frenedo P., Harrison J., Santos R., Jamet A., Van de Sype G., Touati D., Puppo A. Reactive oxygen species, nitric oxide and glutathione: a key role in the establishment of the legume-*Rhizobium* symbiosis? // Plant Physiol. Biochem. 2002. Vol. 40. P. 619–624.
- Kosterin O.E., Rozov S.M. Mapping of the new mutation *blb* and the problem of integrity of linkage group I // Pisum Genet. 1993. Vol. 25. P. 27–31.
- Lamb C., Dixon R.A. The oxidative burst in plant disease resistance // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1997. Vol. 48. P. 251–275.
- Mylona P., Pawlowski K., Bisseling T. Symbiotic nitrogen fixation // Plant Cell. 1995. Vol. 7. P. 869–895.
- Perotto S., Brewin N.J., Kannenberg E.L. Cytological evidence for a host-defense response that reduces cell and tissue invasion in pea nodules by lipopolysaccharide-defective mutants of *Rhizobium leguminosarum* strain 3841 // Mol. Plant Microbe Interact. 1994. Vol. 7. P. 99–112.
- Rathbun E.A., Naldrett M.J., Brewin N.J. Identification of a family of extensin-like glycoproteins in the lumen of rhizobium-induced infection threads in pea root nodules // Mol. Plant Microbe Interact. 2002. Vol. 15. № 4. P. 350–59.
- Santos R., Herouart D., Sigaud S., Touati D., Puppo A. Oxidative burst in alfalfa-*Sinorhizobium meliloti* symbiotic interaction // Mol. Plant-Microbe Interact. 2001. Vol. 14. P. 86–89.
- Tsyganov V.E., Borisov A.Y., Rozov S.M., Tikhonovich I.A. New symbiotic mutants of pea obtained after mutagenesis of laboratory line SGE // Pisum Genet. 1994. Vol. 26. P. 36–37.
- Udvardi M., Bock V., Colebatch G., Desbrosses G., Kloska S., Kopka J., Krausse K., Krusell L., Ott T., Trevaskis B., Wandrey M. Genetic reorganization of legume transport and metabolism during symbiotic nitrogen fixation // Biology of Plant-Microbe Interactions, vol. 4. Tikhonovich I.A., Lugtenberg B.J.J., Provorov N.A. (eds.). St.-Petersburg, Russia: IS-MPMI, 2004. P. 490–492.
- van Rhijn P., Vanderleyden J. The *Rhizobium*-plant symbiosis // Microbiol. Rev. 1995. Vol. 59 № 1. P. 124–142.
- VandenBosch K.A., Bradley D.J., Knox J.P., Perotto S., Butcher G.W., Brewin N.J. Common components of the infection thread matrix and intercellular space identified by immunocytochemical analysis of pea nodules and uninfected roots // EMBO J. 1989. Vol. 8. P. 335–342.
- Vasse J., de Billy F., Truchet G. Abortion of infection during the *Rhizobium meliloti*-alfalfa symbiotic interaction is accompanied by a hypersensitive reaction // Plant J. 1993. Vol. 4. P. 555–566.
- Wang T.L., Wood E.A., Brewin N.J. Growth regulators, *Rhizobium*, and nodulation of peas // Planta. 1982. Vol. 155. P. 345–349.
- Wisniewski J.P., Rathbun E.A., Knox J.P., Brewin N.J. Involvement of diamine oxidase and peroxidase in insolubilization of the extracellular matrix: implications for pea nodule initiation by *Rhizobium leguminosarum* // Mol. Plant Microbe Interact. 2000. Vol. 13. P. 413–420.

## ГЕНЕТИЧЕСКИЙ И СТРУКТУРНЫЙ АНАЛИЗ УСТОЙЧИВОСТИ ГОРОХА ПОСЕВНОГО (*PISUM SATIVUM* L.) К ТОКСИЧНЫМ КОНЦЕНТРАЦИЯМ КАДМИЯ

Цыганов В.Е.<sup>1</sup>, Жернаков А.И.<sup>1</sup>, Кулаева О.А.<sup>1</sup>, Цыганова А.В.<sup>1</sup>, Балущка Ф.<sup>2</sup>, Нох М.<sup>3</sup>, Эллис Н.<sup>3</sup>, Тихонович И.А.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Санкт-Петербург, Пушкин-8; ГНУ Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной микробиологии

<sup>2</sup> Бонн, Германия; Боннский университет, Институт ботаники

<sup>3</sup> Норвич, Великобритания; Центр Джона Иннеса

Кадмий является одним из наиболее токсичных тяжелых элементов, для всех групп живых организмов. У растений кадмий вызывает ингибирование роста стеблей и корня, вызывает некрозы и хлорозы (Sanita di Troppi, Gabrielli, 1999). Данные эффекты объясняются влиянием кадмия на многочисленные биохимические и физиологические процессы, протекающие в растительной клетке (Benavides et al., 2005). Несмотря на очевидную значимость, до сих пор число исследований, посвященных генетическому анализу устойчивости высших растений к тяжелым металлам, в частности к кадмию, крайне ограничены. При этом следует различать базовую устойчивость и гиперустойчивость, свойственную ряду растений-гипераккумуляторов (*Arabidopsis halleri*, *Thlaspi caerulescens*, *Brassica juncea*), способных расти при высоких концентрациях кадмия, при этом накапливая до 0,3% кадмия от сухой массы листьев. Было показано, что гиперустойчивость растений к тяжелым металлам определяется одним или двумя основными генами и дополнительными модификаторами, определяющими уровень гиперустойчивости (Schat et al., 1993). Однако вопрос о том являются ли гиперустойчивость к кадмию и способ-

ность его гипераккумуляции генетически связанными или генетически независимыми признаками остается до сих пор неясным (Lombi et al., 2000; Bert et al., 2003).

Использование мутагенеза для выявления изменчивости по признаку базовой устойчивости к кадмию до сих пор крайне ограничено. Так, с использованием *Arabidopsis thaliana* были получены мутанты с повышенной чувствительностью к кадмию *cad1* и *cad2*, которые характеризуются нарушениями в генах, кодирующих фитохелатин синтазу и  $\gamma$ -глутамилцистеин синтазу, соответственно (Howden et al., 1995a,b; Cobbett et al., 1998). Таким образом, генетический подход подтвердил выявленный ранее основной механизм базовой устойчивости растений к тяжелым металлам – синтез фитохелатинов на основе глутатиона.

В последние годы для идентификации генов, вовлеченных в устойчивость растений к кадмию, активно используется молекулярно-биологический подход. В результате была показана ведущая роль в механизмах устойчивости транспортных белков. Так, например, проведенный комплементационный анализ *Saccharomyces cerevisiae* с использованием библиотеки кДНК гипераккумулятора *T. caerulescens* позволил выявить несколько генов, определяющих повышенную устойчивость дрожжей к кадмию. Из этих генов следует выделить АТФазу Р-типа, являющуюся членом P1B подсемейства АТФаз, перемещающих тяжелые металлы. Данная АТФаза, получившая обозначение ТсНМА4, характеризуется 71% гомологией на уровне аминокислот с ранее выделенной АТФазой AtНМА4 (Papoian, Kochian, 2004). Данная АТФ-аза обеспечивает устойчивость дрожжей не только к кадмию, но и к другим металлам (цинку, свинцу, меди) обеспечивая их транспорт из клетки. Предполагается, что ТсНМА4, так же как ранее описанная АТФаза AtНМА4 повышают устойчивость к кадмию за счет его транспорта в ксилему (Hussain et al., 2004; Papoian, Kochian, 2004; Mills et al., 2005). Другой транспортный белок, обеспечивающий транспорт металлов в вакуоль или другие субклеточные компартменты – Cation Diffusion Facilitator (CDF), или МТР (Mäser et al., 2001).

Большой интерес представляют исследования механизмов устойчивости на клеточном уровне, которые заметно активизировались в последние годы. Тем не менее, следует отметить, что в ходе проведенных исследований были получены противоречивые данные. Так, при исследованиях *Thlaspi caerulescens* было показано, что в процессе детоксикации кадмия большую роль играет апопласт корня в особенности клеточные стенки, а в меньшей степени вакуоли (Vázquez et al., 1992a; Nedelkoska, Dogan, 2000). Анализ процессов детоксикации кадмия в корнях кукурузы показал наличие кадмия в клеточных стенках клеток паренхимы, эндодермиса и перицикла, значительно меньшие концентрации были обнаружены в протопластах (Серегин, Иванов, 1997; Khan et al., 1984; Lozano-Rodríguez et al., 1997). Однако были получены и противоположные результаты. Так, для корней кукурузы и *Agrostis* было показано отсутствие локализации кадмия в клеточных стенках, и, наоборот, накопление его в цитоплазме и в вакуолях дифференцирующихся и зрелых клеток, а также в ядрах недифференцированных клеток (Rausser, Ackerley, 1987). Присутствие кадмия в вакуолях и ядрах наблюдали в корнях бобов (Vázquez et al., 1992b). Недавно при исследовании устойчивости к кадмию *T. caerulescens* с использованием высоких концентраций кадмия и длительной экспозиции растений, было показано, что кадмий аккумулировался в различных частях корня: паренхиме коры, эндодермисе, паренхиме центрального цилиндра и сосудах ксилемы, причем кадмий локализовался как в апопласте (клеточных стенках, межклетниках), так и в симпласте. Было сделано предположение, что апопласт служит первичным барьером на пути кадмия в клетку и является важным механизмом устойчивости к кадмию при низких концентрациях и коротком времени экспозиции (Wójcik et al., 2005).

С целью выявления молекулярно-генетических и клеточных механизмов устойчивости бобовых растений и их симбиотических систем (арбускулярная микориза и азотфиксирующие клубеньки) к кадмию нами была инициирована программа по химическому мутагенезу. С помощью этилметансульфоната с использованием исходной линии SGE был получен мутант гороха SGECD<sup>t</sup>, характеризующийся повышенными аккумуляцией кадмия в тканях растения и устойчивостью к токсичным концентрациям кадмия (Tsyganov et al., 2007). Этот мутант является первым мутантом высших растений, характеризующийся повышенной устойчивостью к кадмию. Было показано, что у мутанта снижена, по сравнению с исходной линией, степень индукции кадмием активности ряда ферментов, индуцирующихся под влиянием стресса, а также синтез фитохелатинов и глутатиона. В то же время было показано, что мутант способен не только поддерживать свой рост при токсичных концентрациях кадмия, но и поддерживать, в отличие от исходной линии, гомеостаз ряда химических элементов, особенно двухвалентных металлов: кальция, магния, марганца (Tsyganov et al., 2007).

Сравнительный анализ мутанта и исходной линии показал, что развитие корневой системы у исходной линии отстает от таковой у мутанта SGECD<sup>t</sup> уже при концентрации CdCl<sub>2</sub> в водном питательном растворе 2 мкМ, полное ингибирование роста корневой системы наблюдается при 8 мкМ. У мутанта SGECD<sup>t</sup> полная остановка развития корневой системы у проростков наблюдалась на концентрации 32 мкМ CdCl<sub>2</sub>. Иммуноцитохимический анализ выявил, что мутант SGECD<sup>t</sup> характеризуется способностью поддерживать организацию

митотических и кортикальных микротрубочек на концентрациях кадмия, вызывающих серьезные нарушения в их организации у растений исходной линии SGE. Также было показано, что мутант, в отличие от исходной линии сохраняет способность формировать симбиотические клубеньки при более высоких концентрациях кадмия. В тоже время было выявлено, что мутант характеризуется более низким уровнем микоризации в контрольном варианте без кадмия по сравнению с исходной линией. При этом негативное влияние кадмия на уровень микоризации у мутанта было менее выражено.

С использованием SSAP-анализа ген *cdt* был локализован на генетической карте в VI группе сцепления гороха, что открывает возможность для создания условий для дальнейшего позиционного клонирования этого гена.

Полученные результаты крайне важны для практического использования, поскольку являются теоретической базой для создания растительно-микробных систем для фиторемедиации почв, загрязненных кадмием.

Данная работа была финансово поддержана Администрацией Санкт-Петербурга (договор 73/4, PD04-1/4-230, PD06-1.4-210), Российским фондом фундаментальных исследований (08-04-01565), грантом Президента РФ (НШ-5399.2008.4), ИИТАС (YSF 04-83-3143).

#### Литература

- Серегин И.В., Иванов В.Б. Гистохимическое определение распределения кадмия и свинца в растениях // Физиол. раст. 1997. Т.44. С.791–796.
- Benavides M.P., Galeggo S.M., Tomaro M.L. Cadmium toxicity in plants // Braz. J. Plant Physiol. 2005. Vol. 17. № 1. P. 21–34.
- Bert V., Meerts P., Saumitou-Laprade P., Salis P., Gruber W., Verbruggen N. Genetic basis of Cd tolerance and hyperaccumulation in *Arabidopsis halleri* // Plant Soil. 2003. Vol. 249 P. 9–18.
- Cobbett C.S., May M.J., Howden R., Rolls B. The glutathione-deficient, cadmium sensitive mutant, *cad2-1*, of *Arabidopsis thaliana* is deficient in  $\gamma$ -glutamylcysteine synthetase // Plant J. 1998. Vol. 16. P. 73–78.
- Howden R., Andersen C.R., Goldsbrough P.B., Cobbett C.S. A cadmium-sensitive, glutathione-deficient mutant of *Arabidopsis thaliana* // Plant Physiol. 1995a. Vol. 107 P. 1067–1073.
- Howden R., Goldsbrough P.B., Andersen C.R. and Cobbett C.S. Cadmium-sensitive, *cad1* mutants of *Arabidopsis thaliana* are phytochelatin deficient // Plant Physiol. 1995b. Vol. 107 P. 1059–1066.
- Hussain D., Haydon M.J., Wang Y., Wong E., Sherson S.M., Young J., Camakaris J., Harper J.F., Cobbett C.S. P-type ATPase heavy metal transporters with roles in essential zinc homeostasis in *Arabidopsis* // Plant Cell. 2004. Vol. 16. 1327–1339.
- Khan D.H., Duckett J.G., Frankland B., Kirkham J.B. An X-ray microanalytical study of the distribution of cadmium in roots of *Zea mays* L. // J. Plant Physiol. 1984. Vol. 115. P. 19–28.
- Lombi E., Zhao F.J., Dunham S.J., McGrath S.P. Cadmium accumulation in populations of *Thlaspi caerulescens* and *Thlaspi goesingense* // New Phytol. 2000. Vol. 145 P. 11–20.
- Lozano-Rodríguez E., Hernandez L.E., Bonay P., Carpena-Ruiz R.O. Distribution of cadmium in shoot and root tissues of maize and pea plants: physiological disturbances // J. Exp. Bot. 1997. Vol. 48. P. 123–128.
- Mäser P., Thomine S., Schroeder J., Ward J., Hirschi K., Sze H., Talke I., Amtmann A., Maathuis F., Sanders D., Harper J., Tchieu J., Gribskov M., Persans M., Salt D., Kim S., Guerinot M. Phylogenetic relationships within cation transporter families of *Arabidopsis* // Plant Physiol. 2001. Vol. 126. P. 1646–1667.
- Mills R.F., Francini A., Ferreira da Rocha P.S., Baccarini P.J., Aylett M., Krijger G.C., Williams L.E. The plant P1B-type ATPase AtHMA4 transports Zn and Cd and plays a role in detoxification of transition metals supplied at elevated levels. FEBS Lett. 2005. Vol. 579. P. 783–791.
- Nedelkoska T.V., Doran P.M. Hyperaccumulation of cadmium by hairy roots of *Thlaspi caerulescens* // Biotechnol. Bioeng. 2000. Vol. 67. P. 607–615.
- Papoyan A., Kochian L.V. Identification of *Thlaspi caerulescens* genes that may be involved in heavy metal hyperaccumulation and tolerance. Characterization of a novel heavy metal transporting ATPase // Plant Physiol. 2004. Vol. 136. P. 3814–3823.
- Rausser W.E., Ackerley C.A. Localization of cadmium in granules within differentiating and mature root cells // Can. J. Bot. 1987. Vol. 65. P. 643–646.
- Sanita di Toppi L., Gabrielli R. Response to cadmium in higher plants // Environ. Exp. Bot. 1999. Vol. 41 P. 105–130.
- Schat H. Plant responses to inadequate and toxic micronutrient availability: general and nutrient-specific mechanisms // Plant Nutrition-Molecular Biology and Genetics. G. Gissel-Nielsen, A. Jensen (eds.). Kluwer, Dordrecht, 1999. P. 311–326.
- Tsyganov V.E., Belimov A.A., Borisov A.Y., Safronova V.I., Georgi M., Dietz K.-J., Tikhonovich I.A. A Chemically Induced New Pea (*Pisum sativum* L.) Mutant SGEcd<sup>1</sup> with increased tolerance to and accumulation of cadmium // Ann. Bot. 2007. Vol. 99. P. 227–237.
- Vázquez M.D., Barceló J., Poschenrieder Ch., Mádico J., Hatton P., Baker A.J.M., Cope, G.H. Localization of zinc and cadmium in *Thlaspi caerulescens* (*Brassicaceae*), a metallophyte that can accumulate both metals // J. Plant Physiol. 1992a. Vol. 140. P. 350–355.
- Vázquez M.D., Poschenrieder Ch., Barceló J. Ultrastructural effects and localization of low cadmium concentrations in bean roots // New Phytol. 1992b. Vol. 120. P. 215–226.
- Vitória A.P., Rodriguez A.P.M., Cunha M., Lea P.J., Azevedo R.A. Structural changes in radish seedlings (*Raphanus sativus*) exposed to cadmium // Biol. Plant. 2004. Vol. 47. P. 561–568.
- Wójcik M., Vangronsveld J., D'Haen, J., Tukiendorf A. Cadmium tolerance in *Thlaspi caerulescens*. Part II: localization of cadmium in *Thlaspi caerulescens* // Environ. Exp. Bot. 2005. Vol. 53. P. 163–171.

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БЕЛОЙ И ЗЕЛЕННОЙ ЗОН ПЕСТРОГО ЛИСТА *COLEUS BLUMEI* BENTH.

Чеботарева К.Е., Гамалей Ю.В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Исследование структурных и функциональных особенностей различных зон пестрых листьев дает материал для обсуждения балансовых взаимоотношений между продукцией, накоплением и перераспределением фотоассимилятов в листе.

Для исследования взаимоотношений фотосинтезирующей и нефотосинтезирующей зон одного листа был выбран пестролистный *Coleus blumei* Benth. Объект довольно прост для выращивания и имеет бело-пеструю форму, наиболее интересную для изучения донорно-акцепторных взаимодействий в пределах одного листа. Белая зона расположена в листе базипетально, вдоль центральной жилки; зеленая зона охватывает ее со всех сторон широкой полосой.

Ранее в наших работах было показано, что мелкие жилки *Coleus blumei* открытого типа: три флоэмных блока имеют спутники с плазмодесменными полями и лейкопластами (Chebotareva, Pakhomova, Gamalei, 1996). Многочисленные расширения эндоплазматического ретикулума свидетельствуют об активном оттоке ассимилятов из зеленой зоны листа (Гамалей, 1990). Структура мелких жилок в белой зоне аналогична жилкам зеленой, но форма их менее регулярная. Клетки-спутники имеют плазмодесменные поля на границе с мезофиллом, пластиды представлены лейкопластами. Основное отличие заключается в том, что клетки-спутники в белой зоне значительно более вакуолизированы и содержат меньшее число митохондрий, что может быть показателем импортного или транзитного потока ассимилятов, в противоположность экспортному в спутниках зеленой зоны. Клетки мезофилла зеленой зоны листа имеют обычную для фотосинтезирующей паренхимы структуру. Их пластиды – типичные хлоропласты с развитой гранальной структурой и значительным запасом крахмала. Содержание хлорофилла в зеленых участках пестрого листа – 1,7  $\gamma$ /мг сыр.в. Клетки мезофилла белой зоны менее дифференцированы по форме, чем в зеленой зоне. Структура пластид в них существенно отличается от хлоропластов зеленой – это пластиды овальной или округлой формы, имеющие слабо развитую ламеллярную структуру без гран. Одиночные ламеллы организованы параллельно длинной оси пластиды или концентрически. Крахмал в пластидах отсутствует. Как и следовало ожидать, количество хлорофилла в белых зонах существенно ниже, чем в зеленых:  $\Sigma$ хла+хлб – 0,012  $\gamma$ /мг сыр.в.

Содержание углеводов в разных зонах пестрого листа вполне соответствуют наблюдаемой ультраструктуре – сумма водорастворимых сахаров, а также содержание крахмала значительно выше в зеленой зоне, чем в белой; количество моносахаров в зеленой зоне также несколько выше.

Наши данные хорошо согласуются с результатами работ D.G.Fisher и W.Eschrich (1985), использовавших радиоавтографический метод, и показавших, что экспортный поток ассимилятов в зрелом листе пестролистного *Coleus blumei* идет от расположенной по краю зеленой зоны к центральной жилке через белую зону. Таким образом, зеленая часть листа выступает в роли донора и снабжает ассимилятами белую.

При изучении формирования пестрого рисунка в процессе развития листа *Coleus blumei* установлено, что у молодых не полностью развернувшихся листьев (6–8 мм) белая зона визуально не выявлена. Паренхимные ткани листа плотные, клетки содержат небольшое количество нормально развитых хлоропластов овальной формы. Хлоропласты имеют гранальную структуру и содержат 1–2 крахмальные гранулы. Листья, достигшие примерно половинного размера взрослого листа (2 – 2,5 см) имеют желтоватую или белую зону в базальной части широкую зеленую кайму. Пластиды в клетках мезофилла продолжают делиться. Структура пластид в зеленой и белой зонах соответствует наблюдаемой в соответствующих зонах зрелого листа. Структурные данные позволяют предположить, что белая зона возникает в ходе развития листа из зеленой меристематической ткани и лейкопласты белой зоны возникают путем деградации гранальных хлоропластов.

Первоначальное предположение об изменении состояния пластид и образования нефотосинтезирующей зоны в центре листа под воздействием усиливающегося экспортного потока ассимилятов пока не находят однозначного подтверждения. Для более точной характеристики функциональных взаимоотношений белой и зеленой зон в пределах пестрого листа *Coleus blumei* и понимания причин структурных изменений, происходящих в при формировании белой зоны, необходимо продолжить детальное исследование ранних этапов формирования листа и распределения потока фотоассимилятов в процессе роста.

Литература

- Гамалей Ю.В. Флоэма листа. Л, 1990. 144с.  
 Chebotareva K.E., Pakhomova M.V., Gamalei Yu.V. Minor veins ultrastructure in variegated leaves of *Coleus blumei* and *Tropaeolum majus* related to export/import functions of green and white zones // International Conference on Transport of Photoassimilates. Abstracts of papers and posters. Canterbury, UK, 1995. P. 23–24.

Fisher D.G., Eschrich W. Import and unloading of  $^{14}\text{C}$  assimilate into nonphotosynthetic portions of variegated *Coleus blumei* leaves // Can. J. Bot. 1985. Vol.63. № 10. P. 1708–1712.

## ЖИРНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ СУММАРНЫХ ЛИПИДОВ ХВОИ СЕЯНЦЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В СВЯЗИ С ОБЕСПЕЧЕННОСТЬЮ БОРОМ

Чернобровкина Н. П.

Петрозаводск, Институт леса Карельского научного центра РАН

В условиях Северо-Запада России и скандинавских стран отмечается дефицит микроэлемента бора для роста растений, в том числе древесных и в частности – хвойных (Wikner, 1983; Чернобровкина, 2001). У древесных растений дефицит бора снижает интенсивность поглощения элементов питания, процессов фотосинтеза, роста, семеношения, снижает устойчивость к засухе и уменьшает число микоризных окончаний (Wikner, 1983; Mitchell et al., 1987; Lehto, 1994; Brown, Shelp, 1997; Lehto et al., 2000; Mottonen et al., 2001; Ивонис, Чернобровкина, 2002). Представленные в литературе сведения о функциональной активности бора в растениях не являются однозначными и не дают четкого представления о механизмах участия этого микроэлемента в широком спектре проявления жизненных функций древесных растений. В истории исследований функциональной активности бора у растений выдвигались гипотезы, касающиеся роли бора в различных обменах. Согласно одной из гипотез, отмирание точек роста растений при борном голодании происходит в результате истощения энергетических запасов клеток тканей, которое наступает в результате снижения синтеза АТФ и повышения скорости ее дефосфорилирования, вызванного нарушением структуры митохондрий (Тимашев, 1968). При высокой борной недостаточности в органах древесных растений происходит увеличение количества липидных соединений (Dugger, 1983). Исследование жирнокислотного состава суммарных липидов (ЖКС СЛ) в связи с обеспеченностью бором хвойных растений не проводилось, в то время как этот показатель очень важен для характеристики метаболизма древесных растений (Родионов, 1983). Целью данной работы было исследование ЖКС СЛ хвои сеянцев сосны обыкновенной второго года жизни в связи с их обеспеченностью бором.

Объектом исследования были двухлетние сеянцы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) (450 шт. м<sup>2</sup>), которые выращивали в лесном питомнике в южной части Карелии. Супесчаные почвы питомника характеризовались оптимальной для роста сеянцев хвойных растений кислотностью (рН 5,2), но недостаточностью бора. В мае было заложено семь вариантов опыта. Для каждого варианта выбран изолированный участок площадью 1,5 м<sup>2</sup> в 3-х повторностях. Варианты опыта отличались дозой вносимого в почву бора. В первой половине вегетационного периода (5,06, 24,06, 15,07) вносили бор в виде водного раствора борной кислоты в семи дозах – 1) 0,01, 2) 0,03, 3) 0,1, 4) 0,3, 5) 1, 6) 3 и 7) 10 г м<sup>-2</sup>. Первые две дозы борной кислоты принимали за низкие, последние две – за высокие, промежуточные – за средние. Контролем для семи вариантов опыта служили соответствующие по уровню питания участки, в почву которых бор не вносили. В течение вегетационного периода поддерживали оптимальный уровень кислотности почвы (до рН 5,0) внесением доломитовой муки (до 200 г м<sup>-2</sup>), проводили рыхление и полив почвы до относительной влажности 70 %. Спустя неделю после проведения последней подкормки (22,07) сеянцы отбирали для анализа содержания бора и ЖКС СЛ хвои.

Содержание бора в растениях определяли спектрофотометрически с применением реактива – азометина производства Германии (Чернобровкина и др., 2007). СЛ экстрагировали по методу Folch с соавторами (Folch et al., 1957). ЖК разделяли на газо-жидкостном хроматографе « Chrom -5». Идентификацию ЖК осуществляли путем сравнения с заведомыми образцами их метиловых эфиров, а также, сопоставлением эквивалентной длины цепи эфиров с табличными данными (Jamieson, 1975). В таблицах приведены средние значения из трех биологических повторностей.

Результаты исследования зависимости интенсивности роста сеянцев сосны обыкновенной второго года жизни от обеспеченности их бором в условиях данного лесного питомника были представлены ранее (Чернобровкина и др., 2007). Судя по величине сухой массы сеянцев, 4-я доза борной кислоты максимально стимулировала рост растений. При использовании этой дозы сухая масса сеянцев к осеннему периоду повышалась на 29 % по сравнению с контролем. Дозы в 3 и 10 г м<sup>-2</sup> оказались токсичными для сеянцев сосны – хвоя сеянцев приобретала желто-бурое окрашивание. Внесение в почву возрастающих доз борной кислоты повышало содержание бора в хвое в соответствии с величинами этих доз (табл. 1). В зависимости от условий минерального питания содержание бора в органах сеянцев могло варьировать в широком диапазоне (6 – 461 мг кг сухого вещества<sup>-1</sup>) (Чернобровкина и др., 2007). Большая часть бора локализовалась в хвое, где его содержание изменялось под воздействием обеспеченности бором растений в наибольшей степени по сравнению с другими органами. Внесение в почву макро- и микроэлементов способствовало снижению поступления бора в

хвою. В литературе отмечается, что в обеспечении бором древесных растений большое значение имеют почвенные условия – повышенное содержание в почве ионов  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{Fe}^{3+}$ ,  $\text{Al}^{3+}$  и повышение pH почвы при известковании способствуют закреплению бора почвенными частицами (Wikner, 1983).

Общее содержание липидных соединений в хвое зависело от обеспеченности бором сеянцев. Дополнительное обеспечение бором растений способствовало снижению содержания липидных соединений в хвое (Чернобровкина и др., 2008). Одной из причин последнего могло быть стимулирование использования липидов в хвое сеянцев при оптимизации их борного обеспечения. В литературе также было показано, что при высокой недостаточности бора в растениях происходило увеличение содержания липидных соединений (Dugger, 1983).

В составе СЛ хвои было обнаружено 20 видов ЖК, которые в зависимости от степени ненасыщенности представляли собой моно-, ди-, три- и тетраеновые ЖК (табл.2). В наибольшем количестве была представлена линоленовая кислота ( $\text{C}_{18:3}$ ), которая составляла 48,5% от суммы ЖК хвои. Уровни линолевой ( $\text{C}_{18:2}$ ) и пальмитиновой ( $\text{C}_{16:0}$ ) кислот имели близкие значения и составляли соответственно 16,9 и 16,7 % от суммы ЖК хвои. Остальные ЖК содержались в значительно меньшем количестве. В СЛ присутствовали восемь ЖК с короткой углеродной цепью ( $\text{C}_{10}$ – $\text{C}_{14}$ ) – деценовая ( $\text{C}_{10:1}$ ), декадиеновая ( $\text{C}_{10:2}$ ), додеценовая ( $\text{C}_{12:1}$ ), додекадиеновая ( $\text{C}_{12:2}$ ), додекатриеновая ( $\text{C}_{12:3}$ ), миристиновая ( $\text{C}_{14:0}$ ), тетрадекадиеновая ( $\text{C}_{14:2}$ ) и тетрадекатриеновая ( $\text{C}_{14:3}$ ). В составе ненасыщенных ЖК преобладали триеновые, содержание которых составляло 51,8 % от суммы ЖК. Содержание диеновых и моноеновых ЖК в СЛ хвои было ниже – 21,4 и 7,6 % от суммы ЖК, соответственно.

Оптимизация борного питания растений, которая приводила к интенсификации их роста, способствовала повышению уровня насыщенных ЖК. Повышение уровня насыщенных ЖК происходило преимущественно за счет содержания пальмитиновой кислоты. При этом уровень ненасыщенных ЖК и индекса ненасыщенности (ИН) ЖК снижался за счет триеновых, преимущественно линоленовой и гексадекатриеновой. Следует отметить, что в контроле и во всех вариантах эксперимента уровень ненасыщенных ЖК был выше уровня насыщенных и составлял 75 – 80% от суммы ЖК.

При выращивании сеянцев с использованием стимулирующих рост доз бора содержание короткоцепочечных ЖК в хвое снижалось, что, возможно, было связано с включением их в синтез других ЖК. По предположению В. С. Родионова и соавторов (1983), короткоцепочечные ЖК в хвое деревьев сосны обыкновенной могли использоваться для синтеза других ЖК с более длинной углеродной цепью, так как убыль их содержания в нейтральных липидах сопровождалась ростом концентрации ЖК с более длинной углеродной цепью. Не исключается участие короткоцепочечных ЖК нейтральных липидов хвои в росте побегов сосны, так как перед началом роста концентрация этих кислот резко снижалась, предположительно за счет оттока продуктов их распада в растущий побег. У деревьев сосны накопление короткоцепочечных ЖК в нейтральных липидах хвои происходило в период адаптации сосны к морозу.

При низком или высоком обеспечении бором сеянцев сосны отмечался повышенный уровень короткоцепочечных ЖК в хвое. При этом наблюдалось увеличение суммы ненасыщенных ЖК липидов и ИН ЖК хвои в основном за счет содержания линоленовой и гексадекатриеновой кислот. Этот факт можно объяснить с точки зрения адаптации растений к неблагоприятным условиям борного питания. В работе (Макаренко и др., 2005) при исследовании липидов каллусов лиственницы Гмелина было установлено, что для фракции липидов деревьев, растущих на почвах с естественным повышенным содержанием фтора, было характерно более высокое содержание ненасыщенных ЖК по сравнению с контрольными деревьями. Наиболее значительные колебания в содержании ЖК в липидах почек лиственницы в годичном цикле происходили также в группе триеновых ЖК – от 6,5% от суммы в мае до 27,5 % от суммы в ноябре (Алаудинова и др., 2000). Преобладающей кислотой этой группы была линоленовая. В хвое 15-летних деревьев сосны и в почках лиственницы были отмечены увеличение ИН и суммы ненасыщенных ЖК в фосфолипидах к осеннее – зимнему периоду, стабилизация этих показателей в хвое сосны в зимний период и снижение – в весенний (Родионов и др., 1983; Алаудинова и др., 2000). Предположили, что фазовое состояние липидов для защиты почечных меристем у *Betula pendula* регулировалось с помощью синтеза полиненасыщенных ЖК (Ветчинникова и др., 2000).

Таким образом, при дополнительном обеспечении бором сеянцев сосны обыкновенной содержание липидов в хвое снижалось. Оптимизация борного питания сеянцев, приводившая к интенсификации их роста, способствовала повышению уровня насыщенных ЖК преимущественно за счет пальмитиновой при соответствующем понижении уровня ненасыщенных ЖК и ИН ЖК за счет триеновых, преимущественно линоленовой и гексадекатриеновой. При этом содержание моноеновых и в меньшей степени – диеновых ЖК увеличивалось. Предполагается, что оптимизация борного обеспечения сеянцев, приводившая к интенсификации их роста, сопровождалась усилением дефицита азота для роста растений и приводила к повышению насыщенности ЖК липидов хвои, что было характерным и для других растений (Жила и др., 2005). При неблагоприятных условиях борного питания сеянцев происходило повышение содержания ненасыщенных и короткоцепочечных ЖК. Повышенный уровень ненасыщенных и низкомолекулярных ЖК СЛ хвои при неблагоприятных условиях почвенного, в частности борного питания, по-видимому, способствовал адаптации хвойного растения к таким условиям.

Содержание ЖК СЛ в хвое семян сосны обыкновенной в связи с обеспеченностью бором, % от суммы ЖК

ЖК	Содержание бора в хвое, мг/кг							
	8,9	12,2	14,3	24,6	46,7	115,5	189,9	664,1
10:1+10:2	0,007	0,011	0,043	0,025	0,032	0,022	0,060	0,011
12:1	0,230	0,577	0,346	0,053	0,097	0,247	0,666	0,251
12:2	0,315	0,356	0,458	0,116	0,199	0,367	0,574	0,466
12:3	0,334	0,455	0,476	0,114	0,220	0,513	0,551	0,460
14:0	0,900	1,317	1,394	0,742	0,851	1,205	1,653	1,098
14:2	0,019	0,022	0,022	0,039	0,027	0,052	0,037	0,015
14:3	0,277	0,345	0,574	0,314	0,401	0,407	0,149	0,473
16:0	16,715	20,686	20,221	22,133	18,330	20,529	16,313	16,973
16:1	2,026	1,901	1,748	2,482	2,107	2,142	1,727	1,536
16:2	0,368	0,438	0,472	0,461	0,426	0,467	0,402	0,402
16:3	1,390	0,949	1,009	0,719	0,721	0,957	1,033	1,368
18:0	1,408	2,046	1,754	2,599	1,898	2,138	1,768	1,389
18:1	4,902	7,054	6,338	8,508	8,514	7,376	7,774	5,721
18:2	16,852	17,449	17,724	17,577	19,912	18,279	17,992	15,881
18:3	48,471	40,648	41,344	38,754	38,985	38,220	42,156	47,770
18:4	0,163	0,076	0,203	0,082	0,217	0,762	0,667	0,079
20:1	0,450	0,540	0,837	0,465	1,085	0,794	0,569	0,614
20:2	3,858	3,882	3,757	3,519	4,535	3,658	4,179	4,234
20:3	1,323	1,259	1,324	1,324	1,475	1,888	1,788	1,269
Сумма моноеновых	7,615	10,082	9,311	11,532	11,835	10,581	10,797	8,132
Сумма диеновых	21,412	22,147	22,433	21,711	25,099	22,823	23,185	20,998
Сумма триеновых	51,794	43,657	44,727	41,225	41,801	41,984	45,677	51,341
Сумма насыщенных	19,023	24,049	23,369	25,474	21,079	23,872	19,735	19,460
Сумма ненасыщенных	80,984	75,962	76,674	74,551	78,952	76,150	80,326	80,551
ИН	2,065	1,857	1,892	1,790	1,883	1,852	1,969	2,045

Литература

- Алаудинова Е.В., Миронов П.В., Репях С.М. Жирные кислоты мембранных липидов живых тканей почек лиственницы сибирской // Химия растит. сырья. 2000. №2. С. 41–45.
- Ветчинникова Л.В., Шуляковская Т.А., Канючкова Г.К. Жирнокислотный состав суммарных липидов различных органов *Betula pendula* Roth и *B.Pubeszens ehrh.*, произрастающих в Карелии // Растит. ресурсы. 2000. Вып. 2. С. 85–92.
- Жила Н.О., Калачева Г.С., Волова Т.Г. Влияние дефицита азота на рост и состав липидов зеленой водоросли *Botryococcus braunii* Kiitz IPPAS H-252 // Физиология растений. 2005. Т. 52. С. 357–365.
- Ивонис И.Ю., Чернобровкина Н.П. Влияние микроэлементов и гибберсина на рост и семеношение сосны обыкновенной // Лесоведение. 2002. № 3. С. 79–84.
- Макаренко С.П., Константинов Ю.М., Шмаков В.Н., Коненкина Т.А., Хотимченко С.В. Особенности жирнокислотного состава липидов каллусов лиственницы Гмелина двух географических популяций // Физиология растений. 2005. Т. 52. С. 343–348.
- Родионов В.С. Изменения в мембранных липидах растений при пониженных температурах // Липидный обмен древесных растений в условиях Севера. Петрозаводск, 1983. С. 4–68.
- Родионов В.С., Ильинова М.К., Степанов А.А. Динамика содержания жирных кислот нейтральных липидов, глико- и фосфолипидов однолетней хвои сосны обыкновенной в годичном цикле // Липидный обмен древесных растений в условиях Севера. Петрозаводск, 1983. С. 78–96.
- Тимашев Н.Д. Влияние бора на окислительное фосфорилирование и некоторые другие биохимические свойства митохондрий подсолнечника и ячменя // Физиология растений. 1968. Т. 15. С. 597–603.
- Чернобровкина Н.П. Экофизиологическая характеристика использования азота сосной обыкновенной. СПб.: Наука, 2001. 175 с.
- Чернобровкина Н.П., Дорофеева О.С., Ильинова М.К., Робонен Е.В., Верещагин А.Г. Жирнокислотный состав суммарных липидов хвои семян сосны обыкновенной в связи с обеспеченностью бором // Физиология растений. 2008. Т. 55. № 3. С. 1–8.
- Чернобровкина Н.П., Робонен Е.В., Изотти С.А., Дорофеева О.С., Шенгелия И.Д. Влияние обеспеченности бором семян сосны обыкновенной на рост в различных условиях минерального питания // Лесоведение. 2007. № 5. С. 69–76.
- Brown P.H., Shelp B.J. Boron Mobility in Plants // Plant. Soil. 1997. V. 193. P. 85–101.
- Dugger W.M. Boron in Plant Metabolism // Encyclopedia of Plant Physiology. New Ser. B / Eds B., Lauchli A. et al. Heidelberg: Springer-Verlag. 1983. V. 15. P. 626–650.
- Folch J., Lees M., Stanley G. H. A Simple Method for the Isolation and Purification of Total Lipids from Animal Tissues // J. Biol. Chem. 1957. V. 226. P. 497–509.
- Jamieson G. R. GLC Identification Techniques for Long-chain Unsaturated Fatty Acids // J. Chromat. Sci. 1975. V. 13. P. 491–497.
- Lehto T. Effects of Liming and Boron Fertilization on Mycorrhizas of *Picea abies* // Plant Soil. 1994. V. 163. P. 65–68.
- Lehto T., Kallio E., Aphalo P.J. Boron Mobility in Two Coniferous Species // Ann. Bot. 2000. V. 86. P. 547–550.

Mitchell R.J., Garrett H.E., Cox G.S., Atalay A., Dixon R.K. Boron Fertilization, Ectomycorrhizal Colonization and Growth of *Pinus echinata* Seedlings // Can. J. For. Res. 1987. V. 17. P. 1153–1156.

Mottonen M., Aphalo P.J., Lehto T. Role of Boron in Drought Resistance in Norway Spruce (*Picea abies*) Seedlings // Tree Physiol. 2001. V. 9. P. 673–681.

Wikner B. Distribution and Mobility of Boron in Forest Ecosystems // Communications Institution Forestalis Fenniae. 1983. № 116. P. 131–141.

## СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ КОРРЕЛЯЦИИ В ЛИСТЬЯХ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ

Шереметьев С.Н.

*Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН*

Исследование межвидовых структурных и структурно-функциональных корреляций на градиентах факторов среды представляет несомненный интерес для выяснения ряда вопросов экологической анатомии и физиологии растений. Межвидовые структурные корреляции могут указать на характер компартментации потоков и объем пулов запасаения в листьях растений, согласованность их изменений при изменении условий произрастания. Существенный вклад в этом направлении был сделан в работе Б. Р. Васильева (1988). Ряд показателей водообмена, судя по всему, имеет определенную структурную основу. Это можно выявить, исследуя структурно-функциональные корреляции. Широко известно, например, что плотность сложения мезофилла является признаком ксероморфной организации растений, она увеличивается в направлении от гумидных к аридным местообитаниям (Гамалей, 1988). Очевидно, что в этом же направлении уменьшаются интенсивность транспирации и оводненность листьев. Судя по всему, должны существовать экологические ряды видов, на материале которых проявляются межвидовые корреляции структурных и функциональных признаков у растений как в пределах экотопа, так и на градиенте факторов среды. Эти корреляции могут помочь выявить иерархию и характер влияния тех или иных структурных признаков на функциональные. Само наличие таких корреляций наводит на мысль о существовании параллельной структурно-функциональной изменчивости у неродственных таксонов. Имеется большой пласт работ, в которых рассматриваются структурные и функциональные характеристики и их взаимосвязи в листьях травянистых или древесных растений в разных экологических условиях (Körner et al., 1989; Garnier, Laurent, 1994; Smith, McClean, 1989; Abrams et al., 1994; Smith et al., 1998; Ackerly, Reich, 1999; Garnier et al., 1999; Pyankov et al., 1999; Gratani, Bombelli, 2000 и др.). Мы попытались выявить такие корреляции в листьях травянистых растений, произрастающих в разных частях широкого градиента влажности почвы.

Скорость испарения воды с поверхности листьев однодольных и двудольных растений связана с плотностью сложения мезофилла. Во всех случаях интенсивность транспирации выше у тех видов, у которых наблюдалось относительно большее количество межклеточных пространств в листьях. Так, для однодольных растений выявляются корреляции интенсивности транспирации с парциальными объемами межклеточников, а также суммарного объема воздушных полостей и межклеточников. Для двудольных также характерна тесная зависимость интенсивности транспирации от суммарного объема межклеточников в листьях растений. Поскольку межклеточные пространства коррелятивно связаны с различными тканями листьев обеих групп растений, то выявляются отрицательные корреляции скорости транспирации с проводящей тканью и склеренхимой у однодольных, а также с проводящей тканью и губчатой паренхимой – у двудольных. Однако эти связи вряд ли имеют существенное и непосредственное влияние на скорость испарения воды.

Для оценки водного дефицита в листьях растений мы использовали показатель, который назвали насыщающее содержание воды (отношение количества воды, попавшего в листья в процессе насыщения, к их сухой массе). Для видов однодольных растений выявлена достаточно тесная корреляция между парциальным объемом эпидермиса и насыщающим содержанием воды. Эта связь показывает, что у видов со сравнительно небольшим парциальным объемом эпидермиса наблюдаются наиболее высокие значения насыщающего содержания воды. У видов двудольных растений парциальный объем эпидермиса не связан с насыщающим содержанием воды. Отсутствие такой зависимости, возможно, свидетельствует о том, что эпидермис не является единственной тканью, накапливающей воду, она достаточно свободно проникает и в ткани мезофилла. Для однодольных растений обнаружена связь между парциальным объемом паренхимной обкладки пучков и этим показателем водного режима. Чем больше (в относительном выражении) развита паренхимная обкладка, тем больше насыщающее содержание воды. Можно предположить, что вода, поступающая в листья в процессе насыщения, концентрируется преимущественно в клетках паренхимных обкладок пучков. Это тем более вероятно, что ни с какими другими тканями мезофилла корреляции насыщающего содержания воды обнаружено не было. Для двудольных растений характерно наличие коррелятивной

связи между парциальным объемом губчатой паренхимы и насыщающим содержанием воды. Поскольку не было обнаружено корреляций этого показателя водного режима с другими тканями мезофилла, то можно предположить, что у двудольных растений вода в процессе насыщения листьев попадает преимущественно в губчатую паренхиму, которая и играет роль основного ее накопителя. Помимо этого обнаружена отрицательная корреляция насыщающего содержания воды с парциальными объемами межклетников как для однодольных, так и для двудольных растений. Отрицательные корреляции насыщающего содержания воды с парциальными объемами межклетников можно объяснить тем, что вода в процессе насыщения перемещается по осмотическим градиентам вакуолизованных тканей, минуя межклетники. Чем меньше развиты межклетники и больше эти ткани, тем большие объемы потоков воды они могут пропустить.

Для однодольных выявлена очень тесная зависимость содержания воды от парциального объема всего (межклетников + воздушных полостей) свободного пространства листьев. У двудольных оводненность листьев в наибольшей степени зависит от объема межклетников губчатой паренхимы и несколько меньше от всего объема межклетников. Эти факты показывают, что оводненность листьев связана преимущественно со свободным пространством мезофилла. Кроме того, выявляется очень тесная отрицательная зависимость содержания воды в листьях однодольных и двудольных растений от соответствующих парциальных объемов проводящей ткани мезофилла. Для однодольных растений характерно также наличие отрицательной связи между оводненностью листьев и губчатой паренхимой, для двудольных — между содержанием воды и паренхимной обкладкой пучков. Чем большее развитие в мезофилле получают перечисленные ткани, тем меньше содержание воды в листьях (и больше удельная масса сухого вещества).

Выявлены достаточно тесные статистические связи между парциальными объемами проводящих тканей (без учета паренхимной обкладки пучков) и осмотическим давлением клеточного сока у однодольных и двудольных растений. У видов с наиболее высоким парциальным объемом проводящей ткани наблюдаются и более высокие величины осмотического давления. Для видов со слабо развитыми пучками характерно низкое осмотическое давление. Для однодольных растений выявлена тесная статистическая связь парциальных объемов губчатой паренхимы с осмотическим давлением клеточного сока. У видов однодольных с наиболее развитой губчатой паренхимой могут наблюдаться и наиболее высокие величины осмотического давления. В отличие от однодольных, для двудольных растений характерна статистическая связь между парциальными объемами паренхимных обкладок пучков и этим показателем водного режима. С учетом обсуждавшейся выше связи между осмотическим давлением и парциальным объемом проводящей ткани, можно сказать, что весь пучок (включая флоэму, ксилему и паренхимную обкладку) двудольных растений является зоной высокого осмотического давления. Кроме того, для этой группы видов не обнаружено статистических связей осмотического давления с другими тканями мезофилла (в частности, с хлоренхимой). Можно поэтому предположить, что у двудольных растений растворимые (т. е. осмотически активные) вещества локализируются преимущественно в проводящих пучках и их обкладках. Как для однодольных, так и для двудольных растений выявлены статистические связи осмотического давления клеточного сока с плотностью сложения мезофилла. Мерой плотности сложения мезофилла у однодольных служит сумма парциальных объемов межклетников и воздушных полостей, у двудольных — парциальные объемы межклетников. Чем больше свободных пространств в листьях растений, тем менее плотно сложен мезофилл, и наоборот. Плотность мезофилла отражает степень реализации растяжения листьев, она зависит только от водоснабжения. В условиях водного дефицита реализация растяжения очень низкая, вследствие чего наблюдается почти полное отсутствие межклетников и плотный мелкоклетный мезофилл. Это связано с расположением видов на градиенте влажности почвы. Видимо поэтому в листьях однодольных (рис. 11.11, в) и двудольных (рис. 11.11, е) растений с наиболее плотным сложением мезофилла наблюдаются максимальные величины осмотического давления клеточного сока, а в листьях растений с рыхлым мезофиллом — минимальные.

Несмотря на заметные различия между системами структурных корреляций однодольных и двудольных растений, структурно-функциональные корреляции у этих групп видов имеют много общего. Интенсивность транспирации и содержание воды у обеих групп растений связаны в основном со свободными пространствами листьев. Это неоднозначно свидетельствует о том, что вода (не в жидкой фазе) локализована в основной своей массе (до 67–70% свободной воды) в межклеточных пространствах. Сама возможность поддержания достаточно интенсивной транспирации может зависеть от количества паров воды в межклетниках. Так, А. А. Зялалов (1984) отмечает, что при пониженной влажности межклетников падает проводимость, затормаживается поступление воды к устьицам и околоустьичным клеткам и, следовательно, снижается интенсивность транспирации (с другой стороны, локализация большого количества свободной воды в них может свидетельствовать также о том, что, попадая в симпласт по осмотическим градиентам, вода быстро переходит в связанную форму). Локализация большого количества воды в межклетниках, таким образом, должна приводить к очень тесной взаимозависимости между оводненностью листьев и транспирацией в подавляющем большинстве случаев. Кроме того, такая локализация зависит от плотности сложения ассимилирующих органов. Поэтому различия между однодольными и двудольными как по содержанию воды в

листьях, так и по скорости ее испарения следует искать в разной степени склероморфности листьев этих групп растений. Развитие водного дефицита на градиенте влажности почвы, по-видимому, является зеркальным отражением процесса насыщения. Если пулами насыщения однодольных растений являются клетки паренхимной обкладки пучков, а двудольных — губчатая паренхима, то и потери воды при формировании водного дефицита должны происходить преимущественно из этих тканей, вслед за первичной ее потерей из апопласта. В разных частях градиента влажности почвы можно наблюдать разное соотношение тканей мезофилла и соответственно разное развитие тканей, выступающих в роли осмотически активных пулов насыщения водой. Это создает определенные предпосылки для формирования водного дефицита. Если эти предпосылки находятся в соответствии с условиями увлажнения экотопов, то они будут реализованы. То есть, первичным фактором для формирования водного дефицита является, судя по всему, анатомическое строение мезофилла, которое опосредует воздействие условий увлажнения экотопов на этот процесс водного режима растений, а также распределение возникающих потоков между симпластом и апопластом. В то же время, в крайне аридных местообитаниях развитие водного дефицита может идти как лавинообразный процесс во всех тканях листьев и главным фактором этого процесса должны быть условия недостаточного почвенного водоснабжения. Помимо этого, количественные различия по средним величинам дефицита водного насыщения между однодольными и двудольными растениями могут быть обусловлены тем, что вода в процессе насыщения поступает в пулы, которые значительно различаются по своим возможностям запасаения: у однодольных растений — в паренхимную обкладку пучков (парциальные объемы 1–8%), а у двудольных — в губчатую паренхиму (парциальные объемы 10–25%). Различия между однодольными и двудольными растениями проявляются в том, что разные ткани являются зонами повышенного осмотического давления. Для однодольных растений это губчатая паренхима, для двудольных — весь пучок (включая паренхимные обкладки). Можно предположить, что у двудольных растений растворимые (т. е. осмотически активные) вещества локализируются преимущественно в проводящих пучках и их обкладках. Количество образовавшихся в хлоренхиме ассимилятов примерно равно количеству ассимилятов, загружаемому во флоэму пучков. У однодольных растений, возможно, происходит некоторая задержка оттока и накопление ассимилятов в губчатой паренхиме, что и проявляется в соответствующей корреляции.

*Литература*

- Васильев Б.П.* Строение листа древесных растений различных климатических зон. Л. 1988. 208 с.  
*Гамалей Ю.В.* Структура растений Заалтайской Гоби // Пустыни Заалтайской Гоби. Л. 1988. С. 44–107.  
*Зялалов А.А.* Физиолого-термодинамический аспект транспорта воды по растению. М. 1984. 136 с.  
*Abrams M.D., Kubiske M.E., Mostoller S.A.* Relating wet and dry year ecophysiology to leaf structure in contrasting temperate tree species // *Ecology*, 1994, v. 75, № 1. Pp. 123–133.  
*Ackerly D.D., Reich P.B.* Convergence and correlations among leaf size and function in seed plants: a comparative test using independent contrasts // *Am. J. Bot.*, 1999, vol. 86, № 9. Pp. 1272–1281.  
*Garnier E., Laurent G.* Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species // *New Phytol.*, 1994. Vol. 128. № 4. P. 725–736.  
*Garnier E., Salager J.-L., Laurent G., Sonie L.* Relationships between photosynthesis, nitrogen and leaf structure in 14 grass species and their dependence on the basis of expression // *New Phytol.*, 1999, vol. 143, № 1. Pp. 119–129.  
*Gratani L., Bombelli A.* Correlation between leaf age and other leaf traits in three Mediterranean maquis shrub species: *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia* and *Cistus incanus* // *Env. Exp. Bot.*, 2000, vol. 43, № 1. Pp. 141–153.  
*Körner C., Neymayer M., Menendez-Riedl S.P., Smeets-Scheel A.* Functional morphology of Mountain Plants // *Flora*, 1989, Bd. 182, H. 5/6. Pp. 353–383.  
*Pyankov V.I., Kondratchuk A.V., Shipley B.* Leaf structure and specific leaf mass: the alpine desert plants of the Eastern Pamirs, Tadjikistan // *New Phytol.*, vol. 143, № 1. Pp. 131–142.  
*Smith W.K., McClean T.M.* Adaptive relationship between leaf water repellency, stomatal distribution, and gas exchange // *Am. J. Bot.* 1989, vol. 76, № 3. Pp. 465–469.  
*Smith W.K., Bell D.T., Sheperd K.A.* Associations between leaf structure, orientation, and sunlight exposure in five Western Australian communities // *Am. J. Bot.* 1998, vol. 85, № 1. Pp. 56–63.

**СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА У ВЕЧНОЗЕЛЕННЫХ РАСТЕНИЙ В ХОДЕ КРУГЛОДИЧНОГО ЦИКЛА**

**Шерстнёва О.А., Маслова Т.Г., Мамушина Н.С., Зубкова Е.К., Буболо Л.С.**

*Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН.*

Вечнозеленые зимневегетирующие растения, произрастающие в высоких широтах испытывают в ходе вегетации действие низкой температуры в сочетании с высокой освещённостью, подвергаясь уг-

розе фотоингибирования. Эта опасность возрастает вследствие того, что из-за низких температур среды не вся световая энергия, поглощённая листом, используется в процессе фотосинтеза при ассимиляции CO<sub>2</sub> (Öquist G. et al., 2003).

Одним из основных защитных механизмов фотосинтетического аппарата на уровне пигментных систем является функционирование виолаксантинового цикла, в ходе которого на свету накапливается ксантофилл – зеаксантин. Однако некоторые растения в определённых условиях способны к последующему неферментативному окислению зеаксантина до вторичных красных каротиноидов – родоксантина и эшольдиооксантина.

Предполагается различная функциональная значимость накопления вторичных каротиноидов. Так, родоксантин может играть более важную защитную роль от фотоокисления, чем виолаксантиновый цикл, который не способен работать при низкой температуре (Han Q., et al., 2003, Норматхе К, 2004, 2005). Кроме того, считается, что вторичные каротиноиды могут выполнять роль светового фильтра (Норматхе К. et al. 2005). Предполагается также роль этих систем в стабилизации тилакоидных мембран и в предотвращении липидного перекисления, которое могло бы вызываться синглетным кислородом (Burton G.W., et al., 1984, Miller N. I. et al., 1996).

Целью настоящей работы является комплексное исследование фотосинтетического аппарата ассимилирующих органов у вечнозелёных растений в ходе круглогодичной вегетации. Оно включает изучение ультраструктуры хлоропластов, потенциального фотосинтеза, который позволяет судить об интенсивности работы ферментов цикла Кальвина в различные сезоны, состава и соотношения пигментных систем, включая работу виолаксантинового цикла и синтез вторичных каротиноидов – родоксантина и эшольдиооксантина. Таким образом, данное исследование позволяет описать сезонную динамику функционирования фотосинтетического аппарата вечнозелёных зимневегетирующих древесных растений и подойти к пониманию роли каротиноидов в формировании защитных механизмов, лежащих в основе зимостойкости этих растений.

Объектами исследования были три вида интродуцентов – вечнозелёных растений, естественно произрастающих в парке Ботанического института С-Петербурга: *Pachysandra terminalis* и *Buxus sempervirens* (сем. *Buxaceae*) и *Thuja occidentalis* f. “*Reingold*” (сем. *Cupressaceae*).

Содержание хлорофиллов *a* и *b* и сумму каротиноидов определяли спектрофотометрически (Lichtenthaler Н.К. et al., 1983, Маслова Т.Г. и др., 1986). Разделение каротиноидов осуществляли с помощью тонкослойной хроматографии (Корнюшенко Г.А. и др., 1969). Распределение пигментов по главным фотосинтетическим пулам – светособирающему комплексу (ССК) и суммарному комплексу (ФС- I + II) рассчитывали по работе (Maslova T.G. et al., 1993). Используемые растения различались способностью образовывать вторичные каротиноиды. Так, *Thuja occidentalis* f. “*Reingold*” накапливала родоксантин в течение всего сезона в значительных количествах, а в марте месяце до 20% от суммы каротиноидов.

Род *Buxus* – единственный известный на настоящее время представитель высших растений, в листьях которого синтезируется вторичный каротиноид – эшольдиооксантин. В качестве структурного предшественника эшольдиооксантина рассматривается зеаксантин – один из участников виолаксантинового цикла.

Накопление вторичных каротиноидов в листьях *Buxus sempervirens* происходило, подобно родоксантину в хвое голосеменных растений в весенний период (с марта по май) в условиях сочетания высокой инсоляции и низкой температуры воздуха, тормозящих ферментативные реакции (Han Q., et al., 2003). В листьях был идентифицирован эшольдиооксантин, суммарное содержание которого достигало максимального значения в конце марта-апреля – 20% от суммы каротиноидов. Накопление вторичных каротиноидов сопровождалось некоторым снижением суммарного содержания хлорофилла и увеличением количества индивидуальных каротиноидов, особенно пула пигментов виолаксантинового цикла.

Функционирование виолаксантинового цикла зимой было относительно низким. Особого внимания заслуживает факт, что в листьях *B. sempervirens* при любых световых воздействиях, также как и у *Thuja occidentalis* f. “*Reingold*”, содержащих другой вторичный каротиноид – родоксантин, всегда присутствовало некоторое количество зеаксантина, не вступающего в светозависимые превращения пигментов виолаксантинового цикла. Таким образом подтвердилось наше предположение, что у растений способных синтезировать вторичные каротиноиды, «исходная» фракция зеаксантина гетерогенна.

Что касается содержания пластидных пигментов, то у всех объектов в течение зимне-весеннего периода прослеживалась тенденция к снижению суммарного содержания хлорофиллов и в меньшей степени – каротиноидов. На этом фоне в марте-апреле несколько возросло количество ксантофиллов – участников виолаксантинового цикла, что привело к увеличению молярной доли ксантофиллов на 100 молей Хл в составе светособирающего комплекса ССК: с 40 до 70%, а у *Thuja occidentalis* f. “*Reingold*” – до 140%. Как было показано ранее в наших работах, столь высокое содержание ксантофил-

лов в ССК характерно для высокогорных растений, подвергающихся воздействию избыточной инсоляции, и рассматривается как защитный механизм (Maslova et al., 1993).

Параллельно с определениями пигментного состава на той же биологической пробе листьев проводилось измерение потенциальной интенсивности фотосинтеза (ПИФ) при температуре, соответствующей температуре среды обитания. В целом вегетационный ход величин ПИФ характеризовался достаточной стабильностью. Летние максимальные значения были очень близки у всех объектов (40–49 мг.СО<sub>2</sub>/г сух. час). Однако с конца ноября ПИФ существенно снижалась, а к концу апреля фотосинтетическая активность начинала восстанавливаться.

Максимальная величина ПИФ в течение вегетационного периода – показатель, характеризующий потенциальные (структурные и функциональные) возможности фотосинтетического аппарата ассимиляционных органов растения, свойственных тому или иному виду и генетически обусловленных (Заленский О.В., 1977).

Одновременно с определением показателей пигментного аппарата и ПИФ проведено сравнительное исследование сезонной динамики ультраструктурной организации пластидома у всех объектов. Для электронной микроскопии фиксировались листья 1–2-ого годов жизни, исследовался субэпидермальный и нижележащий слой мезофилла абаксильной стороны листа.

В летний период клетки мезофилла у исследованных видов имели строение, характерное для зрелой ткани. У *P.terminalis* выявляются крупные округлые (60–70% относительного объёма стромы занимают крахмальные зёрна), у *B.sempervirens* средние по размерам линзовидной формы хлоропласты, которые размещаются вдоль клеточных стенок на некотором расстоянии друг от друга. На срезе клетки насчитывается в среднем 14–16 хлоропластов у *P.terminalis* и 12–18 у *B.sempervirens*. Пластидом в августе достигает максимального объёма (для летнего периода). Строма электронноплотная, в ней обнаруживаются осмиофильные, различные по размерам и количеству (от 6 до 21 на срезе) пластоглобулы, беспорядочно расположенные по всей строме. Граны в основном состоят из 6–10 тилакоидов.

В конце осени происходят значительные перестройки структуры клеток мезофилла. Существенно увеличивается объём цитоплазмы. Хлоропласты меняют ориентацию, нередко группируются около ядра, отходя от клеточных стенок. Число их сокращается почти в 1,5 раза по сравнению с августом, на срезе выявляются хлоропласты с обособленными несколькими тилакоидными системами, объединёнными под одной оболочкой. Значительно уменьшается объём крахмальных зёрен. Объём пластоглобул увеличивается.

В марте часть хлоропластов по-прежнему собрана в группы, отдельные пластиды лежат вдоль клеточных стенок. Встречаются пластиды с деструктивными изменениями, тилакоидная система которых представлена в виде пузырьков и обрывков мембран, частично фрагментирована наружная оболочка. В большинстве хлоропластов крахмальные зёрна отсутствуют. Пластоглобулы сливаются в очень крупные немногочисленные капли, возрастает их парциальный объём. Возможно, крупные светло-серые с волнистыми краями образования у *B.sempervirens* содержат наряду с липидами и белками вторичные каротиноиды (эшольдиоксантин и его производные), подобно родоксантину у голосеменных (Han Q., et al., 2003).

По строению тилакоидной системы хлоропласты можно отнести к “теневому” типу: парные и мелкотилакоидные граны почти не встречаются, количество крупнотилакоидных гран увеличивается. При такой организации тилакоидной системы в ноябре и марте обнаруживается резкое падение интенсивности фотосинтеза. Видимо в результате многофакторного стресса существенно изменяется структура фотосинтетических мембран (Кислюк и др., 2007), что приводит к снижению ПИФ.

В апреле происходит изменение структуры клеток мезофилла. Пластиды вновь занимают пристенное положение в клетке. В строме отсутствуют крахмальные зёрна, размеры и количество пластоглобул уменьшаются, они выглядят однородными. Строение тилакоидной системы такое же как в августе. Это прямо коррелирует с увеличением потенциального фотосинтеза в этот период.

Итак, в сезонном аспекте показано, что у всех исследованных объектов максимальное содержание вторичных каротиноидов (до 20%) приходится на самый неактивный этап в вегетационном цикле, когда преобладает низкая температура воздуха, что коррелирует с очень низкой фотосинтетической активностью и соответствующими структурными изменениями хлоропластов.

Таким образом, для зимневегетирующих вечнозеленых растений характерно, что в зимний период происходят существенные преобразования тилакоидной системы хлоропластов, при этом практически отсутствует процесс ассимиляции СО<sub>2</sub>. Однако число и размеры пластид увеличиваются, а сумма хлорофиллов близка к летнему сезону. Теоретически можно предполагать, что зимой, когда процесс поглощения света пигментами продолжается, возникает опасность фотодеструкции пигментных комплексов и мембран хлоропластов. В действительности у изученных растений этого не происходит, так как эволюционно они обладают специфической системой защиты, основу которой составляют первичные каротиноиды – пигменты виолаксантинового цикла и вторичные – родоксантин и эшольдиоксантин.

*Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-49618-а)*

Литература

- Заленский О.В. Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза. 37-е Тимирязевское чтение. 1977. Л: Наука. С.3–56.
- Корнюшенко Г.А., Сапожников Д.И. Методика определения каротиноидов зелёного листа с помощью тонкослойной хроматографии. В кн.: Методы комплексного изучения фотосинтеза. Тр.ВИР. Л. 1969. С.181–192.
- Кислюк И.М., Буболо Л.С., Каменцева И.Е., Котлова Е.Р., Шерстнёва О.А. Тепловой шок увеличивает терморезистентность фотосинтетического транспорта электронов, количество мембран и липидов в хлоропластах листьев пшеницы// Физиология растений. 2007. Т.54.С.517–525.
- Маслова Т.Г., Попова И.А., Попова О.Ф. Критическая оценка спектрофотометрического метода количественного определения каротиноидов// Физиология растений. 1986. Т.33. С. 615–619.
- Burton G.W. a. Jngold K.U.  $\beta$ -Carotene: An Unusual Type of Lipid Antioxidant// Science. 1984. V.224. №3. P. 569–573.
- Han Q., Shinohara K., Kokubari Y., Mukal Y. Photoprotective role of rhodoxanthin during cold acclimation in *Cryptomeria japonica*// Plant, Cell and Environment. 2003. V. 26. P. 715–723.
- Hormaetxe K., Hernandez A., Becerril J.M., Carcia-Plazoola J.J. Role of Red Carotenoids in Photoprotection during Winter acclimation in *Buxus sempervirens* Leaves// Plant Biology. 2004.V.6. №3. P.325–332.
- Hormaetxe K., Becerril J.M., Fleck I., Pinto M., Garcia-Plazaola I.I. Functional role of red (retro) – carotenoids as passive light fillers in the leaves of *Buxus sempervirens* L.: increased protection of photosynthetic tissues// Journal of Experimental Botany.2005. V.56. № 420. P. 2629–2636.
- Lichtenthaler H.K., Wellburn A.R. Determination of Total Carotenoids and Chlorophylls *a* and *b* of Leaf Extracts in Different Solvents // Biochem. Soc. Trans. 1983. V. 11. P. 591–592.
- Maslova T.G., Popova I.A. Adaptive properties of the plant pigment systems// Photosynthetica. 1993. V.29. P. 195–203.
- Miller N.J., Sampson J., Candeias L., Bramly P.M., Rice-Evans C.A. Antioxidant activities of Carotenes and Xanthophylls// FEBS Letters. 1996. V.384. P. 240–242
- Öquist, G., Huner, N.P.A. Photosynthesis of Overwintering Evergreen Plants. Annu. Rev.plant Biol. 2003. V.54. P.329–355.

**ВИДОСПЕЦИФИЧНОСТЬ В НАКОПЛЕНИИ СВИНЦА ВЫСШИМИ РАСТЕНИЯМИ В ПРИРОДНЫХ И ТЕХНОГЕННЫХ УСЛОВИЯХ ПРИМОРСКОГО КРАЯ**

Шихова Н. С.

Владивосток, Биолого-почвенный институт ДВО РАН

Свинец относится к элементам главной п/группы IV группы (IVB) периодической системы Д.И. Менделеева с порядковым номером 82 и атомным весом 207,2. Он является самым пластичным в природе металлом, а также самым мягким из типичных тяжелых металлов. Степень окисления Pb – +2 и +4. Значительно более устойчивы и многочисленны соединения со степенью окисленности +2. Свинец хорошо растворяется в азотной (особенно в разбавленной), уксусной кислотах, растворах щелочей. Все растворимые соединения Pb ядовиты (Вредные..., 1988; Глинка, 1986).

Технофильность Pb, т.е. степень использования элемента по отношению к его содержанию в литосфере – одна из самых высоких среди вовлеченных в технологические циклы химических элементов и составляет  $2 \cdot 10^9$  (Перельман, 1990). В связи с этим техногенный поток свинца значительно превышает его природные миграционные циклы. По данным В.В. Добровольского (1988) его годовая добыча (2400 тыс. т/г) значительно выше как выноса растворимых форм с речным стоком (37 тыс. т/г), так и годового захвата растительностью суши (430 тыс. т/г).

Это ставит свинец в ряд наиболее опасных для жизни человека элементов и обуславливает повышенный научный и практический интерес к его изучению.

Свинец присутствует в составе всех растительных организмов, но его функциональная роль и механизмы действия пока ещё недостаточно выяснены. Содержание Pb в растениях – величина весьма изменчивая и зависит как от систематического положения, так и условий местообитания, анализируемого органа, сезона отбора пробы и др. Среднее содержание Pb в растительности суши составляет для золы  $50 \cdot 10^{-4}\%$ , для сухой массы –  $2,5 \cdot 10^{-4}\%$ , для живой фитомассы –  $1,0 \cdot 10^{-4}\%$  (Добровольский, 1983). По данным Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. (1989) уровень содержания Pb в листьях 5–10 мг/кг сух. массы можно считать нормальным, 30–300 мг/кг – избыточным или токсичным.

В настоящей работе обсуждаются результаты исследований, проведенных в лесопарковой (ЛЗ) и селитебной (СЗ) зонах г. Владивостока. В ходе исследований было заложено 145 пробных площадей (п.п.) в городских посадках и 33 п.п. в зеленой зоне города, на которых отобрано 1200 проб растений. Отбор проб выполнен в сжатые сроки в конце июля – первой половине августа. Пробы листьев (хвои) отбирались с 5–10 экземпляров каждого вида растений с четырех сторон кроны. У травянистых растений брали на анализ

надземную часть. Кроме того, на каждой пробной площади срезали укосный травостой с 10-ти учетных площадок площадью 1 м<sup>2</sup>, из которого после высушивания составлялась смешанная проба. Всего было опробовано на содержание свинца 130 видов растений, в том числе 54 вида деревьев, 47 кустарников, 6 лиан и 21 травянистое растение. Они представляют 41 семейство и 83 рода. В ЛЗ опробовано 96 видов, в СЗ – 82 вида, в т.ч. 50 распространенных повсеместно. Виды растений в зависимости от встречаемости в насаждениях представлены 1–105 пробами. Часть проб после отбора отмывалась в дистиллированной воде для оценки доли пылевой составляющей в балансе техногенного поступления элемента в растение. Анализ проб осуществлен атомно-абсорбционным методом в кислой вытяжке золы растений.

Исследования показали, что содержание свинца в ассимиляционных органах растений значительно выше кларка растений суши и варьирует в зависимости от вида и условий произрастания в широком диапазоне значений: от 0,40 (*Cimicifuga heracleifolia* Kom., ЛЗ) до 25,65 мг/кг сухого вещества (*Crataegus pinnatifida* Bunge, СЗ) по средним значениям. При рассмотрении всей совокупности проб абсолютный максимум возрастает до 96,73 мг/кг (*Pinus sylvestris* L., СЗ. п.п. 74В/129). Ранжированный по интенсивности накопления свинца ряд видов в ЛЗ начинается *Cimicifuga heracleifolia* с содержанием 0,40 мг/кг Pb и заканчивает *Rubus sachalinensis* Lévl. – 15,06 мг/кг. В СЗ эти показатели соответствуют 1,24 мг/кг в листьях *Acer tomentosum* Maxim. и 25,65 мг/кг у *Crataegus pinnatifida*.

Содержание Pb в сухой массе листьев (хвое) деревянистых растений городских посадок составляет по среднестатистическим данным 11, 50±0,57 мг/кг (коэффициент вариации по видам – 44%), лесопарковых фитоценозов – 6,39±0,39 мг/кг (54%).

В зависимости от уровня свинца в анализируемых органах и жизненных формах для растений городских условий выстраивается следующий возрастающий ряд: надземная часть травянистых видов < листья деревьев < листья кустарников < хвоя деревьев. В условиях фона он принимает следующий вид: хвоя деревьев < надземная часть трав ≤ листья деревьев < листья кустарников (табл. 1).

Содержание Pb у одноименных видов в городской среде, как правило, значительно выше (до 12,5 раз) по сравнению с произрастающими в фоновых условиях. При этом наибольшей интенсивностью в поглощении Pb (превышения в 2 раза и более относительно фона) характеризуются следующие из них: *Maackia amurensis* Rupr. et Maxim. (3,99 мг/кг в ЛЗ – 7,96 мг/кг в СЗ), *Euonymus pauciflora* Maxim. (8,15–16,56 мг/кг соответственно), *Philadelphus tenuifolius* Rupr. et Maxim. (8,32–17,77), *Crataegus maximowiczii* C.K.Schneid. (8,01–19,15), *Phellodendron amurense* Rupr. (4,27–9,90), *Tilia amurensis* Rupr. (4,29–10,92), *Fraxinus rhynchophylla* Hance (3,22–8,46), *Juglans mandshurica* Maxim. (3,21–8,67), *Populus tremula* L. (3,06–8,78), *Kalopanax septemlobus* (Thunb.) Koidz. (2,99–10,00), *Ulmus japonica* (Rehd.) Sarg. (4,12–13,41), *Alnus hirsuta* (Spach) Fisch. ex Rupr. (2,86–10,46), *Betula davurica* Pall. (3,62–13,61), *Fraxinus mandshurica* Rupr. (2,02–9,90), *Betula platyphylla* Sukacz. (2,35–12,54), *Abies holophylla* Maxim. (2,60–17,17), *Armeniaca mandshurica* (Maxim.) B.Skvortz. (0,81–10,13 мг/кг).

Как показал анализ полученных данных, значительная вариабельность в накоплении свинца ассимиляционными органами деревьев и кустарников характерна и для более высоких систематических рангов растений (табл.2).

Сравнение отмытых и не отмытых фракций листьев деревьев свидетельствует о высоком вкладе поверхностного загрязнения в общий баланс накопления свинца в растениях. Даже в условиях местного фона 24% общего содержания Pb может находиться на поверхности листьев в составе пыли. Наиболее интенсивно при этом накапливают Pb на поверхности листьев *Acer pseudosieboldianum* (Pax) Kom. – 36% (п.п.12В), *Carpinus cordata* Blume – 31% (п.п.14В), *Tilia mandshurica* Rupr. – 26% (п.п.13В). В то же время доминант пригородных лесов *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb. отличается умеренным содержанием свинца в составе пыли, осевшей на листьях, – от 2 до 14% на разных пробных площадях. В условиях же урбанизированной среды на поверхности листьев доминанта городских насаждений *Fraxinus mandshurica* Rupr. концентрируется в зависимости от условий местообитания от 4 до 70% общего содержания Pb в фитомассе листьев, составляя, в среднем, для 44 п.п. 26%.

В группу интенсивного накопления свинца (13,61–25,67 мг/кг сухого вещества листьев или хвои) среди деревьев и кустарников, образующих городские насаждения Владивостока, вошли все хвойные (*Larix* sp., *Abies holophylla* Maxim., *Pinus sylvestris* L. и *P. koraiensis* Siebold et Zucc.) и гортензиевые виды (*Philadelphus tenuifolius* Rupr. et Maxim., *Deutzia amurensis* (Regel) Airy Shaw), многие бересклетовые (*Euonymus maackii* Rupr., *E. pauciflora* Maxim.), большинство представителей березовых (*Betula davurica* Pall. и *B. costata* Trautv., *Corylus heterophylla* Fisch. et Trautv.) и розовых (*Padus avium* Mill. и *P. maackii* (Rupr.) Kom., *Crataegus maximowiczii* C.K.Schneid. и *C. pinnatifida* Bunge, *Cerasus sargentii* (Rehd.) Pojark., *Microcerasus tomentosa* (Trunb.) Erem. et Jushev), а также два широко распространенные в посадках кустарника из семейства жимолостевых – *Lonicera maackii* (Rupr.) Herd. и *Weigela praecox* (Lemoine) Bailey.

Таблица 1

Содержание свинца (мг/кг сухого вещества) в растениях городской и лесопарковой зон г. Владивостока

Анализируемые биоморфы и органы растений	Место отбора проб	Статистические параметры						
		n	M	$\pm m_M$	$\pm \delta$	min	max	V, %
Листья, хвоя деревьев	Город	46	10,80	0,63	4,27	1,24	21,74	40
	Лесопарк	36	4,12	0,31	1,87	0,81	10,70	45
Листья деревьев	Город	41	10,31	0,64	4,08	1,24	21,74	40
	Лесопарк	33	4,24	0,33	1,89	0,81	10,70	44
Хвоя деревьев	Город	5	14,78	1,80	4,01	8,15	18,28	27
	Лесопарк	3	2,73	0,55	0,96	1,84	3,75	35
Листья кустарников	Город	31	12,53	1,05	5,85	5,10	25,67	47
	Лесопарк	37	8,43	0,54	3,29	1,26	15,06	39
Надземная часть трав	Город	5	9,06	1,60	3,57	3,95	13,41	39
	Лесопарк	17	4,10	0,74	0,74	0,40	10,91	18
Укосный травостой	Город	93	9,83	0,44	4,26	3,99	24,72	43
	Лесопарк	19	6,46	0,67	0,67	3,03	13,85	10

Таблица 2

Накопление свинца растениями разных семейств

№ п/п	Семейство растений	ЛЗ		СЗ	
		n*	Pb, мг/кг	n*	Pb, мг/кг
1	<i>Aceraceae</i> Juss.	4	4,52	5	7,18
2	<i>Actinidiaceae</i> Hutch.	3	8,95	—	—
3	<i>Araliaceae</i> Juss.	4	6,54	3	7,52
4	<i>Berberidaceae</i> Juss.	1	4,80	—	—
5	<i>Betulaceae</i> S.F. Gray	7	5,04	7	13,28
6	<i>Bignoniaceae</i> Rers.	—	—	1	8,03
7	<i>Caprifoliaceae</i> Juss.	8	8,78	5	12,91
8	<i>Celastraceae</i> Lindl.	5	8,69	4	12,76
9	<i>Cornaceae</i> Dumort.	1	2,36	1	11,71
10	<i>Euphorbiaceae</i> Juss.	1	7,90	—	—
11	<i>Fabaceae</i> Lindl. s. l.	2	4,65	4	7,55
12	<i>Fagaceae</i> Dumort.	1	5,31	1	8,98
13	<i>Grossulariaceae</i> Rers.	2	10,78	—	—
14	<i>Hippocastanaceae</i> Torr. et Gray.	—	—	1	11,34
15	<i>Hydrangeaceae</i> Dumort.	3	7,20	2	18,85
16	<i>Moraceae</i> Lindl.	—	—	1	11,66
17	<i>Juglandaceae</i> A. Rich.	1	3,21	1	8,67
18	<i>Oleaceae</i> Hoffm. et Link	4	3,90	9	9,21
19	<i>Pinaceae</i> Lindl.	3	2,73	5	14,78
20	<i>Rhamnaceae</i> Juss.	1	13,23	—	—
21	<i>Rhododendronoideae</i> Drude	1	5,92	—	—
22	<i>Rosaceae</i> Juss.	13	6,93	16	13,88
23	<i>Rutaceae</i> Juss.	1	4,27	1	9,90
24	<i>Salicaceae</i> Mirb.	4	5,58	6	8,84
25	<i>Shisandraceae</i> Blume	1	8,85	—	—
26	<i>Tiliaceae</i> Juss.	3	4,70	2	10,76
27	<i>Ulmaceae</i> Mirb.	3	3,09	2	13,33
28	<i>Vitaceae</i> Juss.	1	12,36	—	—
	M $\pm m_M$	6,411 $\pm$ 0,585		11,057 $\pm$ 0,666	
	$\pm \delta$	2,927		2,980	
	V, %	46		27	

n\* - количество видов в выборке

В фоновых условиях произрастания наиболее высокие уровни содержания свинца в ассимиляционных органах (9,07–15,06 мг/кг) отмечены у следующих представителей деревянистых растений юга Дальнего Востока: также, как и в урбоземных системах, у многих представителей семейства жимолостевых (*Lonicera maackii* (Rupr.) Herd., *Lonicera caerulea* L., *Abelia coreana* Nakai), бересклетовых (*Euonymus sacrosancta* Koidz., *Euonymus macroptera* Rupr., *Euonymus maximovicziana* Prokh.), розовых (*Physocarpus amurensis* (Maxim.) Maxim., *Rubus crataegifolius* Bunge и *R. sachalinensis* Lévl., *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br., *Padus avium*). Кроме того к этой группе относятся *Ribes mandshuricum* (Maxim.) Kom., *Rhamnus davurica* Pall., два вида лещины (*Corylus mandshurica* Maxim., *Corylus heterophylla*) и свободнойгодника (*Eleutherococcus sessiliflorus* (Rupr. et Maxim.), *E. senticosus* (Rupr. et Maxim.)), а также три типичные для хвойно-широколиственных лесов Приморья лианы – *Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill., *Actinidia kolomikta* (Maxim.) Maxim., *Vitis amurensis* Rupr..

Полученные результаты подтвердили, в целом, избирательное накопление свинца растениями как в условиях местного фона, так и при повышенных антропогенно-техногенных нагрузках урбоэкосистем и позволили установить группы растений-концентраторов свинца.

*Литература*

- Вредные химические вещества. Неорганические соединения элементов I-IV групп: Справ. изд. Л., 1988. 512 с.  
Глинка Н.Л. Общая химия. Л., 1986. 704 с.  
Добровольский В.В. География микроэлементов: Глобальное рассеяние. М., 1983. 272 с.  
Добровольский В.В. Химия Земли. М., 1988. 176 с.  
Кабата – Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях: Пер. с англ. – М., 1989. 439 с.  
Перельман А.И. Атомы-спутники. М., 1990. 176 с.

**НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ АССИМИЛЯЦИОННОГО АППАРАТА РАСТЕНИЙ И ЛИШАЙНИКОВ ТУНДРОВЫХ СООБЩЕСТВ АРКТИКИ И СУБАРКТИКИ**

**Шмакова Н.Ю.,<sup>1</sup> Марковская Е.Ф.<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Кировск, Мурманская обл., Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина  
Кольского НЦ РАН

<sup>2</sup>Петрозаводск, Институт биологии Карельского научного центра РАН

Растительный мир высоких широт представляет большой интерес как модель для разработки общих закономерностей формирования адаптивных процессов, путей формирования флор и сообществ. Для приспособления к экстремальным условиям у организмов имеется два способа – противостоять им или подчиниться (Чернов, 1975). Изменение состава и структуры растительных сообществ в пределах тундровой зоны и полярных пустынях демонстрируют снижение всех показателей и тем самым косвенно указывают на преобладание процессов подчинения неблагоприятным условиям среды, а не их преодоления (Матвеева, 1984). В приспособлении к условиям Арктики главное – осуществить жизненный цикл в короткое время при низкой температуре. Это проявляется в изменениях структуры и метаболизма, прежде всего таких важнейших структур, как фотосинтетический аппарат. Исследование комплекса пластидных пигментов растений и лишайников имеет существенное значение для понимания путей адаптации к крайним условиям существования, позволяет понять жизненную стратегию видов на уровне ассимиляционного аппарата.

Цель исследования – выявить особенности изменений содержания пигментов пластид в ассимилирующих органах одноименных видов в экстремальных условиях существования. Исследования проведены в арктической тундре в районе пос. Баренцбург на архипелаге Шпицберген (78° с.ш., 14° в.д.) и в субарктических тундрах Хибин (67° с.ш., 33° в.д.). Пробы листьев, достигших зрелости, отбирали в фазе цветения. Содержание хлорофиллов и суммы каротиноидов в спиртовой вытяжке определяли спектрофотометрически (СФ-26) (Сапожников и др., 1978; Lichtenthaler, Wellburn, 1983). Содержание хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК) рассчитывали по Lichtenthaler, 1987; Maslova, Popova, 1993).

По результатам двух экспедиций на архипелаг Шпицберген изучены особенности пигментного аппарата 37 видов высших сосудистых растений, 14 видов мохообразных, 6 видов лишайников, слагающих растительный покров вдоль залива Грен-фьорд в районе поселка Баренцбург. При отборе объектов стремились охватить основные эдификаторы и доминанты из разных сообществ с учетом их различных жизненных форм и таксономического положения. Среди сосудистых растений исследовано 5 видов кустарничков (три вечнозеленых и два листопадных), 30 видов поликарпических трав, по одному виду хвощей и плаунов. Они представляют 18 различных семейств и составляют в целом 22% всей известной флоры сосудистых на Шпицбергене. Наиболее представительны по количеству исследованных видов такие семейства как, злаковые (*Poaceae*), крестоцветные (*Brassicaceae*), камнеломковые (*Saxifragaceae*).

Из исследованного количества видов арктических тундр общими с Хибинами оказались: 11 видов высших сосудистых, 6 видов мхов и 4 вида лишайников. Среди сосудистых растений – преимущественно арктические, метаарктические и арктоальпийские виды. Содержание хлорофиллов в расчете на сухой вес (табл.) колеблется у растений и лишайников в Субарктике от 0,14 до 10,5 мг/г, в Арктике от 0,18 до 6,46 мг/г, при этом в среднем содержание зеленых пигментов у общих видов в Хибинах – около 3 мг/г, а на Шпицбергене около – 2 мг/г. Величина содержания желтых пигментов менее вариабельна: от 0,07 до 1,57 в более суровых условиях и до 2,7 мг/г сухой массы в Хибинах. Соотношение зеленых пигментов к желтым – не менее важный показатель и, как правило, у арктических популяций он ниже. Хлорофилл составляет в среднем около 80% от общего количества пигментов пластид. У большинства сравниваемых видов его содержание в комплексе пигментов на Шпицбергене ниже, чем в Хибинах. Для каротиноидов картина обратная. Особо следует отметить три вида – *Salix polaris*, *Tussilago farfara*, *Poa alpina*, для которых

выявлено увеличение доли хлорофиллов по отношению к каротиноидам на Шпицбергене. Часть хлорофиллов, которая включена в ССК варьирует меньше, чем общее содержание хлорофиллов. Большинство арктических растений содержит в ССК больше хлорофиллов, чем растения умеренной зоны (Попова и др., 1984). Расчет ССК исследованных растений и лишайников Шпицбергена показал, что его значение колеблется в широком диапазоне от 40 до 88%, причем он практически одинаков у разных таксономических групп. Это дает основание предполагать, что пути адаптации фотосинтетического аппарата могут быть различными даже в таких экстремальных условиях, где растения практически не испытывают затенения. Хлорофилл ССК участвует в адаптивных перестройках, поскольку хлорофилл светособирающего комплекса осуществляет основное поглощение света.

Содержание пигментов пластид у одноименных видов растений и лишайниковна архипелаге Шпицберген и в Хибинах

Вид	Содержание хлорофиллов, мг/г сух. в.		Содержание хлорофиллов в ССК, %		Содержание каротиноидов, мг/г сух. в.		Хлорофилл/ каротиноиды	
	Шп.	Хиб.	Шп.	Хиб.	Шп.	Хиб.	Шп.	Хиб.
<b>Сосудистые, в том числе:</b>								
<b>Кустарнички</b>								
<i>Empetrum hermaphroditum</i> Hagerup	1,12	2,61	81	56	0,43	0,50	2,6	5,2
<i>Harrimanella hypnoides</i> (L.) Cov.	1,65	3,29	73	56	0,89	0,91	1,9	3,6
<i>Dryas octopetala</i> L.	3,40	4,64	44	53	1,03	0,91	3,3	5,1
<i>Salix polaris</i> Walenb. L.	3,47	5,10	45	54	0,82	2,10	4,2	2,4
<b>Поликарпические травы</b>								
<i>Polygonum viviparum</i> L.	5,40	8,05	59	54	1,02	1,61	5,3	5,0
<i>Oxyria digyna</i> (L.) Hill	6,46	5,44	62	45	1,40	1,13	4,6	4,8
<i>Tussilago farfara</i> L.	4,50	10,5	67	-	0,86	2,70	5,2	3,9
<i>Poa alpina</i> L. var. <i>vivipara</i>	6,16	4,3	38	53	1,57	1,44	3,9	3,0
<i>Silene acaulis</i> L.	2,59	3,3	45	48	0,65	0,86	4,0	3,8
<i>Saxifraga oppositifolia</i> L.	2,13	2,8	67	46	0,45	0,58	4,7	4,8
<b>Плауны</b>								
<i>Huperzia selago</i> (L.) Schrank et Mart.	1,45	1,66	90	70	1,20	0,62	1,2	2,6
<b>Мохообразные</b>								
<i>Pohlia wahlenbergii</i> (Web. Et Mohr) Jenn.	5,50	3,5	53	61	1,42	0,77	3,9	4,5
<i>Bryum weigeli</i> Spreng.	0,93	3,7	84	62	0,30	0,79	3,1	4,7
<i>Polytrichum piliferum</i> Hedw.	2,05	1,2	53	63	0,52	0,31	3,9	3,9
<i>Polytrichastrum alpinum</i> (Hedw.) G. L. Sm.	1,94	2,8	51	67	0,50	0,38	3,9	7,4
<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske	0,49	1,7	54	56	0,20	0,28	2,4	6,1
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) B. S. G.	0,16	1,0	50	58	0,09	0,30	1,8	3,3
<b>Лишайники</b>								
<i>Cetrariella delisei</i> (Bory ex Schaer.) Karnef.&Thell	0,37	0,65	88	86	0,23	0,25	1,6	2,6
<i>Alectoria nigricans</i> (Ach.) Nyl.	0,24	0,66	35	48	0,08	0,16	3,0	4,1
<i>Cladonia mitis</i> (Sandst.) Hustich	0,21	0,42	36	43	0,07	0,14	3,0	3,0
<i>Flavocetraria nivalis</i> (L.) Karnef.&Thell	0,18	0,14	17	35	0,12	0,07	1,5	2,0

По характеру изменений количественных показателей фотосинтетического аппарата общие виды этих регионов можно подразделить на группы. В первую группу вошли виды, у которых в условиях Шпицбергина по сравнению с Хибинами содержание, как хлорофиллов, так и каротиноидов увеличивается (*Oxyria digyna*, *Poa alpina*, *Pohlia wahlenbergii*, *Polytrichum piliferum*, *Flavocetraria nivalis*). Однако только у *Oxyria digyna* содержание хлорофиллов в ССК при этом увеличивается, а у других видов – уменьшается.

Во вторую группу входит большинство видов, у которых содержание хлорофиллов и каротиноидов в условиях Шпицбергена уменьшается (*Empetrum hermaphroditum*, *Harrimanella hypnoides*, *Salix polaris*, *Polygonum viviparum*, *Tussilago farfara*, *Silene acaulis*, *Saxifraga oppositifolia*, *Bryum weigeli*, *Sanionia uncinata*, *Hylocomium splendens*, *Cetrariella delisei*, *Alectoria nigricans*, *Cladonia mitis*), а доля хлорофиллов в ССК может увеличиваться (*Empetrum hermaphroditum*, *Harrimanella hypnoides*, *Polygonum viviparum*, *Saxifraga oppositifolia*, *Bryum weigeli*, *Cetrariella delisei*) или уменьшаться (не изменяться) – *Salix polaris*, *Tussilago farfara*, *Silene acaulis*, *Sanionia uncinata*, *Hylocomium splendens*, *Alectoria nigricans*, *Cladonia mitis*.

В третью группу вошли виды, у которых содержание хлорофиллов уменьшается, а каротиноидов увеличивается (*Dryas octopetala*, *Huperzia selago*, *Polytrichastrum alpinum*) и опять выделяется две стратегии: увеличение размеров ССК (*Huperzia selago*) или уменьшение (*Dryas octopetala*, *Polytrichastrum alpinum*).

Большой интерес представляют виды, у которых содержание пигментов по сравнению с условиями Субарктики (1 группа), увеличивается. Прежде всего, это виды положительно и активно реагирующие на усиление экстремальности условий. Увеличение объема ССК при этом может быть рассматриваться как дополнительный резерв защиты.

Один из представителей – кисличник двупестичный (*Oxyria digyna*). Для других видов этой группы повышение содержания пигментов при некотором понижении ССК свидетельствует о высоком уровне адаптации, комфортности.

Общее снижение содержания пигментов пластид в Арктике (2 группа видов) можно рассматривать, прежде всего, как понижение продуктивности, как стратегическую адаптацию на уменьшение размеров. Более низкое содержание хлорофиллов может быть связано с торможением его синтеза низкими температурами и недостатком азота в почвах. Вероятно, такое количество этим видам достаточно для обеспечения фотосинтеза, имеющего довольно низкую интенсивность, но обеспечивающего прохождение жизненного цикла. Однако, увеличение доли хлорофиллов в ССК в одной из подгрупп может быть связано с избеганием прямого света и косвенно свидетельствовать о дискомфорте, а – понижение или отсутствие изменений в ССК – свидетельствовать о более высоком уровне адаптированности видов второй подгруппы к условиям Шпицбергена.

Третья группа видов привлекает особое внимание. Для этих растений характерно увеличение содержания каротиноидов, которые в условиях низкой температуры и высокой инсоляции выполняют протекторную функцию и, по-видимому, светозащита зеленых пигментов для этих видов очень важна, и это самостоятельная стратегия адаптации. Каротиноиды, являющиеся соединениями липидного характера с ненасыщенными двойными связями, увеличивают гибкость хлоропластных мембран, что особенно важно в условиях пониженных температур. Увеличение размера ССК (*Huperzia selago*), свидетельствует о привлечении еще одного резерва защиты от избытка света. Такие виды как, *Dryas octopetala*, *Polytrichastrum alpinum*, справляются с напряжением свето-температурных условий при уменьшении ССК и могут рассматриваться как более комфортно адаптированные.

Проведенный анализ показал, что, по-видимому, в условиях Арктики сохраняются две основные стратегии приспособления растений: адаптация, которая минимизирует потребности организма к факторам среды и акклимация, которая сохраняет потенциальную продуктивность, и степень ее реализации определяется условиями среды.

#### Литература

- Матвеева Н.В. Адаптивные особенности растений и структура сообществ Крайнего Севера // Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера: Тез. докл. Всесоюзн. совещ. Таллинн, 1984. С. 101–107.
- Попова О.Ф., Попова И.А., Матвеева Н.В., Маслова Т.Г. Пигментные комплексы в арктических и бореальных популяциях широко распространенных видов растений // Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера: Тез. докл. Всесоюзн. Совещ. Таллинн, 1984. С. 145–150.
- Сапожников Д.И., Маслова Т.Г., Попова О.Ф. и др. Метод фиксации и хранения листьев для количественного определения пигментов пластид // Ботан. журн. 1978. Т. 63. N 11. С. 1586–1592.
- Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М., 1975. 222 с.
- Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids – pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in Enzymology. 1987. Vol. 148. P. 350–382.
- Lichtenthaler H.K., Wellburn A.R. Determination of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of leaves extracts in different solvents // Biochem. Soc. Trans. 1983. Vol. 11. N 5. P. 591–592.
- Maslova T.G., Popova I.A. Adaptive properties of the plant pigment systems // Photosynthetica. 1993. Vol. 29. N 2. P. 195–203.

## СО<sub>2</sub>-ГАЗООБМЕН НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ЗЕЛЕННЫХ МХОВ В ХИБИНАХ

Шпак О.В., Шмакова Н.Ю., Лукьянова Л.М.

Кировск, Мурманская обл., Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина,  
Кольский научный центр РАН

Мхи играют значительную роль в растительном покрове Арктики и Субарктики, являясь доминантами и содоминантами во многих сообществах лесотундры и тундры. В Мурманской области на долю бриофитов приходится треть видового состава флоры всех высших растений (Белкина, Лихачев, 2001). Вклад мохового покрова в продуктивность тундровых и лесных сообществ недостаточно оценен, поэтому возникает необходимость получения более точных данных для северных экосистем, наиболее чувствительных к глобальным климатическим изменениям. Цель исследования – выявить особенности фотосинтетической деятельности мхов и оценить их продуктивность в лесных и тундровых сообществах Хибин.

Для исследования были выбраны 10 видов зеленых мхов, наиболее распространенных во флоре Хибин – *Polytrichum commune* Hedw., *P. piliferum* Hedw., *Polytrichastrum alpinum* (Hedw.) G.L.Sm., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schim p.in B.S.G., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum majus* Sm., *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske, *Pohlia wahlenbergii* (Web. et Mohr) Andrews in Grout., *Bryum weigelii* Spreng, *Racomitrium microcarpon* (Hedw.) Loeske. Латинские названия видов даны по: М.С. Игнатов, О.М. Афонина (1992).

Пробы мхов (надземная часть) отбирали еженедельно в течение вегетационных сезонов 2005–2007 гг, как правило в 10–11 часов утра (для суточных опытов – каждые 1,5–2 часа в течение суток) в разных местообитаниях (лесном поясе, березовом криволесье и горной тундре). Интенсивность  $\text{CO}_2$ -газообмена (НИФ) ассимилирующей части мхов определяли с помощью инфракрасного газоанализатора ГИАМ-15-М вблизи лаборатории при естественных условиях. Температура воздуха в листовой камере ненамного отличалась от таковой в лесном поясе, на 1–3 градуса превышая температуру в горной тундре только в околополуденные часы, когда освещенность в ясный день резко увеличивалась.

Анализ многолетней сезонной динамики величин НИФ позволяет разделить виды (по средним и максимальным значениям) на группы, которые соответствуют либо их принадлежности к таксономической единице, либо условиям местообитания. Так, в лесном поясе самым высоким уровнем НИФ выделяется *Pohlia wahlenbergii*, гигрофит, который почти в течение всего сезона вегетации находится в проточной воде прируслового ручья в значительном затенении. В эту же группу (величина НИФ составляет 5–7 мг  $\text{CO}_2$  на г сухой массы в час) входят *Bryum weigelii*, гидрофильный мох и виды сем. *Polytrichaceae*, эндогидрильные мхи с одревесневшим стеблем, хорошо удерживающие влагу. Во вторую группу (НИФ около 3,5 мг  $\text{CO}_2$  на г сухой массы в час) – виды сем. *Hylocomiaceae*, эктогидрильные мхи, легко теряющие влагу при недостатке ее в почве и воздухе, и два мезофита (*Dicranum majus* и *Sanionia uncinata*) образующие плотные дерновины. Низкий уровень НИФ (менее 2 мг  $\text{CO}_2$  на г сухой массы в час) обнаружен у ксерофитного мха *Racomitrium microcarpon*, обитающего на валунах, где вероятно, существует дефицит не только влаги, но и питательных веществ.

Мхи из горной тундры имеют меньшие величины НИФ, чем одноименные виды из лесного пояса: у *Polytrichum commune* и *Racomitrium microcarpon* – снижение на 10 %, у *Polytrichum piliferum*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* – в среднем на 32 %.

Четко выраженной сезонной динамики  $\text{CO}_2$ -газообмена в течение летних месяцев – июля и августа, когда устанавливается относительно постоянный уровень температуры и солнечного освещения, у исследованных мхов не обнаружено. Однако, сразу после схода снега (конец мая, начало июня) и в конце сентября-октябре (заморозки на почве, низкая облачность) у большинства мхов фотосинтез несколько понижен. Выявлено соответствие сезонных величин НИФ с температурным режимом и количеством осадков в течение вегетационных сезонов. Так, максимальные значения НИФ приходится на более теплый и влажный год (2007), а самые низкие – на холодный и сухой (2006). На отсутствие или слабую динамику газообмена у мхов указывает R.E. Longton (1988), считая, что сезонные изменения связаны, главным образом, с колебаниями уровня факторов среды (свет, влага, температура). Это связано еще и с отсутствием фаз развития у гаметофита, который преобладает в жизненном цикле мхов.

Особенности ассимиляционной деятельности мхов наиболее выражены в характере суточной динамики. Ассимиляционная деятельность растений на Крайнем Севере протекает в условиях короткого полярного лета, которому присущи непрерывная инсоляция при незаходящем солнце и низкие температуры. Полярный день – важный фактор, удлиняющий время усвоения углекислоты. Однако большую часть лета преобладает облачная погода с малым притоком радиации.

В период полярного дня были получены кривые суточного хода для 4 видов мхов: в пасмурный день, для *Polytrichum commune*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* – в лесном поясе и березовом криволесье; в ясный день, для этих же видов и *Polytrichum piliferum* – в лесном поясе и горной тундре.

В пасмурный день с кратковременными дождями температура воздуха не превышала 15°C даже во время дневного максимума освещенности (15–18 клк). Содержание воды в листьях эктогидрильных (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*) и эндогидрильных (*Polytrichum commune*) мхов не было ниже 55%, а во время выпадения осадков увеличивалось до 83%. Суточный ход изменений величин НИФ в обоих поясах у всех видов имеет вид одновершинной кривой. В лесном поясе максимум НИФ отмечен с 13 до 16 часов, что связано с подъемом освещенности и температуры до наиболее благоприятного сочетания внешних факторов (15 клк и 15°C). Отрицательный газообмен наблюдали с 24 до 4 часов, переход к положительным величинам приходится на 5 часов. Световой компенсационный пункт составляет 400 лк, что соответствует характеристикам теневых листьев. В березовом криволесье у эктогидрильных мхов максимум НИФ отмечен в более ранние часы (около 12 часов) и, по сравнению с лесным поясом, ниже на 15–30%. Период отрицательного газообмена у видов этой группы более продолжителен, чем у *Polytrichum commune*. У эндогидрильного мха – различий в характере суточной динамики и величине максимума НИФ между поясами не выявлено. В этот день корреляция газообмена с факторами среды очень высока ( $r = 0,82$ ).

В ясный день температура воздуха изменялась от 10 до 23°C, а освещенность имеет явно выраженный максимум (40 клк) в 15–16 часов. В такой день, и в лесном поясе и горной тундре, у эндогидрильных мхов суточный ход CO<sub>2</sub>-газообмена имеет вид двухвершинной кривой, а у эктогидрильных – одновершинной. Оводненность листьев колебалась в более широком диапазоне, чем в пасмурный день. У эктогидрильных мхов после полуденного повышения температуры и освещенности оводненность снижалась до 21%, у эндогидрильных – не отмечена ниже 42% в течение дня.

У *Polytrichum commune* и *P. piliferum* при интенсивности света около 3–4 клк после 5 часов утра отмечено быстрое повышение интенсивности фотосинтеза. Первый максимум в обоих поясах приходится на ранние часы (7–9), а по величине он сравним с таковым в пасмурный день, однако, в горной тундре величина НИФ выше, чем в лесном поясе. С дальнейшим повышением освещенности наступает второй максимум в 1,5 раза превышающий первый (в лесном поясе он приходится на полуденные часы, а в горной тундре – сдвинут к 15 часам). Эти виды проявляют высокую фотосинтетическую активность до 18–20 часов.

У видов сем. *Hylocomiaceae* в горной тундре максимум НИФ приходится на те же часы, что и первый максимум у видов сем. *Polytrichaceae*, а в лесном поясе – на предполуденные часы (10–11), когда сочетание факторов наиболее оптимально (15 клк, 18°C). Спад интенсивности газообмена отмечен уже к 13 часам, а после 15 – уровень газообмена стабилизируется вплоть до перехода к отрицательным значениям. Следует отметить, что интенсивность наблюдаемого газообмена связана с изменениями освещенности в большей степени для эндогидрильных мхов, чем для эктогидрильных. Корреляция с факторами среды в ясный день слабее, чем в пасмурный, особенно у видов сем. *Hylocomiaceae*.

Самая высокая суточная продуктивность НИФ среди изученных видов в лесном поясе – у *Polytrichum commune* в ясный день – 126 мг CO<sub>2</sub>/г сухой массы, а в пасмурный – этот показатель на 40% меньше. У видов сем. *Hylocomiaceae* суточная продуктивность не превышает 71 мг CO<sub>2</sub>/г сухой массы, причем продуктивность в пасмурный день на 31% выше, чем в ясный. У одноименных видов в поясе березового криволесья и горной тундре суточная продуктивность ниже, чем в лесном поясе. Минимальная суточная продуктивность отмечена в горной тундре у эктогидрильных мхов – не более 14–19 мг CO<sub>2</sub>/г сухой массы. Доля ночного дыхания от суточной продуктивности у эндогидрильных мхов составляет 0,4–2,4%, у эктогидрильных – заметно увеличена (2–5,5% в пасмурный день и 12% в ясный день).

Суточная продуктивность НИФ для эндогидрильных мхов сравнима с величинами, полученными для листопадных кустарничков горно-тундровых сообществ Хибин (в среднем около 100 мг CO<sub>2</sub>/г сухой массы), а для эктогидрильных мхов – не превышает 20–70% этой величины (Герасименко, Швецова, 1989).

В заключение следует отметить, что для исследуемых видов зеленых мхов во время полярного дня круглосуточный фотосинтез не обнаружен. В литературе по этому поводу имеются разные сведения: круглосуточная ассимиляция была показана для некоторых арктических мхов (Нифонтова, 1970; Дьяченко, 1976; Schofield, 1985); R.E. Longton (1988) в период с 23 до 2 часов ассимиляцию не отмечает.

Характер суточной динамики разных видов мхов показал, что мхи являются теневыносливыми растениями. У эктогидрильных мхов (*Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*) оптимальная освещенность для достижения максимальных значений НИФ не превышает 15 клк, так как высокие освещенность и температура воздуха, вероятно, приводят к потере наружной воды и перегреву листа, особенно в горной тундре, где мхи растут на открытых, не затененных, как в лесном поясе, местообитаниях. Эндогидрильные виды (*Polytrichum commune*, *P. piliferum*) способны эффективно использовать свет различной интенсивности, достигая высоких величин НИФ даже при 40 клк. Таким образом, в условиях открытых местообитаний горной тундры они проявляют черты светолюбия, и могут доминировать в растительном покрове наряду с высшими сосудистыми растениями.

#### Литература

- Белкина О.А., Лихачев А.Ю. Аннотированный список мхов (*Bryopsida*) // Мохообразные и сосудистые растения территории Полярно-альпийского ботанического сада (Хибинские горы, Кольский полуостров). Апатиты, 2001. С. 30–45.
- Герасименко Т.В., Швецова В.М. Основные итоги эколого-физиологических исследований фотосинтеза в Арктике // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Ленинград, 1989. С. 65–115.
- Дьяченко А.П. Фотосинтез арктических мхов в естественных условиях // Экология. 1976. N 1. С. 92–95.
- Игнатов М.С., Афонина О.М. Список мхов территории бывшего СССР // *Arctoa*. М., 1992. Т. 1–2. С. 1–85.
- Нифонтова М. Г. К вопросу о потенциальном фотосинтезе некоторых растений лесотундры // Вопросы регуляции фотосинтеза. Свердловск, 1970. С. 180–191.
- Longton R.E. Biology of polar bryophytes and lichens. Cambridge University Press. 1988. Physiology. P. 95–106.
- Schofield W.B. Introduction to bryology. Department of Botany. University of British Columbia. 23. Physiology; 24. Ecology. 1985. P. 290–329.

**УСТОЙЧИВОСТЬ СЕЯНЦЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ К СНЕЖНОМУ ШЮТТЕ, КАК ИНТЕГРАЛЬНЫЙ ПОКАЗАТЕЛЬ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ДИАГНОСТИКИ ОБЕСПЕЧЕННОСТИ РАСТЕНИЙ БОРОМ**

**Ялынская Е.Е.**

*Петрозаводск, Институт леса Карельского научного центра РАН*

Подкормка сеянцев является одним из главных способов воздействия на их качество, поскольку только при постоянном обеспечении необходимыми элементами питания в оптимальных соотношениях на протяжении всего вегетационного периода возможно максимальное использование биологического потенциала растения. Известно, что посредством удобрений можно регулировать устойчивость к грибным болезням на разных этапах развития растений. В литературе приводятся данные о положительном влиянии внесения минеральных удобрений на рост, приживаемость и сохранность лесных культур, а также на повышение их устойчивости к некоторым грибным болезням и вредителям (Крутов, 1977; Kurkela 1983). Вместе с тем имеются и противоположные мнения, особенно когда речь идет о влиянии различных доз и сочетания удобрений (Kurkela, 1965; Pritchett, Smith, 1972).

Для того чтобы дать рекомендации по внесению удобрений (и тем более микроудобрений), необходимо знать оптимальные уровни содержания элементов минерального питания (ЭМП) в растениях. Такие данные имеются далеко не для всех сельскохозяйственных культур (Минеев, 2003), не говоря уже о лесных древесных растениях. В связи с тем, что механизмы поглощения и использования бора растениями до настоящего времени слабо изучены, методы точной диагностики обеспеченности бором хвойных растений еще не выявлены. Поиск способов диагностики обеспеченности бором древесных растений затрудняется в связи с тем, что не известен фермент, в состав которого входит бор, а также тем, что оптимальное для роста содержание бора в органах хвойных и некоторых других видов растений очень близко к токсичному. При этом, по абсолютному содержанию бора в органах сеянцев невозможно диагностировать обеспеченность микроэлементом хвойного растения, поскольку при одинаковом содержании бора в органах хвойных растений на разных фонах минерального питания оптимальные для роста и развития сеянцев уровни его содержания в органах различны (Чернобровкина и др., 2007). Перечисленные причины ограничивают возможности применения методов химической диагностики и объясняют необходимость разработки новых подходов в диагностике минерального питания растений (Минеев и др., 1993). Именно методы функциональной диагностики минерального питания позволяют оценить не только содержание того или иного элемента питания в фитомассе, но и потребность растения в нем. Потребность растений в ЭМП можно определить, контролируя интенсивность физиолого-биохимических процессов, одним из которых, в свою очередь, является устойчивость к патогенным грибам. Наиболее распространенным грибным заболеванием сеянцев сосны в Карелии является снежное шютте или фацидиоз (возбудитель *Phacidium infestans* Karst.), вызывающее поражение и преждевременное опадение хвои, приводящее к угнетению и гибели сеянцев (Мороз, 1962).

Целью работы являлась оценка возможности использования критерия устойчивости сеянцев сосны обыкновенной к снежному шютте, как интегрального показателя функциональной диагностики обеспеченности растений бором. В задачи исследования входило проведение эксперимента по заражению растений снежным шютте на фоне различного обеспечения бором и другими ЭМП, который позволил установить физиологически оптимальные уровни бора в растениях, обеспечивающие интенсивный рост и устойчивость к фитопатогену.

Исследования проводили в условиях петрозаводского лесхоза в южной части Карелии, на вырубке в сосняке брусничном. Супесчаные почвы экспериментального участка характеризовались оптимальной для роста сеянцев хвойных растений кислотностью – рН водн. 5,2–5,4. Для интенсивного роста сеянцев сосны эти почвы бедны ЭМП. Объектом исследования были двухлетние сеянцы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Сеянцы высаживали в цилиндрические, вкопанные в почву на глубину 30 см сосуды без дна – то есть с частично открытой корневой системой (объем сосуда  $\approx 7800 \text{ см}^3$ , на поверхности почвы -  $260 \text{ см}^2$ ), из расчета 9 сосуда для каждого из вариантов опыта. В первую половину вегетационного периода 2006 г. в почву трижды вносили бор в виде борной кислоты в четырех дозах – 0,1; 0,3; 1,0; 3,0 г/м<sup>2</sup> на фоне низкого (без подкормок) и оптимального для роста сеянцев сосны уровня обеспечения элементами питания (Чернобровкина, 2001). Подкормка NPK проводилась азофоской (16%N 16%P 16%K) из расчета по азоту 60 кг д.в./га, дважды за вегетацию. В течение вегетационного периода поддерживали оптимальный уровень кислотности почвы (до рН 5,0) внесением доломитовой муки (200-300 г/м<sup>2</sup>), проводили рыхление и полив почвы до относительной влажности 70%.

Контролем для вариантов опыта с низким уровнем минерального питания и для других вариантов опыта с оптимальным обеспечением ЭМП служили соответствующие по уровню питания сосу́ды, в почву которых не вносили бор.

Параллельно на том же экспериментальном участке был заложен опыт с аналогичным внесением доз борной кислоты в почву с искусственным заражением сеянцев снежным шютте на двух фонах минерального питания (ФМП). В конце октября 2006 г. было проведено заражение растений снежным шютте путем внесения пораженной хвои на поверхность почвы по методике В.К. Мороза, (1962). Весной проводили обследование посадок по состоянию биогрупп сосны, для оценки распространенности фацидиоза применяли известные методики (Мороз, 1962; Методы мониторинга... 2004). В середине вегетационного периода (III декада июля), а также весной следующего года (I декада апреля) проводили отбор растительного материала для определения содержания в нем фенолов в органах пораженных, не пораженных и контрольных растений (не подвергнутых заражению). Содержание фенолов определяли экстракционно-фотометрическим методом с калибровкой по кверцетину. Содержание бора в хвое определяли спектрофотометрическим методом с применением реактива азометина (Иготти, 2002).

Внесение в почву борной кислоты повышало содержание бора в хвое в соответствии с величинами доз (рис. 1а). С учетом внесенных в почву доз бора при выращивании сеянцев в условиях оптимального ФМП уровень бора в хвое был ниже по сравнению с сеянцами, выращенными в условиях низкого ФМП. Внесение в почву азота, фосфора и калия способствовало снижению поступления бора в хвою. В литературе отмечается, что в обеспечении бором древесных растений большое значение имеют почвенные условия – повышенное содержание в почве ионов  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{Fe}^{3+}$ ,  $\text{Al}^{3+}$  и повышение pH почвы при известковании способствуют закреплению бора почвенными частицами (Wikner, 1983).

Результаты биометрических исследований прироста сеянцев за вегетационный сезон в высоту показали, что дозы борной кислоты в  $0,1 \text{ г/м}^2$  на низком ФМП и  $1 \text{ г/м}^2$  на оптимальном ФМП стимулировали рост растений. Средние приросты в высоту составил 22,3 % (или 192,6% по отношению к контролю) и 33,6% (или 162,4% по отношению к контролю) в условиях низкого и оптимального ФМП соответственно.

Данные по учету сохранности и отпада сеянцев после заражения фацидиозом показали, что трехразовая подкормка бором на низком и оптимальном ФМП оказала заметное влияние на распределению сохранившихся сеянцев по категориям состояния.

**Распределение сеянцев сосны обыкновенной по категориям состояния в вариантах опыта с заражением снежным шютте (% от количества растений, высаженных в варианте)**

Фон обеспеченности ЭМП	Категории состояния (по степени пораженности)	Дозы борной кислоты $\text{г/м}^2$				
		0	0,1	0,3	1	3
Низкий	Без признаков ослабления	–	7	7	–	–
	Слабая (поражены < 25% хвои)	–	50	29	14	–
	Средняя (поражены 26–50% хвои)	–	22	36	21	7
	Сильная (поражены > 50% хвои)	7	14	14	21	7
	Погибшие	93	7	14	44	86
Оптимальный	Без признаков ослабления	–	–	7	–	–
	Слабая (поражены < 25% хвои)	–	57	57	14	–
	Средняя (поражены 26–50% хвои)	–	22	22	14	–
	Сильная (поражены > 50% хвои)	14	14	7	22	14
	Погибшие	86	7	7	50	86

Наиболее действенной оказалась доза борной кислоты в  $0,1 \text{ г/м}^2$  на низком ФМП – сохранность сеянцев составила 93 %. При этом наблюдался и максимальный прирост сеянцев в высоту. Доза борной кислоты в  $1 \text{ г/м}^2$ , максимально стимулировавшая рост растений на оптимальном ФМП, способствовала снижению повреждаемости сеянцев снежным шютте лишь до 50%. В то время как более низкие дозы борной кислоты на оптимальном ФМП –  $0,1$  и  $0,3 \text{ г/м}^2$  максимально повысили сохранность сеянцев до 93%. Данные показали, что не всегда определенное содержание микроэлемента в органах растения является оптимальным для роста растения и для устойчивости от патогена. В частности, на низком ФМП содержание бора в хвое –  $114,5 \text{ мг/кг а.с.в.}$ , является оптимальным и для роста и для его устойчивости. В то время как на оптимальном ФМП уровень содержания бора в хвое для оптимального роста оказался выше ( $42,1 \text{ мг/кг а.с.в.}$ ), чем для максимальной устойчивости сеянцев к снежному шютте ( $32,8 \text{ мг/кг а.с.в.}$ ).

Эффект от подкормки макроэлементами, как и микроэлементами, в частности бором, зависит от величины их дефицита в почвенном субстрате при данных условиях роста (Чернобровкина и др., 2007). В лесных почвах Карелии отмечается дефицит бора и внесение подкормок данным микроэлементом оказывает стимулирующее действие на рост сеянцев сосны. При этом следует отметить, что для бора характерен узкий

диапазон содержания его в почве, при котором он положительно влияет на рост и развитие хвойного растения. Большая часть бора локализуется в хвое, его содержание изменяется под воздействием обеспеченности бором растений в наибольшей степени по сравнению с другими органами. Содержание бора в хвое взрослых деревьев составляет 20-60 мг/кг, но не должно превышать 100 мг/кг (Fiedler, Hohne, 1984). Для семян сосны характерно более высокое содержание ЭМП в органах (Чернобровкина, 2001), в частности бора. Чем выше уровень обеспеченности семян ЭМП, тем в меньших количествах бор поступает в надземные органы, особенно в хвою, тем в меньшей степени обеспеченность бором растений отражается на изменении соотношения количества элемента, закрепленного в органах семени, тем более высокий уровень содержания бора в почве стимулирует рост растений. В зависимости от условий минерального питания содержание бора в органах семян могло варьировать в широком диапазоне (6–461 мг/кг сухого вещества) (Чернобровкина и др., 2007).

На территории Карелии ранее изучалось влияние азотно-фосфорно-калийных удобрений на сохранность культур сосны и распространение грибных болезней в природных условиях (Крутов и др., 1977; Крутов, Тимофеев, 1987). Согласно этим исследованиям одноразовая подкормка минеральными удобрениями не оказала заметного влияния, как на сохранность культур, так и на отпад и поражаемость грибными болезнями. При обогащении почвы ЭМП в течение нескольких лет подряд, наблюдали ускорение процесса дифференциации растений по высоте с отмиранием отстающих в росте. Неоднократное внесение азотных удобрений (из расчета 120 кг д.в./га) повлекло за собой увеличение вредоносности фацидиоза (отпад составил 30-35% , в контроле – 10%). Авторы объясняют данное явление накоплением в почве значительного количества аммонийного азота, избыток которого ведет к увеличению периода вегетации, вызывает чрезмерный рост растений и формирование у них тканей с тонкими оболочками. Такие растения оказываются малоустойчивыми к воздействию многих лесопатологических факторов (Kurkela, 1965; Крамер, Козловский, 1983). Другие исследователи также отмечают, что снежное шютте чаще поражает хорошо развитые семена сосны на богатых почвах (Björkman et al., 1967).

Литература

- Björkman E., Lundeberg G., Nommik H. Distribution and balance of <sup>15</sup>N labelled fertilizer nitrogen applied to young pine trees (*Pinus silvestris* L.) // *Studia forest. Suecica*. 1967. 48 p.
- Dixon R.A., Paia N.L. Stress-Induced phenylpropanoid Metabolism // *Plant Cell*. 1995. V. 7. P.1085–1097
- Fiedler H.J., Hohne H. Die bor-ernahrung von koniferen und ihre beziehung zum gehalt calcium and kalium in den assimilationsorganen // *Beitrag fur forstw.* 1984. V. 18. №3. S. 128–132.
- Furniss M.M., Solheim H., Christiansen E. Transmission of blue-stain fungi by *Ips typographus* in Norway spruce // *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 1990. V.83. P. 712–716.
- Kurkela T. Fungal disturbances associated with nutritional growth disturbances of Scots pine // *Commun. Inst. Forest. Fenn.* 1983. №116. P. 77–83.
- Kurkela T. Metsänlannoitus ja sienitaudit // *Metsätaloudellinen aikakauslehti*. 1965. №9. P. 345–349.
- Pritchett W.L., Smith W.H. Fertilizer responses in young pine plantations // *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 1972. V.36. №4. P. 660–663.
- Shrimpton D.M. Extractives associated with wound response of lodgepole pine attacked by the mountain pine beetle and associated microorganisms // *Can. J. Bot.* 1973. V. 51. №3. P. 527–534.
- Wikner, B. Distribution and mobility of boron in forest ecosystems / B. Wikner // *Communications Institution Forestalis Fenniae*. –1983. – №.116. – P. 131–141.
- Wong B.L., Berryman A.A. Host resistance to the fir engraver beetle. 3. Lesion development and containment with *Trichosporium symbioticum* // *Can. J. Bot.* 1977. V. 55. № 17. P. 2358–2365.
- Власюк П.А. Биологические элементы в жизнедеятельности растений. Киев., 1969. 516 с.
- Воронцов А.И. Патология леса. М., 1978. 270 с.
- Запрометов М.Н. Основы биохимии фенольных соединений. М., 1974. 213 с.
- Запрометов М.Н. Фенольные соединения. Распространение, метаболизм и функции в растениях. М., 1993. 272 с.
- Иготти С.А. Определение бора в органах хвойных и лиственных древесных растений // Сборник работ аспирантов и соискателей Института леса. Петрозаводск, 2002. С. 31–36.
- Кибаленко А.П. Роль бору в процессе формирования и дыхания растений // *Доп. АН УССР*. 1965. № 9. С. 1231–1235.
- Крамер П.Д., Козловский Т.Т. Физиология древесных растений. М., 1983. 464 с.
- Крутов В.И. Интегрированный метод защиты от грибных болезней – основа успешного выращивания сосны в лесных питомниках Карелии // Повышение эффективности лесовосстановительных мероприятий на Севере. Петрозаводск. 1977. С. 19–23.
- Крутов В.И., Волкова И.П., Кивиниеми С.Н., Тимофеев А.Ф. Влияние удобрений на сохранность культур сосны и распространение грибных болезней и энтомофитов // Повышение эффективности лесовосстановительных мероприятий на Севере. Петрозаводск, 1977. С. 93–113.
- Крутов В.И., Соколов А.И. Искусственное лесовосстановление и проблемы лесозащиты в Российской Карелии // Лесовосстановление на Европейском Севере. Бюллетень Научно-исследовательского института леса Финляндии. 2000. Т. 772. С. 177–182.

*Крутов В.И., Тимофеев А.Ф.* О влиянии минеральных удобрений на устойчивость сосны к снежному шютте и сосновому вертуну // Удобрения и гербициды в лесных питомниках и культурах. Петрозаводск, 1987. С.127–140.

Методы мониторинга вредителей и болезней леса. Справочник болезни и вредители в лесах Росси / под общ. ред. В.К. Тузова. М., 2004. 200 с.

*Минеев В.Г.* Агрохимия. М., 2003. 206 с.

*Минеев В.Г., Мазур Т., Дебрецени И.* Биологическое земледелие и минеральные удобрения. М., 1993. 216 с.

*Мороз В.К.* Фацидиоз – опасная болезнь сосны. Петрозаводск, 1962. 58 с.

*Рикала Р.* Производство посадочного материала в Финляндии // Лесовосстановление на Европейском Севере. Бюллетень Научно-исследовательского института леса Финляндии. 2000. Т. 772. С. 133–146.

*Фуксман И.Л., Новицкая Л.Л., Исидоров В.А., Роцин В.И.* Фенольные соединения хвойных деревьев в условиях стресса // Лесоведение. 2005. № 3. С. 4–10.

*Фуксман, И.Л.* Влияние природных и антропогенных факторов на метаболизм веществ вторичного происхождения у древесных растений. Петрозаводск, 2002. 164 с.

*Чернобровкина Н.П.* Экофизиологическая характеристика использования азота сосной обыкновенной. С.Пб., 2001. 174 с.

*Чернобровкина Н.П., Робонен Е. В., Иготти С. А., Дорофеева О. С., Шенгелиа И. Д.* Влияние обеспеченности бором на рост сеянцев сосны обыкновенной // Лесоведение. 2007. № 5. С. 69–76.

*Школьник М.Я.* Микроэлементы в жизни растений. Л., 1974. 324 с.

## СОДЕРЖАНИЕ

### СЕКЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

<i>Алексеева-Попова Н.В.</i> БИОГЕОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ ЛОКАЛЬНЫХ ФЛОР ПОЛЯРНОГО УРАЛА, ОТЛИЧАЮЩИХСЯ ПО ВИДОВОМУ БОГАТСТВУ .....	5
<i>Амелин А.В., Кондыков И.В., Чекалин Е.И., Борзенкова Г.А.</i> УСТОЙЧИВОСТЬ СОРТОВ ГОРОХА ПОЛЕВОГО К АБИОТИЧЕСКИМ И БИОТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ СРЕДЫ .....	7
<i>Андросова В.И., Вержбицкая Е.В., Слободяник И.И.</i> СОДЕРЖАНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ В ТАЛЛОМЕ ЛИШАЙНИКА <i>HYROGYMNA PHYSOIDES(L.) NYL.</i> В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ МЕСТООБИТАНИЯ ..	10
<i>Беляева А.И., Дроздова И.В.</i> УСТОЙЧИВОСТЬ ПИГМЕНТОВ <i>AVENA SATIVA</i> И <i>CUCUMIS SATIVUM</i> К ПОВЫШЕННОМУ СОДЕРЖАНИЮ CD, NI, CU, ZN И ИХ СОЧЕТАНИЯМ В ПИТАТЕЛЬНОЙ СРЕДЕ .....	12
<i>Болондинский В.К.</i> УСТЬИЧНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ФОТОСИНТЕЗА У СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ .....	15
<i>Буболо Л.С., Кислюк И.М.</i> НИЗКАЯ ТЕМПЕРАТУРА ИМИТИРУЕТ ЭФФЕКТ СИЛЬНОГО СВЕТА, А ВЫСОКАЯ – ДЕЙСТВИЕ ЗАТЕНЕНИЯ НА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ .....	17
<i>Будыкина Н.П., Алексеева Т.Ф., Хилков Н.И.</i> ЭФФЕКТИВНОСТЬ ДЕЙСТВИЯ СИНТЕТИЧЕСКИХ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА НА РАСТЕНИЯ ТОМАТА ( <i>LYCOPERSICON ESCULENTUM MILL</i> ) В СВЯЗИ С УСЛОВИЯМИ ВЫРАЩИВАНИЯ .....	18
<i>Быков О.Д.</i> ОБЩАЯ СХЕМА ВЗАИМОСВЯЗИ ПОТОКОВ И ПУЛОВ УГЛЕРОДА ПРИ ФОТОСИНТЕЗЕ И ДЫХАНИИ И ВЛИЯНИЕ НА НИХ ФАКТОРОВ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ .....	21
<i>Венжик Ю. В., Фролова С. А., Котеева Н. К., Титов А. Ф.</i> СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ КЛЕТОК ЛИСТА <i>TRITICUM AESTIVUM L.</i> (POACEAE) В НАЧАЛЬНЫЙ ПЕРИОД ХОЛОДОВОЙ АДАПТАЦИИ .....	24
<i>Войцеховская О.В., Демченко К.Н., Баташев Д.Р., Пахомова М.В., Lohaus G., Pawlowski K., Heldt H.-W., Гамалей Ю.В.</i> СТРУКТУРНЫЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ РАЗЛИЧИЯ КОМПЛЕКСОВ «КЛЕТКА-СПУТНИК – СИТОВИДНЫЙ ЭЛЕМЕНТ» ФЛОЭМНЫХ ОКОНЧАНИЙ <i>ALONSOA MERIDIONALIS O. KUNTZE</i> (SCROPHULARIACEAE) .....	26
<i>Галибина Н.А., Терехова Е.Н.</i> ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ КЛЕТОЧНОЙ СТЕНКИ ХВОИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В УСЛОВИЯХ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ .....	29
<i>Гамалей Ю.В.</i> ПЕРСПЕКТИВЫ СРАВНИТЕЛЬНОЙ АНАТОМИИ И ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ .....	31
<i>Головки Т.К., Дымова О.В., Яцко Я.Н., Табаленкова Г.Н., Далькэ И.В.</i> ПИГМЕНТНЫЙ АППАРАТ РАСТЕНИЙ: СТРУКТУРА, ФУНКЦИИ, ЭКОФИЗИОЛОГИЯ .....	34
<i>Гольшикин Л.В., Кузнецов М.Н.</i> АНАЛИЗ ОСОБЕННОСТЕЙ ФЛУКТУИРУЮЩЕЙ АСИММЕТРИИ ЛИСТЬЕВ ЯБЛОНИ ( <i>MALUS DOMESTICA</i> WORSKН.) В УСЛОВИЯХ АНТОПОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ .....	37
<i>Грицких М. В., Федоренко О. М., Николаевская Т. С.</i> МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРИРОДНЫХ (ОСТРОВНЫХ И КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ) ПОПУЛЯЦИЙ <i>ARABIDOPSIS THALIANA (L.) HEUNH.</i> (BRASSICACEAE) .....	39
<i>Деревинская А. А.</i> ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОХИМИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ ОБРАБОТКЕ СЕМЯН ЗАЩИТНО-СТИМУЛИРУЮЩИМИ СОСТАВАМИ .....	42
<i>Дроздова И.В.</i> ОСОБЕННОСТИ НАКОПЛЕНИЯ МАКРО- И МИКРОЭЛЕМЕНТОВ РАСТЕНИЯМИ ПОЛЯРНОГО УРАЛА РАЗНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП .....	44
<i>Дроздов С.Н., Холопцева Е.С., Попов Э.Г.</i> НЕТТО-ФОТОСИНТЕЗ РАСТЕНИЙ, КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ПОКАЗАТЕЛЬ БИОРАЗНООБРАЗИЯ .....	47
<i>Ершова А.Н., Попова Н.В., Бердникова О.С.</i> ВЛИЯНИЕ ВЫСОКИХ КОНЦЕНТРАЦИЙ ДИОКСИДА УГЛЕРОДА И ГИПОКСИИ НА ОБРАЗОВАНИЕ АКТИВНЫХ ФОРМ КИСЛОРОДА И АКТИВНОСТЬ АНТИОКСИДАНТНЫХ ФЕРМЕНТОВ <i>PISUM SATIVUM (L)</i> .....	49
<i>Загирова С.В.</i> МОРФОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИСТВЕННИЦЫ НА СЕВЕРНОМ УРАЛЕ .....	52
<i>Иванов Л.А., Иванова Л.А., Ронжина Д.А.</i> ИЗМЕНЕНИЕ УДЕЛЬНОЙ ПОВЕРХНОСТНОЙ ПЛОТНОСТИ ЛИСТА РАСТЕНИЙ ВДОЛЬ ШИРОТНОГО ГРАДИЕНТА АРИДНОСТИ .....	55
<i>Иванова Л.А., Ронжина Д.А., Юдина П.К., Иванов Л.А., Неуймин С.И., Ладатко В.А., Воронин П.Ю.</i> ЗАВИСИМОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА ОТ СТРУКТУРНЫХ ПАРАМЕТРОВ ЛИСТА У РАСТЕНИЙ РАЗНЫХ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ТИПОВ .....	57
<i>Канаиш Е.В., Осипов Ю.А.</i> ОПТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЛИСТЬЕВ ПРИ ОКИСЛИТЕЛЬНОМ СТРЕССЕ И ИХ СВЯЗЬ С УСТОЙЧИВОСТЬЮ И ПРОДУКТИВНОСТЬЮ РАСТЕНИЙ .....	59
<i>Киреева Н.А., Водопьянов В.В., Баширова Р.М.</i> ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И АЛЛОМЕТРИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ РОСТА И РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ НЕФТЯНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ ПОЧВЫ .....	62

Кириллова И.Г. ОСОБЕННОСТИ ВЛИЯНИЯ МЕЛАФЕНА НА ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ КАРТОФЕЛЯ .....	64
Ктиторова И.Н., Скобелева, О.В., Шибанов Д.В. О ПРИЧИНАХ УСКОРЕНИЯ ПРОДОЛЬНОГО РОСТА КОРНЕЙ ЯЧМЕНЯ ПРИ ЗАМЕНЕ В СРЕДЕ НИТРАТА НА ХЛОРИД .....	66
Лабунская Е.А., Леонтьева М.Р., Чуб В.В. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ ПЛАСТИД БЕЛОЙ И ЗЕЛЕННОЙ ЗОН ПЕСТРОЛИСТНОЙ ХИМЕРЫ <i>FICUS BENJAMINA</i> CV. 'STARLIGHT' .....	69
Ладатко Н.А., Иванова Л.А., Скаженник М.А. ПРОДУКТИВНОСТЬ И СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА РИСА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ .....	70
Мелещенко С. Н., Канаиш Е.В., Радченко С. С. КСЕРОМОРФНАЯ СТРУКТУРА ЛИСТЬЕВ КАК МАРКЕРНЫЙ ПОКАЗАТЕЛЬ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЯ .....	73
Мельникова А.Н., Мамушина Н.С., Зубкова Е.К., Баташев Д.Р., Войцеховская О.В., Rawlowski K., Гамалей Ю.В. РОЛЬ ВОССТАНАВЛИВАЮЩЕГО ДИСАХАРИДА РУТИНОЗЫ В ТРАНСПОРТЕ АССИМИЛЯТОВ У СЕМ. DATISCAEAE .....	76
Молчанов А.Г. ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ И АВТОТРОФНОЕ ДЫХАНИЕ ДУБОВОГО ДРЕВОСТОЯ В РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ ВОДОБЕСПЕЧЕННОСТИ .....	77
Новицкая Л. Л. ОГРАНИЧЕНИЕ АРЕАЛА КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ ПОД ВЛИЯНИЕМ ПОЧВЕННО-КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ .....	81
Перк А.А., Петров К.А. АКТИНОРИЗНЫЕ КЛУБЕНЬКИ У РАСТЕНИЙ КРИОЛИТОЗОНЫ .....	83
Петров К.А., Чепалов В.А., Софронова В.Е., Перк А.А. СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПИГМЕНТНОГО КОМПЛЕКСА У <i>EQUISETUM VARIEGATUM</i> ( <i>EQUISETACEAE</i> ) .....	86
Пономарев А.Г., Татарина Т.Д., Алексеев В.А., Перк А.А., Бубякина В.В. ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ АДАПТАЦИИ <i>BETULA PLATYPHYLLA</i> К ЭКСТРЕМАЛЬНЫМ УСЛОВИЯМ КРИОЛИТОЗОНЫ .....	89
Предеина Е. В., Войцеховская О. В. НЕЗАВИСИМОСТЬ ФОРМИРОВАНИЯ СИМПЛАСТНЫХ КОНТАКТОВ ОТ ОГРАНИЧЕНИЙ АПОПЛАСТНОГО ТРАНСПОРТА НА ГРАНИЦЕ МЕЗОФИЛЛА И ФЛОЭМЫ У РАСТЕНИЙ С СИМПЛАСТНОЙ ЕЕ ЗАГРУЗКОЙ .....	92
Прохоренко Н.Б. ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ВЕГЕТАТИВНОЙ СФЕРЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ .....	93
Пузина Т.И., Прудников П.С. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ МЕХАНИЗМ АДАПТИВНОГО ДЕЙСТВИЯ СЕЛЕНА ПРИ ГИПОТЕРМИИ В ПОБЕГАХ ВОЗОБНОВЛЕНИЯ <i>SOLANUM TUBEROSUM</i> .....	96
Ронжина Д.А., Иванов Л.А. СТРУКТУРА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА И ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЛИСТЬЕВ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ .....	99
Сазонова Т.А., Придача В.Б. ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ .....	102
Саматова И.С., Шарова Е.И., Щипарев С.М., Гавриленко Т.А., Медведев С.С. РАЗВИТИЕ МИКРОРАСТЕНИЙ ЕЖЕВИКИ ПРИ ДЛИТЕЛЬНОМ ХРАНЕНИИ <i>IN VITRO</i> .....	104
Семихатова О.А., Кирпичникова О.В. О ПРИЧИНАХ БОЛЬШОЙ ИНТЕНСИВНОСТИ ДЫХАНИЯ У РАСТЕНИЙ СЕВЕРА И ГОР .....	107
Семкина Л.А., Шавнин С.А. ФЛУОРЕСЦЕНТНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПЕРВИЧНЫХ ЗВЕНЬЕВ ФОТОСИНТЕЗА КРАСНЫХ И ЗЕЛЕННЫХ ЛИСТЬЕВ БАРБАРИСА ОБЫКНОВЕННОГО .....	109
Синявина Н.Г., Макарова Г.А., Канаиш Е.В. ОЦЕНКА ФИЗИОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКИМИ МЕТОДАМИ В РЕГУЛИРУЕМОЙ АГРОЭКОСИСТЕМЕ УСТОЙЧИВОСТИ ПШЕНИЦЫ К ДЕЙСТВИЮ УФ-В РАДИАЦИИ .....	111
Скоробогатова В.И., Щербаклова Л.Ф., Скоробогатов А.Г., Щербаклов А.А. ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ БИОДЕГРАДАЦИИ КСЕНОБИОТИКОВ РАСТЕНИЯМИ ПОДСОЛНЕЧНИКА И ВОДНОГО ГИАЦИНТА .....	114
Слемнев Н.Н., Маслова Т.Г., Алтанцоож А., Цоож Ш. СОДЕРЖАНИЕ ПИГМЕНТОВ ПЛАСТИД У РАСТЕНИЙ КЛЮЧЕВЫХ СООБЩЕСТВ ПОДТАЕЖНО-ЛЕСОСТЕПНОГО ПОЯСА ЗАПАДНОГО ХЭНТЭЯ (МОНГОЛИЯ) .....	116
Смирнова Л.О., Кошкин В.А., Лоскутов И.Г., Матвиенко И.И. ВЛИЯНИЕ ФОТОПЕРИОДА НА МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ И ЭЛЕМЕНТЫ ПРОДУКТИВНОСТИ ОВСА РАЗЛИЧНОГО ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ .....	118
Сорокина Г.И. ВЛИЯНИЕ УРОВНЯ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ НА ПОЧВЕННУЮ БИОТУ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ РАСТЕНИЯ КАРТОФЕЛЯ .....	120
Софронова В.Е., Петров К.А., Чепалов В.А., Перк А.А. КАРОТИНОИДЫ И ОСЕННЯЯ АДАПТАЦИЯ РАСТЕНИЙ КРИОЛИТОЗОНЫ .....	123
Спирidonova Е.А., Шерудило Е.Г., Шиббаева Т.Г., Сыsoева М.И. ВЛИЯНИЕ ЕЖЕСУТОЧНЫХ КРАТКОВРЕМЕННЫХ СНИЖЕНИЙ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ФОРМИРОВАНИЕ ГАБИТУСА РАСТЕНИЙ ОГУРЦА В УСЛОВИЯХ РАЗНЫХ ФОТОПЕРИОДОВ .....	125

<i>Сысоева М.И., Шерудило Е.Г., Марковская Е.Ф.</i> РОЛЬ ФИТОХРОМА В ФОРМИРОВАНИИ ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ ОГУРЦА ПРИ КРАТКОВРЕМЕННЫХ И ДЛИТЕЛЬНЫХ НИЗКОТЕМПЕРАТУРНЫХ ВОЗДЕЙСТВИЯХ .....	127
<i>Титов А.Ф., Казнина Н.М., Шальго Н.В., Радюк М.С., Будакова Е.А., Лайдинен Г.Ф., Таланова В.В., Таланов А.В., Венжик Ю.В., Батова Ю.В.</i> УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА РОАСЕАЕ К КАДМИЮ .....	129
<i>Тютерева Е.В., Иванова А.Н., Войцеховская О.В.</i> СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПЕРЕСТРОЙКИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА МУТАНТНЫХ РАСТЕНИЙ ЯЧМЕНЯ <i>CHLORINA 3613</i> ПРИ СМЕНЕ УРОВНЯ ЕСТЕСТВЕННОЙ ОСВЕЩЕННОСТИ .....	132
<i>Удалова О. Р., Канаиш Е. В.</i> ВЛИЯНИЕ КИСЛОТНО-ЩЕЛОЧНОЙ РЕГЕНЕРАЦИИ КОРНЕОБИТАЕМОЙ СРЕДЫ НА ПОКАЗАТЕЛИ АКТИВНОСТИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ И УРОЖАЙНОСТЬ РАСТЕНИЙ ТОМАТА .....	134
<i>Цуканова М.А., Пузина Т.И.</i> ВЛИЯНИЕ СЕЛЕНИТА НАТРИЯ НА РОСТ КЛУБНЕЙ <i>SOLANUM TUBEROSUM</i> И ФОРМИРОВАНИЕ ФЕЛЛЕМЫ В ОПТИМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ ВОДОСНАБЖЕНИЯ И ПРИ ЗАСУХЕ .....	135
<i>Цыганова А.В., Цыганов В.Е., Бревин Н. Дж., Тихонович И.А.</i> РОЛЬ ПЕРЕКИСИ ВОДОРОДА В ИНФЕКЦИОННОМ ПРОЦЕССЕ ПРИ РАЗВИТИИ СИМБИОТИЧЕСКИХ КЛУБЕНЬКОВ У ГОРОХА ( <i>PISUM SATIVUM L.</i> ) ..	138
<i>Цыганов В.Е., Жернаков А.И., Кулаева О.А., Цыганова А.В., Балушка Ф., Нох М., Эллис Н., Тихонович И.А.</i> ГЕНЕТИЧЕСКИЙ И СТРУКТУРНЫЙ АНАЛИЗ УСТОЙЧИВОСТИ ГОРОХА ПОСЕВНОГО ( <i>PISUM SATIVUM L.</i> ) К ТОКСИЧНЫМ КОНЦЕНТРАЦИЯМ КАДМИЯ .....	140
<i>Чеботарева К.Е., Гамалей Ю.В.</i> СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БЕЛОЙ И ЗЕЛЕНОЙ ЗОН ПЕСТРОГО ЛИСТА <i>COLEUS BLUMEI VENTH.</i> .....	143
<i>Чернобровкина Н. П.</i> ЖИРНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ СУММАРНЫХ ЛИПИДОВ ХВОИ СЕЯНЦЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В СВЯЗИ С ОБЕСПЕЧЕННОСТЬЮ БОРОМ .....	144
<i>Шереметьев С.Н.</i> СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ КОРРЕЛЯЦИИ В ЛИСТЬЯХ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ .....	147
<i>Шерстнёва О.А., Маслова Т.Г., Мамушина Н.С., Зубкова Е.К., Буболо Л.С.</i> СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА У ВЕЧНОЗЕЛЕННЫХ РАСТЕНИЙ В ХОДЕ КРУГЛОДИЧНОГО ЦИКЛА .....	149
<i>Шихова Н. С.</i> ВИДОСПЕЦИФИЧНОСТЬ В НАКОПЛЕНИИ СВИНЦА ВЫСШИМИ РАСТЕНИЯМИ В ПРИРОДНЫХ И ТЕХНОГЕННЫХ УСЛОВИЯХ ПРИМОРСКОГО КРАЯ .....	152
<i>Шмакова Н.Ю., Марковская Е.Ф.</i> НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ АССИМИЛЯЦИОННОГО АППАРАТА РАСТЕНИЙ И ЛИШАЙНИКОВ ТУНДРОВЫХ СООБЩЕСТВ АРКТИКИ И СУБАРКТИКИ .....	155
<i>Шпак О.В., Шмакова Н.Ю., Лукьянова Л.М.</i> СО <sub>2</sub> -ГАЗООБМЕН НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ЗЕЛЕННЫХ МХОВ В ХИБИНАХ .....	157
<i>Ялынская Е.Е.</i> УСТОЙЧИВОСТЬ СЕЯНЦЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ К СНЕЖНОМУ ШОТТЕ, КАК ИНТЕГРАЛЬНЫЙ ПОКАЗАТЕЛЬ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ДИАГНОСТИКИ ОБЕСПЕЧЕННОСТИ РАСТЕНИЙ БОРОМ .....	160

#### СЕКЦИЯ ИНТРОДУКЦИЯ

<i>Абакарова Б.А.</i> ИНТРОДУКЦИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА <i>ROSA L.</i> СЕКЦИИ <i>CINNAMOMEAE DC.</i> НА ГУНИБСКОМ ПЛАТО .....	167
<i>Ажиев А.Б., Юлдашева А.К., Абатова Ф.Р.</i> МОРФОГЕНЕЗ <i>DISTICHLIS SPICATA (L.) GREENE</i> ИНТРОДУЦИРОВАННОГО В ЮЖНОМ ПРИАРАЛЬЕ .....	168
<i>Алексеева Н.Б.</i> РЕДКИЕ, ОХРАНЯЕМЫЕ РАСТЕНИЯ В КОЛЛЕКЦИИ ИРИДАРИЯ БОТАНИЧЕСКОГО САДА БИН РАН .....	170
<i>Алибегова А.Н.</i> ИЗУЧЕНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ <i>ALLIUM GUNIBICUM MISCZ. EX GROSSH. (ALLIACEAE)</i> В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ .....	172
<i>Андрянова Е.А.</i> О ПРОРАСТАНИИ СЕМЯН ТУНДРОВЫХ ИВ СЕВЕРА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА .....	174
<i>Арнаутова Е.М.</i> НАУЧНЫЕ ОСНОВЫ КОМПЛЕКТОВАНИЯ И ЭКСПОНИРОВАНИЯ ОРАНЖЕРЕЙНЫХ КОЛЛЕКЦИЙ (НА ПРИМЕРЕ КОЛЛЕКЦИЙ БОТАНИЧЕСКОГО САДА БИН ИМ. В.Л. КОМАРОВА РАН) ....	176
<i>Арнаутов М.Н.</i> ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЕ ДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ В САНКТ-ПЕТЕРБУРГЕ .....	179
<i>Баранова М.В.</i> РИТМЫ СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ ЛУКОВИЧНЫХ РАСТЕНИЙ В БОТАНИЧЕСКОМ САДУ БИН ИМ. В.Л. КОМАРОВА РАН ПРИ ИНТРОДУКЦИИ .....	181
<i>Башинская О.С., Маевский В.В., Субботин А.Г.</i> ИНТРОДУКЦИЯ ОДНОЛЕТНИХ КОРМОВЫХ ТРАВ В УСЛОВИЯХ САРАТОВСКОГО ПРАВОБЕРЕЖЬЯ .....	183
<i>Бебия С.М.</i> ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ ЛЕСНОЙ ИНТРОДУКЦИИ В КОЛХИДСКОМ ФЛОРИСТИЧЕСКОМ РЕФУГИУМЕ (НА ПРИМЕРЕ АБХАЗИИ) .....	185

Белоусова Т.П. ОБ ИНТРОДУКЦИИ СУБТРОПИЧЕСКИХ РАСТЕНИЙ ФОНДОВОЙ ОРАНЖЕРЕИ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА ИМ. Н.В. ЦИЦИНА РАН .....	187
Борисова Е.А., Фролова О.В. АНАЛИЗ ДЕНДРОФЛОРЫ ГОРОДА ИВАНОВО .....	190
Бурменко Ю.В., Сорокопудов В.Н., Резанова Т.А. ОСОБЕННОСТИ ПЛОДОНОШЕНИЯ <i>RIBES AUREUM</i> PUSCH .....	192
Васильев С.В., Чепик Ф.А. РОСТ И СОСТОЯНИЕ САМОСЕВА ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В ГОРОДСКИХ УСЛОВИЯХ .....	194
Васильева И.М. РЕДКИЕ РАСТЕНИЯ В КОЛЛЕКЦИИ АРИДНЫХ ОБЛАСТЕЙ ЗЕМЛИ БОТАНИЧЕСКОГО САДА БИН РАН .....	196
Васильев Н.П., Ольшевская Е.В., Смирнов Ю.С. БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ РАСТЕНИЙ РОДА <i>ASTILBE</i> .....	199
Виращева Л.Л., Кудрявцева О.В. АНАЛИЗ КОЛЛЕКЦИОННОГО ФОНДА ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ МНОГОЛЕТНИХ РАСТЕНИЙ ОТКРЫТОГО ГРУНТА ПОЛЯРНО-АЛЬПИЙСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА .....	200
Волкова Г.А. РЕЗУЛЬТАТЫ ИНТРОДУКЦИИ МАЛОРАСПРОСТРАНЕННЫХ ДЕКОРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ В БОТАНИЧЕСКОМ САДУ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ .....	203
Габиева А.Р., Асадулаев З.М., Абдуллаева Э.А. ОСОБЕННОСТИ РОСТА И РАЗВИТИЯ ЮВЕНИЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ РОДА <i>LONICERA</i> L. В УСЛОВИЯХ ГУНИБСКОГО ПЛАТО .....	206
Гавриленко И.Г. БИОЛОГИЯ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН НЕКОТОРЫХ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ <i>RANUNCULACEAE</i> .....	208
Гонтарь О.Б., Ильина Л.П., Польшина Т.Н. ПЕРСПЕКТИВЫ ИНТРОДУКЦИИ НЕКОТОРЫХ ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ РОСТОВСКОЙ ОБЛАСТИ НА КОЛЬСКОМ СЕВЕРЕ .....	211
Горницкая И.П., Ткачук Л.П. ИНТРОДУКЦИЯ ВИДОВ ТРОПИЧЕСКОЙ И СУБТРОПИЧЕСКОЙ ФЛОРЫ ПОРЯДКА <i>ASPARAGALES</i> В ДОНЕЦКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД НАН УКРАИНЫ .....	213
Горохова С.В. РАЗВИТИЕ САЖЕНЦЕВ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА <i>JUGLANS</i> L. В УСЛОВИЯХ ПРИМОРСКОГО КРАЯ .....	215
Грудзинская Л.М., Тажкулова Н. ИНТРОДУКЦИОННАЯ ОЦЕНКА РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА <i>APIACEAE</i> LINDL. ....	217
Дарман Г.Ф. ИНТРОДУКЦИЯ УЗКОЛОКАЛЬНОГО ЭНДЕМА Р. БУРЕЯ – <i>TARAXACUM LINEARE</i> .....	220
Демидов А.С., Потапова С.А. ВОПРОСЫ ТЕОРИИ И МЕТОДЫ ИНТРОДУКЦИИ РАСТЕНИЙ, РАЗРАБОТАННЫЕ В ГЛАВНОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ ИМ. Н.В. ЦИЦИНА РАН .....	222
Денисов Н.И. ИНТРОДУКЦИЯ ДЕРЕВЯНИСТЫХ ЛИАН В УМЕРЕННОМ ПОЯСЕ ЕВРАЗИИ .....	224
Дорофеева Л.М. КОМПЛЕКСНАЯ ОЦЕНКА КОЛЛЕКЦИИ РОДА <i>ACER</i> L. ПРИ ИНТРОДУКЦИИ НА УРАЛЕ ..	227
Дубенская Г.И. ФЛОРА ГРАНИТНЫХ НАБЕРЕЖНЫХ (САНКТ-ПЕТЕРБУРГ, КАНАЛ ГРИБОЕДОВА, РЕКА МОЙКА) .....	229
Елисафенко Т.В. ПЕРВИЧНАЯ ОЦЕНКА ИНТРОДУКЦИИ ВИДОВ РОДА <i>VIOLA</i> L. В ЦСБС СО РАН (Г. НОВОСИБИРСК) .....	230
Жавкина Т.М. ИТОГИ ИНТРОДУКЦИИ ЛИАНОВЫХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ БОТАНИЧЕСКОГО САДА САМАРСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА И В СРЕДНЕМ ПОВОЛЖЬЕ .....	233
Залибеков М.Д., Хасаева З.Б. КРАТКИЕ ИТОГИ ИНТРОДУКЦИИ РОДА <i>SORBUS</i> L. В ГОРНОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ ДНЦ РАН .....	234
Золкин С.Ю. ЭКСПОЗИЦИИ И КОЛЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ ФОНДОВОЙ ОРАНЖЕРЕИ ГБС РАН: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВИТИЯ .....	237
Калугин Ю.Г. СОПРЯЖЕННОСТЬ СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА <i>ACER</i> L. С ФЕНОЛОГИЧЕСКИМ КАЛЕНДАРЕМ САНКТ-ПЕТЕРБУРГА .....	240
Катомина А.П., Новикова Л.А. ПОВЕДЕНИЕ ОСЕННЕЦВЕТУЩИХ ГЕОФИТОВ ПРИ ВЫРАЩИВАНИИ НА КРАЙНЕМ СЕВЕРЕ .....	243
Кин Н.О. ИНТРОДУЦЕНТЫ БУЗУЛУКСКОГО БОРА .....	246
Коломейцева Г.Л., Кузнецов А.Н. ЗАВИСИМОСТЬ СПЕКТРОВ ЦВЕТЕНИЯ ОРХИДНЫХ ОТ ТЕМПЕРАТУРНЫХ РЕЖИМОВ ЗАЩИЩЕННОГО ГРУНТА .....	247
Коляда Н.А. СЕЗОННЫЙ РИТМ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА ГОРТЕНЗИЕВЫЕ В ДЕНДРАРИИ ГОРНОТАЕЖНОЙ СТАНЦИИ ДВО РАН .....	250
Коротков О.И. ФОРМИРОВАНИЕ И КОМПЛЕКСНОЕ ИЗУЧЕНИЕ КОЛЛЕКЦИИ КЛЕМАТИСОВ (РОД <i>CLEMATIS</i> L.) .....	252
Кочетов А.А. НОВЫЙ ПОДХОД К ПОСТРОЕНИЮ ТЕОРИИ И СОЗДАНИЮ МЕТОДОЛОГИИ УСКОРЕННОЙ ИНТРОДУКЦИИ РАСТЕНИЙ .....	254

Кудрявцева О.В., Виравчева Л.Л. ПЕРСПЕКТИВЫ ПРАКТИЧЕСКОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МНОГОЛЕТНИХ ТРАВЯНИСТЫХ ИНТРОДУЦЕНТОВ ОТКРЫТОГО ГРУНТА ПОЛЯРНО-АЛЬПИЙСКОГО САДА .....	257
Лантратова А.С., Егличева А.В. ИНТРОДУКЦИОННЫЕ РЕЗЕРВАТЫ – ИСТОЧНИКИ ОБОГАЩЕНИЯ ГЕНОФОНДА ДЕНДРОФЛОРЫ СЕВЕРНЫХ РЕГИОНОВ РОССИИ .....	260
Лецапкина В.В., Кудашкина З.П. ОБ ИНТРОДУКЦИИ РАСТОРОПШИ ПЯТНИСТОЙ ( <i>SILYBUM MARIANUM</i> (L.) GAERTN. ( <i>ASTERACEAE</i> )) В МОРДОВИИ .....	262
Ломоносова М.Н. ЗНАЧЕНИЕ ИНТРОДУКЦИОННОГО ЭКСПЕРИМЕНТА ПРИ ИЗУЧЕНИИ СИСТЕМАТИКИ И ТАКСОНОМИИ РОДА <i>SUAEDA</i> ( <i>CHENOPODIACEAE</i> ) .....	264
Магомедов М.А., Магомедова М.М., Дибиров М.Д. РЕЗУЛЬТАТЫ ИНТРОДУКЦИОННОГО АНАЛИЗА ВИДОВ РОДА <i>Iris</i> L. В ГОРНЫХ УСЛОВИЯХ ДАГЕСТАНА .....	266
Мальшьева С.К. ОЦЕНКА ЗИМОСТОЙКОСТИ ВИДОВ РОДА <i>LONICERA</i> L., ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ В ДЕНДРАРИИ ГОРНОТАЕЖНОЙ СТАНЦИИ ДВО РАН .....	268
Минеева Л.Ю., Борисова Е.А., Хитерман И.Б. РАСТЕНИЯ КРАСНОЙ КНИГИ ИВАНОВСКОЙ ОБЛАСТИ В УСЛОВИЯХ БОТАНИЧЕСКОГО САДА ИВАНОВСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА .....	270
Молчанова О.И. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ БИОТЕХНОЛОГИЧЕСКИХ МЕТОДОВ ДЛЯ СОХРАНЕНИЯ ГЕНОФОНДА РАСТЕНИЙ <i>EX SITU</i> .....	271
Морозова Г.Ю. К ОЦЕНКЕ ЖИЗНЕННОГО СОСТОЯНИЯ УРБОПОПУЛЯЦИЙ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ .....	274
Мулдашев А.А., Галеева А.Х., Маслова Н.В. О СОЗДАНИИ «ПРИРОДНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА» В РЕСПУБЛИКЕ БАШКОРТОСТАН .....	277
Нездийминога О.В. СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ МЕСТНЫХ ДИКОРАСТУЩИХ ТРАВ В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ В ПОЙМЕ Р. ЛЕНА .....	280
Нестерова С.В., Вржосек Э.В., Олишевская Г.А. ПОКОЙ И ОСОБЕННОСТИ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН С НЕДИФФЕРЕНЦИРОВАННЫМ ЗАРОДЫШЕМ (СЕМ. <i>ARISTOLOCHIACEAE</i> , <i>BERBERIDACEAE</i> , <i>PAPAVERACEAE</i> , <i>RANUNCULACEAE</i> , <i>VITACEAE</i> ) .....	282
Одегова М. А., Кривошапкина Н.П., Рожина Е.Д. ВЕРТИКАЛЬНОЕ ОЗЕЛЕНЕНИЕ ИНТЕРЬЕРОВ ОБЩЕСТВЕННЫХ ЗДАНИЙ В УСЛОВИЯХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ .....	285
Остроградский П.Г. ИНТРОДУКЦИЯ РАСТЕНИЙ В ДЕНДРАРИИ ГОРНОТАЕЖНОЙ СТАНЦИИ ЗА ПЕРИОД С 1936 ПО 2007 ГГ. ....	287
Павлова Е.О., Коробкова Т.С., Сабарайкина С.М. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ВИДОВ РОДА <i>CRATAEGUS</i> L. В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ .....	289
Павлова П.А., Перк А.А., Егорова М.С. ВЛИЯНИЕ БИОСТИМУЛЯТОРА ИЗ САПРОПЕЛЯ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ ИНТРОДУЦЕНТОВ В УСЛОВИЯХ МНОГОЛЕТНЕЙ МЕРЗЛОТЫ .....	291
Паутова И.А. ИТОГИ ИНТРОДУКЦИОННЫХ РАБОТ НА ПИТОМНИКЕ ПОЛЕЗНЫХ РАСТЕНИЙ БИН РАН .....	294
Полетаева И.И. АНАЛИЗ ВНУТРИВИДОВОГО МНОГООБРАЗИЯ <i>RHODIOLA ROSEA</i> L. ПРИ ИНТРОДУКЦИИ .....	296
Попова О.С., Григорьевская А.Я. ДРЕВЕСНО-КУСТАРНИКОВЫЙ ВИДОВОЙ И ФОРМОВОЙ СОСТАВ ИНТРОДУЦЕНТОВ ОТДЕЛА <i>MAGNOLIOPHYTA</i> В ОЗЕЛЕНЕНИИ Г. ВОРОНЕЖА .....	298
Потапов А.А. ИНТРОДУКЦИЯ ЛЮПИНА ЖЕЛТОГО ( <i>LUPINUS LUTEUS</i> L.) И ЛЮПИНА УЗКОЛИСТНОГО ( <i>LUPINUS ANGUSTIFOLIUS</i> L.) В РЕСПУБЛИКЕ КОМИ .....	301
Прохоров А.А. РОЛЬ ИНФОРМАЦИОННЫХ ТЕХНОЛОГИЙ В СОХРАНЕНИИ И МОБИЛИЗАЦИИ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ .....	302
Путенихин В.П., Фарушкина Г.Г. ИНТРОДУКЦИЯ КЕДРА СИБИРСКОГО ( <i>PINUS SIBIRICA</i> DU TOUR) В БАШКИРСКОМ ПРЕДУРАЛЬЕ .....	305
Рогожина Т.Ю., Борисова С.З. ИНТРОДУКЦИОННАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ ДЕКОРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ СЕМ. <i>RANUNCULACEAE</i> JUSS. В ЯКУТИИ .....	307
Розно С.А., Кавеленова Л.М. К ВОПРОСУ О БИОЛОГИЧЕСКОМ ЗАГРЯЗНЕНИИ ПРИРОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ ЛЕСОСТЕПНОГО ПОВОЛЖЬЯ ДРЕВЕСНЫМИ ИНТРОДУЦЕНТАМИ .....	309
Саодатова Р.З. РЕДКИЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ НА ЭКСПОЗИЦИИ ФЛОРЫ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ ГЭС РАН ..	311
Сафаров А.К. ИНТРОДУКЦИЯ ПЕРСПЕКТИВНЫХ КОРМОВЫХ КУЛЬТУР В УЗБЕКИСТАНЕ .....	313
Сафаров К.С. ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ИНТРОДУКЦИЯ СОЛЕУСТОЙЧИВЫХ РАСТЕНИЙ В ЮЖНОМ ПРИАРАЛЬЕ. ....	316
Святковская Е.А., Тростенюк Н.Н. ИНТРОДУКЦИЯ ОДНОЛЕТНИХ И ДВУЛЕТНИХ ТРАВЯНИСТЫХ ЦВЕТОЧНЫХ РАСТЕНИЙ В ПОЛЯРНО-АЛЬПИЙСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ-ИНСТИТУТЕ .....	318
Седельникова Л.Л. ИНТРОДУКЦИЯ КОРНЕВИЩНЫХ, ЛУКОВИЧНЫХ И КЛУБНЕЛУКОВИЧНЫХ ДЕКОРАТИВНЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ В ЦЕНТРАЛЬНОМ СИБИРСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ .....	320

Сиротин А.А., Дейнека В.И., Сиротина С.С. О ВОЗМОЖНОСТИ ИНТРОДУКЦИИ АДОНИСА ЛЕТНЕГО ( <i>ADONIS AESTIVALIS</i> ) КАК ИСТОЧНИКА АСТАКСАНТИНА .....	323
Скупченко Л.А. ОПЫТ ИНТРОДУКЦИИ ДРЕВЕСНЫХ ДЕКОРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ СЕВЕРНОЙ АМЕРИКИ В СРЕДНЕТАЕЖНОЙ ПОДЗОНЕ РЕСПУБЛИКИ КОМИ .....	325
Соболева М.Н. ИНТРОДУКЦИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ПАПОРОТНИКОВ В БОТАНИЧЕСКОМ САДУ САМ ГУ ..	328
Соколова Е.А., Горина В.М., Тульчий М.С. БИОЛОГИЧЕСКИЕ И МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СЛИВЫ АЛЬПИЙСКОЙ ( <i>PRUNUS BRIGANTIASA</i> ) И ЕЕ ГИБРИДОВ С АБРИКОСОМ ОБЫКНОВЕННЫМ И АЛЫЧОЙ ( <i>ROSACEAE</i> ) .....	330
Супрун Н.А., Филимонова Е.С. ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЦВЕТКА <i>HEDYSARUM GRANDIFLORUM</i> PALL. ( <i>FABACEAE</i> ) .....	332
Сысолятина А.Е., Коробкова Т.С. ЛИАНЫ СЕМЕЙСТВА <i>RANUNCULACEAE</i> JUSS. В ЯКУТСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ .....	333
Таран А.А. РАЗВИТИЕ ОДНОЛЕТНЕГО СТЕБЛЯ <i>ROBINIA PSEUDOACACIA</i> L. В УСЛОВИЯХ САХАЛИНСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА ДВО РАН .....	335
Тетеря О.П., Наврость Е.Н. РЕДКИЕ И ИСЧЕЗАЮЩИЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ, КУЛЬТИВИРУЕМЫЕ В ОРАНЖЕРЕЕ БОТАНИЧЕСКОГО САДА – ИНСТИТУТА ДВО РАН .....	336
Ткаченко К.Т. ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ – КАК КРИТЕРИЙ РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТИ ДИАСПОР .....	339
Трулевич Н.В. СОЗДАНИЕ МНОГОЛЕТНИХ УСТОЙЧИВЫХ СОЧЕТАНИЙ РАСТЕНИЙ ПРИРОДНОЙ ФЛОРЫ ...	341
Тукачев С.Н., Шишов А.Д. СИСТЕМНЫЙ (ГЕНОМНО-АДАПТИВНЫЙ И СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ) ПОДХОДЫ К ИНТРОДУКЦИИ РАЗЛИЧНЫХ ХОЗЯЙСТВЕННЫХ ГРУПП РАСТЕНИЙ .....	343
Тхазаплизева Л.Х., Шхагапсоев С.Х. ОЦЕНКА ИНТРОДУКЦИИ НЕКОТОРЫХ ЛУКОВИЧНЫХ В УСЛОВИЯХ БОТАНИЧЕСКОГО САДА КБГУ .....	344
Урусов В.М., Читизубова М.Н., Варченко Л.И., Лобанова И.И. О ВОЗМОЖНОСТЯХ ИНТРОДУКЦИИ ХВОЙНЫХ РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА .....	347
Фадеева И.В., Егоров А.А. ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЗИМНЕГО ПОКОЯ У <i>TILIA CORDATA</i> MILL. И <i>T. PLATYPHYLLOS</i> SCOP. В САНКТ-ПЕТЕРБУРГЕ .....	350
Федоров И.А., Павлова П.А. ЯКУТСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД И ОХРАНА РЕДКИХ РАСТЕНИЙ ЯКУТИИ	353
Федосеева Г.П., Халатян О.В., Оконешикова Т.Ф. ИНТРОДУКЦИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА <i>AMARANTHACEAE</i> НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ .....	355
Федотова И.Э., Ефремова О.В., Колесникова А.Ф. ИЗУЧЕНИЕ АДАПТИВНОГО ПОТЕНЦИАЛА ВИДОВ РОДА <i>PRUNUS</i> В УСЛОВИЯХ ЦЕНТРАЛЬНОГО РАЙОНА РОССИИ .....	357
Фирсов Г.А., Орлова Л.В. НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИЗУЧЕНИЯ ХВОЙНЫХ В РОССИИ .	360
Хабибов А.Д., Кумаева У.Х., Шахбанова С.Ш. ИНТРОДУКЦИОННЫЙ АНАЛИЗ <i>NIGELLA SATIVA</i> L. ВО ВНУТРЕННЕГОРНОМ ДАГЕСТАНЕ .....	363
Цейтин Н.Г., Васильев Н.П. ИНТРОДУКЦИЯ НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ И ИСЧЕЗАЮЩИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ НА ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОМ УЧАСТКЕ В ВОЛХОВСКОМ РАЙОНЕ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ .....	366
Ченик Ф.А. ЭТАПЫ ОНТОГЕНЕЗА ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ МОРФОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ .....	368
Чубатова Н.В. ОНТОГЕНЕЗ И ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ <i>SILENE DICHOTOMA</i> ENRH. ( <i>CARYOPHYLLACEAE</i> )	371
Шевчук С.В. СОЗДАНИЕ ЭКСПОЗИЦИОННОГО УЧАСТКА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА ВЕРЕСКОВЫХ ( <i>ERICACEAE</i> ) С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ 1–3 ЛЕТНИХ МАЛООБЪЕМНЫХ КОНТЕЙНЕРИЗИРОВАННЫХ САЖЕНЦЕВ .....	373
Шелехова О.М. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ КОЛЛЕКЦИИ АСТИЛЬБЫ БОТАНИЧЕСКОГО САДА-ИНСТИТУТА ДВОРАН .....	375
Шилова И.В., Машурчак Н.В. ФЕНОРИТМ КРОВОХЛЕБКИ ЛЕКАРСТВЕННОЙ ПРИ ИНТРОДУКЦИИ В УСЛОВИЯХ Г. САРАТОВА .....	377
Шумихин С.А., Плюснина М.А. СУТОЧНАЯ РИТМИКА ЦВЕТЕНИЯ ГЛАДИОЛУСА ГИБРИДНОГО В УСЛОВИЯХ ПРЕДУРАЛЬЯ .....	380
Юдин С.И. ПОПУЛЯЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ ИНТРОДУКЦИИ РАСТЕНИЙ ГОРНОГО АЛТАЯ В УСЛОВИЯХ КОЛЬСКОГО ЗАПОЛЯРЬЯ .....	382



Научное издание

**ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ  
ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ  
В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА**

*Материалы всероссийской конференции*

**ЧАСТЬ 6**

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ  
ИНТРОДУКЦИЯ РАСТЕНИЙ**

*Материалы публикуются в авторской редакции*

Ответственные за выпуск:

*Крышень А.М.*

*Сысоева М.И.*

*Тимофеева В.В.*

Фото *И. Георгиевского*

Рисунок на обложке *Т. Анненкова*

Сдано в печать 14.08.08 г. Формат 60x84<sup>1</sup>/<sub>8</sub>. Гарнитура Times New Roman.  
Печать офсетная. Уч.-изд. л. 45,0. Усл. печ. л. 45,5. Тираж 400 экз.  
Изд. № 107. Заказ № 741.

Карельский научный центр РАН  
Редакционно-издательский отдел  
185003, Петрозаводск, пр. А. Невского, 50