		ISSN 1997	-321
/Д	Ы		



КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

№ 2, 2010

transactions.krc.karelia.ru

Серия ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ БИОЛОГИЯ

СОДЕРЖАНИЕ	
В. К. Болондинский. ИССЛЕДОВАНИЕ ЗАВИСИМОСТИ ФОТО- СИНТЕЗА ОТ ИНТЕНСИВНОСТИ СОЛНЕЧНОЙ РАДИА- ЦИИ, ТЕМПЕРАТУРЫ И ВЛАЖНОСТИ ВОЗДУХА У РАСТЕ- НИЙ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ И БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ	3
Л. И. Груздева, Е. М. Матвеева, Т. Е. Коваленко, А. А. Сущук. ВЛИЯНИЕ САПРОПЕЛЯ НА ФАУНУ ПОЧВЕННЫХ НЕМАТОД И ПРОДУКТИВНОСТЬ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР	10
С. Н. Дроздов, Е. С. Холопцева, Э. Г. Попов, В. К. Курец. СИСТЕМНЫЙ ПОДХОД И МОДЕЛИРОВАНИЕ В ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ	17
Е. Н. Икконен. ИНТЕНСИВНОСТЬ ПРОДУЦИРОВАНИЯ СО ₂ В ТОРФАХ НЕОСУШЕННОГО И ОСУШЕННОГО МЕЗООЛИГОТРОФНОГО БОЛОТА	22
Н. М. Казнина, А. Ф. Титов, Г. Ф. Лайдинен, Ю. В. Батова. ВЛИЯНИЕ КАДМИЯ НА НЕКОТОРЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ РАСТЕНИЙ ЯЧМЕНЯ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ИХ ВОЗРАСТА	27
Е. Ф. Марковская, М. И. Сысоева, Е. Г. Шерудило. ОСОБЕННО- СТИ ПОДГОТОВКИ РАССАДЫ ДЕКОРАТИВНЫХ ЦВЕТОЧ- НЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ ОЗЕЛЕНЕНИЯ ГОРОДОВ СЕВЕРА	32

ОГУРЦА

Е. А. Хижкин, Т. Н. Ильина, Т. А. Лотош, В. А. Илюха, И. А. Виноградова, В. Н. Анисимов. ВЛИЯНИЕ ПОСТОЯННОГО ОСВЕЩЕНИЯ НА АНТИОКСИДАНТНУЮ СИСТЕМУ КРЫС ЗАВИСИТ ОТ ВОЗРАСТА ЖИВОТНЫХ....... **62**

Краткое сообщение

Хроника

А. Ф. Титов, О. Н. Лебедева. Нина Николаевна Немова (к

Юбилеи и даты

60-летию со дня рождения)	74
Е. Ф. Марковская. Всеволод Петрович Дадыкин (к 100-летию со дня рождения)	77
Е. Ф. Марковская. Марина Ивановна Сысоева (к 50-летию со дня рождения)	80
А. Ф. Титов, Н. П. Будыкина. Станислав Николаевич Дроздов (к 80-летию со дня рождения)	83
Л. Л. Новицкая, А. И. Соколов. Надежда Петровна Чернобров-	

Серия ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ БИОЛОГИЯ 2010. ςĵ ТРУДЫ КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РАН. №

Карельский научный центр Российской академии наук

ТРУДЫ

КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

Серия ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ БИОЛОГИЯ

Труды Карельского научного центра Российской академии наук

№ 2, 2010. Серия ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ БИОЛОГИЯ

Главный редактор А. Ф. Титов

Редакционный совет

В. Т. Вдовицын, Т. Вихавайнен, А. В. Воронин, С. П. Гриппа, Э. В. Ивантер, А. С. Исаев, В. И. Крутов, А. М. Крышень (зам. главного редактора), В. В. Мазалов, Ф. П. Митрофанов, И. И. Муллонен, Н. Н. Немова, В. В. Окрепилов, О. Н. Пугачев, Н. Н. Филатов, А. И. Шишкин, В. В. Щипцов

Editor-in-Chief A. F. Titov

Editorial Council

V. T. Vdovitsyn, T. Vihavainen, A. V. Voronin, S. P. Grippa, E. V. Ivanter, A. S. Isaev, V. I. Krutov, A. M. Kryshen' (associate editor), V. V. Mazalov, F. P. Mitrofanov, I. I. Mullonen, N. N. Nemova, V. V. Okrepilov, O. N. Pugachev, N. N. Filatov, A. I. Shishkin, V. V. Schiptsov

Редакционная коллегия серии «Экспериментальная биология»

А. С. Горюнов, В. А. Илюха (зам. отв. редактора), Н. М. Калинкина, О. Н. Лебедева, Е. М. Матвеева, Н. Н. Немова (отв. редактор), Л. Л. Новицкая, Е. К. Олейник, Л. П. Смирнов, М. И. Сысоева (отв. секретарь)

Editorial board of the «Experimental biology» series

A. S. Goryunov, V. A. Ilyukha (Deputy Editor-in-Charge), N. M. Kalinkina, O. N. Lebedeva, E. M. Matveeva, N. N. Nemova (Editor-in-Charge), L. L. Novitskaya, E. K. Olejnik, L. P. Smirnov, M. I. Sysoeva (Executive Secretary)

ISSN 1997-3217

Зав. редакцией Н.В.Михайлова Адрес редакции: 185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11 тел. (8-8142)780109; (8-8142)769600 E-mail: trudy@krc.karelia.ru Электронная полнотекстовая версия: transactions.krc.karelia.ru УДК 582.632: 581.132: 581.52

ИССЛЕДОВАНИЕ ЗАВИСИМОСТИ ФОТОСИНТЕЗА ОТ ИНТЕНСИВНОСТИ СОЛНЕЧНОЙ РАДИАЦИИ, ТЕМПЕРАТУРЫ И ВЛАЖНОСТИ ВОЗДУХА У РАСТЕНИЙ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ И БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ

В. К. Болондинский

Институт леса Карельского научного центра РАН

В естественных условиях изучено влияние освещенности, температуры и влажности воздуха на фотосинтез карельской березы (Betula pendula var. carelica) и березы повислой (B. pendula var. pendula). Методами математического моделирования определены зоны светового и температурного оптимумов фотосинтеза, а также сочетания свето-температурных факторов, поддерживающих максимальные величины фотосинтеза. Показано, что поглощение CO_2 у карельской березы при атмосферной засухе ниже, чем у березы повислой. Выявленные закономерности можно рассматривать как первый шаг к созданию эколого-физиологических характеристик исследуемых пород.

Ключевые слова: Betula L.; карельская береза; ${\rm CO_2}$ -газообмен; оптимумы фотосинтеза.

V. K. Bolondinskiy. RESEARCH OF DEPENDENCE OF PHOTOSYNTHESIS ON THE INTENSITY OF SOLAR RADIATION, AIR TEMPERATURE AND HUMIDITY IN KARELIAN (CURLY) AND SILVER BIRCH PLANTS

The effect of light exposure, air temperature and humidity on photosynthesis in Karelian birch ($Betula\ pendula\ var.\ carelica\)$ and silver birch ($B.\ pendula\ var.\ pendula\)$ was studied under natural conditions. The zones of light and temperature optima of photosynthesis, as well as the combination of light and temperature factors supporting maximal rates of photosynthesis were found by mathematical modeling. It was shown that in the situation of atmospheric drought, CO_2 absorption by Karelian birch was lower than by silver birch. The patterns detected can be viewed as a first step to finding the ecophysiological characteristics of the species in question.

Key words: Betula L.; Karelian birch; gaseous CO₂ exchange; optimum of photosynthesis.

Введение

Физиолого-биохимические исследования обменных процессов у узорчатых растений карельской березы (б. карельская) и обычной березы повислой (б. повислая) показали, что они

имеют свои особенности, в основном связанные с накоплением запасных форм метаболитов. Высказано предположение, что причиной расстройства нормальной ритмики камбиальной активности является избыток количества поступающей в ткани сахарозы [Новицкая,

2008]. Количество последней достаточно тесно связано с интенсивностью газообменных процессов в кроне дерева, так как ассимиляты, являющиеся субстратом для синтеза запасных питательных веществ, образуются в процессе фотосинтеза. С другой стороны, свилеватость структурных элементов древесины у карельской березы, значительное уменьшение числа сосудов, увеличение количества клеток запасающей паренхимы могут оказать влияние на скорость водного потока по ксилеме и, как следствие, ограничить проводимость устьиц для молекул СО₂. Такое взаимовлияние морфологических отклонений и фотосинтетической функции позволяет предположить, что процессы фотосинтеза б. карельской и б. повислой с нормальной древесиной могут различаться как в суточной динамике, так и в плане отклика на воздействие факторов окружающей среды.

При изучении CO₂-газообмена род Betula, хотя и значительно уступает родам Pinus и Picea, все-таки среди лиственных пород является достаточно популярным. Имеется несколько исследований на Betula pendula Rotch. [Matyssek et al., 1991; Ovaska et al., 1993; Wang et al., 1995; Valjakka et al., 1999 и др.]. В ряде работ одновременно исследовались различные виды березы [Ranney et al., 1991] или виды березы и других лиственных/хвойных пород [Молчанов, 1983; Mortensen, 1994]. Имеется довольно большое количество работ, выполненных в фитотронах и теплицах [Wang et al., 1998]. Однако влияние на СО₃-газообмен внешних факторов среды у карельской березы практически не исследовалось. В единственной работе [Дроздов и др., 1995], в которой проводился сравнительный анализ б. повислой и б. карельской по показателям СО,-газообмена, не было обнаружено различий к температурному фактору, но у б. карельской прослеживалась большая требовательность к освещенности. В целом вопрос, имеются ли существенные отличия СО₂газообмена у этих двух подвидов в естественных условиях, остается открытым.

Целью нашего исследования было получение эколого-физиологических характеристик CO_2 -газообмена и листьев березы повислой при нормальном и аномальном развитии проводящих тканей стебля и выявление механизмов адаптации процесса фотосинтеза к изменяющимся условиям внешней среды. Такого рода информация может быть полезной как для понимания причин, способствующих образованию аномальной древесины, так и для объяснения ограничений ареала распространения б. карельской по сравнению с б. повислой.

Материалы и методы

Работу проводили на территории Агробиологической станции КарНЦ РАН, расположенной в 2 км к югу от г. Петрозаводска. Четырехлетние саженцы березы в мае 2007 г. были перенесены в торфянистый грунт на месте бывшей теплицы. Измерения проводили с начала июля до середины сентября. Для регистрации СО₂-газообмена (нетто-фотосинтеза) побега березы с несколькими листьями нами использовалась автоматическая установка на базе инфракрасного газоанализатора Infralyt-4 (VEB Junkalor Dessau, Германия), позволяющая измерять в течение длительного времени процесс газообмена при минимальном нарушении естественных условий жизнедеятельности растения.

Сигнал с газоанализатора регистрировался каждые 48 с электронным потенциометром КСП-04. Объемная скорость воздуха через ассимиляционную камеру - около 80 л/ч, поступающего в газоанализатор - 40 л/ч. Примерно 1 раз в час в течение 3-5 мин осуществлялся контроль нуля, когда в измерительную кювету и кювету сравнения газоанализатора подавался один и тот же воздух из пространства у ассимиляционной камеры. Расчет интенсивности газообмена производили по формуле $R = \Delta[CO_2] \cdot \rho \cdot V/S$, где $\Delta[CO_2]$ – изменение концентрации СО₂, ρ – плотность углекислого газа (при нормальных условиях = 1,977 г/л), V - скорость прокачки воздуха в газометрической системе, S – площадь листьев в ассимиляционной камере. Точность измерений составляла около 12 %. Микрометеорологические исследования у объектов проводили по стандартным методикам.

Кроме этого, в августе – сентябре 2007 г. осуществлялись исследования CO_2 -газообмена на однолетних сеянцах с помощью переносного газоанализатора LI 6200 (фирма Li-Cor, USA). Температура листа и воздуха, фотосинтетически активная радиация (ФАР) и другие параметры измерялись датчиками Li-Cor. Погрешность измерений CO_2 -газообмена при стабильной освещенности (при отсутствии облаков) не превышала 2 %. К началу эксперимента четырехлетние деревья имели высоту 1,5 м, однолетние – 0,5 м.

Результаты и обсуждение

Данные наших экспериментов на однолетних сеянцах позволили получить численные коэффициенты нелинейных регрессионных уравнений взаимосвязей (моделей) скорости неттофотосинтеза (в дальнейшем «нетто» опущено) с освещенностью и температурой, учитывая действие и взаимодействие света и температуры.

 $\begin{array}{lll} P_{n}=b_{_{0}}+b_{_{1}}I+b_{_{2}}T+b_{_{3}}IT+b_{_{4}}I^{2}+b_{_{5}}T^{2},\\ \text{где} & P_{n}&-\text{ нетто-фотосинтез, мкмоль·м·²·c·¹;}\\ I&-\Phi AP, мкмоль·м·²·c·¹; T&-\text{ температура, °C;}\\ b_{_{0}}-b_{_{5}}&-\text{ численные коэффициенты.} \end{array}$

Расчеты проводились для простейшего случая, когда $\mathrm{CO_2}$ -газообмен является функцией отклика на интенсивность солнечной радиации и температуры воздуха. Поверхности функции отклика $\mathrm{P_n}$, построенные в координатах XYZ, и 10 проекций срезов этой поверхности плоскостями, перпендикулярными оси Z (рис. 1), позволяют для каждой допустимой комбинации радиации и температуры (I, T) получить соответствующую этому сочетанию факторов скорость фотосинтеза. Наибольший интерес представляет последний срез, выше которого располагается примерно 10 % наблюдений. В эту область, ограниченную линией проекции сре-

за, называемую зоной оптимума [Larcher, 1995; Дроздов, Курец, 2003], попадают точки, имеющие значения более 90 % от максимального фотосинтеза.

Анализ рассчитанных уравнений позволил определить условия и уровни потенциальных максимумов и границы областей оптимумов фотосинтеза б. карельской и б. повислой. Температура воздуха изменялась днем в момент измерений в сентябре в пределах 9—15 °С, но ночные температуры часто были близки к нулю, и происходила акклимация процесса ${\rm CO_2}$ -газообмена к пониженным температурам. Нужно отметить, что массовое пожелтение листьев у взрослых берез началось в начале сентября, а листопад — 20—22 сентября. Большая часть листьев второго поколения исследуемых саженцев сохраняла высокую фото-

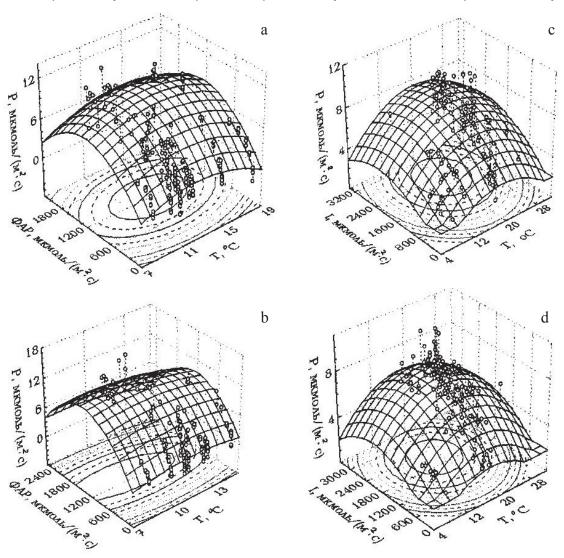


Рис. 1. Поверхность квадратичной функции P(I,T) и контуры срезов на плоскости температура воздуха (T) – освещенность (I). Контур верхнего среза показывает свето-температурные условия потенциальных максимумов и границ оптимумов фотосинтеза (P): a, b – измерения на листьях березы повислой и карельской березы соответственно с 15 августа по 26 сентября 2007 г., c, d – измерения на побегах березы повислой и карельской березы соответственно с 13 июля по 31 августа 2007 г.

синтетическую активность до конца сентября. Практически все листья исследуемых однолетних сеянцев находились до 20 сентября в прекрасном состоянии. Часть листьев активно поглощали ${\rm CO_2}$ вплоть до сильных заморозков в середине октября.

Рассчитанный по модели потенциальный максимум фотосинтеза у однолетних саженцев б. повислой достигался при температуре около 13 °C и ФАР 1200 мкмоль·м-²·с-¹, у б. карельской – 10 °C и 1400 мкмоль·м-²·с-¹ (рис. 1, а, b). Б. повислая имеет область оптимума по ФАР 800-1650 мкмоль·м-²·с-¹, б. карельская – 900-1800 мкмоль·м-²·с-¹. Для б. повислой оптимальные температуры лежат в области 9,5-17 °C. У б. карельской нижняя граница температурного оптимума находится в пределах 5-6 °C, а верхняя граница – около 14 °C.

Таким образом, у б. карельской область температурного оптимума незначительно шире, чем у б. повислой, но сдвинута в область более низких температур, что совпадает с модельными расчетами, полученными методом многофакторного планируемого эксперимента [Дроздов и др., 1995]. С оптимумами по ФАР ситуация несколько иная. В нашем эксперименте в естественных условиях границы оптимума по ФАР у б. карельской сдвинуты в область более высоких значений, а величины диапазона примерно одинаковы. В целом полученные данные подтверждают наши выводы, сделанные из анализа световых кривых, о повышенном светолюбии сеянцев карельской березы по сравнению с сеянцами березы повислой [Болондинский, Виликайнен, 1987]. Светового насыщения фотосинтеза у б. карельской иногда не наблюдалось и при значениях ФАР, максимальных в наших условиях, - 2200-2300 мкмоль⋅м-2⋅с-1. Потенциальный максимум фотосинтеза у б. карельской практически такой же, как у б. повислой, хотя в цитируемой работе указано их существенное различие - более чем в 4 раза (9,8 и 2,7 мг CO₂·дм⁻²·ч⁻¹ для б. повислой и б. карельской соответственно). В нашем эксперименте при освещенности, близкой к насыщающей ($600 < \Phi AP < 2100$ мкмоль·м⁻²·с⁻¹), зафиксированные максимальные значения фотосинтеза составляли соответственно 17,3 и 16,0 мкмоль·м $^{-2}$ ·с $^{-1}$ у б. повислой и б. карельской, а средние – 8,9 и 9,1 мкмоль⋅м-2⋅с-1. Последние различия незначимы по критерию Стьюдента как при 5%-м, так и при 10%-м уровне значимости.

Расчеты, подобные описанным выше, были проведены также по данным измерения СО₂-газообмена у веток березы с помощью установки на базе газоанализатора Инфралит-4. Полиэтиленовая камера надевалась на побег

на несколько часов и сразу же снималась после отключения идущего через нее потока воздуха на измерительную систему. На ветке б. карельской росло 4 листа общей площадью 118,8 см², на б. повислой – 5 листьев площадью 170,6 см². Ввиду того что в камере происходило взаимозатенение листьев, фотосинтез был на 10–20 % снижен по сравнению с фотосинтезом отдельных, перпендикулярно ориентированных на солнце листьев в камере Лайкора.

Для построения модели был выбран период измерений с середины июля до конца августа. Сентябрьский период не включался, так как процесс старения приводил к уменьшению фотосинтетической активности листьев. Области оптимума фотосинтеза - проекция последнего среза на плоскость І – Т – представлены овальными линиями, близкими к эллипсу (рис. 1, c, d). Формы световых кривых фотосинтеза изменяются с ростом температуры и температурных кривых - при изменении облученности. Небольшой загиб световых кривых в области высоких значений солнечной радиации можно объяснить тем, что данные значения соответствуют полуденным часам, когда наблюдалась депрессия фотосинтеза. У б. карельской она была более ярко выражена, особенно при температуре воздуха 25-28 °C.

Зоны температурного оптимума у б. карельской и б. повислой составляли соответственно 13–24,5 и 14–27 °С. Как верхняя, так и нижняя граница оптимального интервала у б. карельской несколько ниже, чем у б. повислой. Нижняя граница светового оптимума у двух пород практически одинакова – 1350 мкмоль·м·²·с·¹, а верхняя – выше у б. повислой – 3300 мкмоль·м·²·с·¹ (у б. карельской – 2850 мкмоль·м·²·с·¹). Расчеты сделаны для величин интегральной солнечной радиации. При пересчете в ФАР получим: нижняя граница светового оптимума – 740 мкмоль·м·²·с·¹, а верхняя – 1570 и 1820 мкмоль·м·²·с·¹ у б. карельской и б. повислой соответственно.

Сравнение этих величин с диапазонами оптимумов однолетних сеянцев показало, что у последних границы температурного оптимума сдвинуты в область более низких температур. Такое изменение может иметь место, когда происходит акклимация фотосинтетического аппарата к изменяющимся внешним условиям среды [Künstle, Mitcherlih, 1975]. Наши исследования зависимости фотосинтеза от внешних факторов среды, проведенные на сосне обыкновенной в течение нескольких периодов вегетации, также наглядно демонстрировали смещение границ температурных и световых оптимумов по мере потепления в весенний период и при похолодании осенью [Болондинский,

Кайбияйнен, 2003]. Измерение фотосинтеза на ветвях четырехлетних саженцев происходило в теплый летний период, тогда как у однолетних сеянцев – в сентябре при более низких температурах. Однако у тех и других нижние границы оптимумов б. карельской имеют меньшие значения, чем у б. повислой.

Верхняя граница светового оптимума у б. карельской для однолетних сеянцев выше, чем у б. повислой, а для четырехлетних саженцев – наоборот. Этот факт находится в соответствии с тем, что при высоких значениях ФАР фотосинтез у однолетних сеянцев б. карельской выше, чем у б. повислой, а для четырехлетних саженцев – ситуация обратная. Нужно отметить, что разница в значениях, особенно в нижних границах оптимумов, не такая уж существенная, и для того чтобы говорить о какой-то четкой закономерности, требуются дополнительные исследования.

Третий основной фактор внешней среды – влажность воздуха – также может оказывать влияние на процесс фотосинтеза. Относительная влажность воздуха (Н), представляющая отношение упругости водяного пара (Е) к насыщающей упругости водяного пара над водой (E_w) при данной температуре (Т), выраженное в процентах или дробях, по ряду причин не совсем удобный показатель при моделировании [Бихеле и др., 1980]. Чаще используется дефицит давления водяного пара в воздухе (D) [Цельникер и др., 1998]:

$$D = E_w - E = E_w (1 - H/100).$$

Е, мы рассчитывали, используя Т и Н по эмпирической формуле, приведенной «Психрометрических таблицах» [1972]. Размерность D в единицах давления позволяет «привязать» его к общей системе уравнений, описывающей водные отношения в дереве. Недостаток дефицита насыщения водяного пара в абсолютных единицах характеризует атмосферную засуху и в зависимости от температуры при одинаковом значении Н может различаться более чем в два раза. Для аппроксимации зависимости потенциального фотосинтеза от дефицита давления водяного пара в воздухе P(D) мы использовали функцию, приводимую в работе Ю. Л. Цельникер и др. [1998], и вычисляли зависимость СО₂-газообмена от D по формуле:

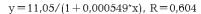
$$P = a_1/(1 + a_2 \cdot D)$$
, где $a_1 = P_{D=0} = P_{max}$, a_2 – параметр, имеющий размерность $1/\Pi a$.

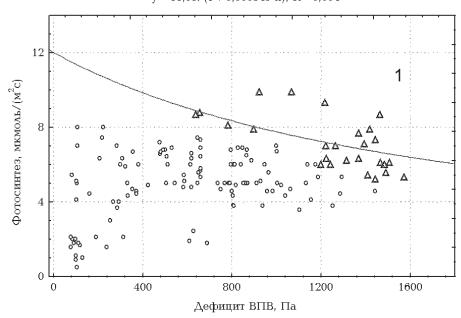
Для б. карельской уравнение, рассчитанное методом нелинейного регрессионного анализа, имеет вид: $P = 11,05/(1+0,000549\cdot D)$, для б. повислой: $P = 10,95/(1+0,000231\cdot D)$.

Рассчитанные кривые удовлетворительно описывают зависимость потенциально-

го фотосинтеза от D (рис. 2). Коэффициенты детерминации (r2) при использовании гиперболической зависимости невысоки, однако применение для аппроксимации других зависимостей не дает кардинально лучшего результата. Обычно низкие значения дефицита влажности воздуха характерны для ночных часов, когда СО₂-газообмен отрицательный. В ясное утро утренний максимум фотосинтеза достигался через 5-10 мин после попадания солнечных лучей на лист. При этом относительная влажность воздуха еще близка к 100 % и значения D очень малы. Поскольку в ранние утренние часы измерения не проводились, при малых значениях D на график попадают только точки, снятые в дневное время в дождливую пасмурную погоду при высокой относительной влажности воздуха. Значения фотосинтеза, измеренные ближе к полудню при D в интервале 100-1000 Па, обычно меньше, чем величины утренних максимумов при низких значениях D. Именно наличие в реальности высоких значений фотосинтеза при низких величинах дефицита водяного пара в воздухе побудило нас искать зависимость этих двух переменных в виде гиперболической модели.

Значения фотосинтеза, близкие к оптимальным, определены у б. карельской в интервале 70-1500 Па, у б. повислой - 80-1900 Па. У б. карельской снижение фотосинтеза с ростом дефицита водяного пара в воздухе более значительное, чем у б. повислой. В атмосферную засуху в середине августа (2000 Па) значения фотосинтеза уменьшились почти в два раза, в то время как у б. повислой - на 20-25 % (рис. 2). У б. карельской коэффициент а, выше, чем у б. повислой, т. е. модельная кривая имеет большую крутизну. Описанные эффекты, вероятно, являются следствием того, что при значениях D начиная с 1400-1500 Па у б. карельской в большей мере начинает сказываться устьичное ограничение фотосинтеза. У б. повислой в интервале 1400-1800 Па это тоже имеет место, но эффект выражен гораздо слабее. Таким образом, б. карельская более чувствительна к обезвоживанию и стремится уменьшить потери влаги, ограничивая транспирацию и, как следствие, фотосинтез во время атмосферной засухи. За исключением этих редких периодов с высоким дефицитом водяного пара в воздухе, реакция СО -газообмена на влажность воздуха у б. повислой и б. карельской примерно одинаковая. Это в какой-то мере подтверждает факт близких значений оводненности листьев исследуемых пород в летний период [Николаева, 2004].





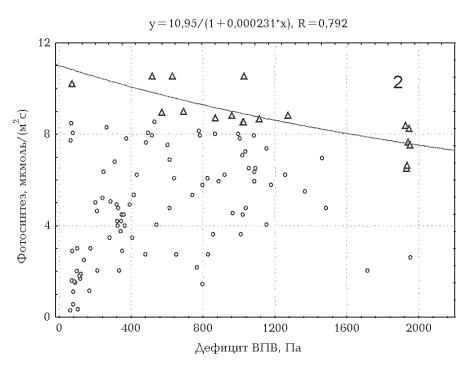


Рис. 2. Моделирование экологической зависимости фотосинтеза карельской березы (1) и березы повислой (2) от дефицита водяного пара в воздухе (ВПВ). Точки для расчета кривой (Δ) отбирались из всего множества значений по критерию попадания в интервал 10 % P_{max} вдоль верхней границы диаграммы рассеяния. 15.07–31.08.2007

Выводы

Эксперименты, проведенные на сеянцах и саженцах березы, показали, что отображение функции отклика фотосинтеза на температуру и освещенность в трехмерной системе координат имеет форму выпуклой поверхности с максимумом в верхней точке. Проведенная ме-

тодом математического моделирования оценка температурных и световых оптимумов фотосинтеза показала, что у сеянцев карельской березы максимальные величины процесса реализуются при более низких температурах, чем у березы повислой. Этот вывод справедлив и для четырехлетних деревьев. Верхняя грани-

ца зоны светового оптимума выше у саженцев березы повислой, т. е. карельская береза лучше переносит небольшое затенение, чем береза повислая, что подтверждается практикой ее выращивания. Этот факт тесно связан с ограничениями водного режима, которые испытывает карельская береза из-за свилеватости древесных волокон и особенностей метаболизма. При высоком дефиците водяного пара в воздухе на ярком солнце происходит уменьшение устьичной проводимости и, как следствие, снижение фотосинтеза. На протяжении сезона наблюдалось смещение как свето-температурных условий внешней среды, обеспечивающих потенциальный максимум нетто-фотосинтеза, так и границ зон световых и температурных оптимумов, отражающее акклимацию фотосинтетического аппарата к изменяющимся факторам среды. Полученные данные свидетельствуют о том, что несмотря на внутривидовую общность между двумя породами, в процессе поглощения углекислоты проявляются различия в адаптивной стратегии, позволяющие карельской березе существовать в условиях слабой затененности и, возможно, лучше переносить засушливые периоды.

Литература

Бихеле З. Н., Молдау Х. А., Росс Ю. К. Математическое моделирование транспирации и фотосинтеза растений при недостатке почвенной влаги. Л.: Гидрометеоиздат, 1980. 223 с.

Болондинский В. К., Виликайнен Л. М. Фотосинтез сосны обыкновенной в различных типах леса // Экофизиологические исследования древесных растений. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1987. С. 77–85.

Дроздов С. Н., Курец В. К. Некоторые аспекты экологической физиологии растений. Петрозаводск: ПетрГУ, 2003. 172 с.

Дроздов С. Н., Попов Э. Г., Курец В. К. и др. Влияние света и температуры на нетто-фотосинтез и дыхание Betula pendula var. pendula и Betula pendula var. carelica (Betulaceae) // Ботан. журн. 1995. Т. 80, № 3. С. 60-64.

Молчанов А. Г. Экофизиологическое изучение продуктивности древостоев. М.: Наука, 1983. 135 с.

Николаева Н. Н. Формирование листового аппарата у форм березы повислой (Betula pendula Roth.) с

разной текстурой древесины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2004. 25 с.

Новицкая Л. Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Verso, 2008. 143 с.

Психрометрические таблицы / Составители: Д. П. Беспалов, В. Н. Козлов, Л. Т. Матвеев. Л.: Гидрометеоиздат, 1972. 234 с.

Цельникер Ю. Л., Малкина И. С., Корзухин М. Д. Применение обобщенной модели Рабиновича для анализа зависимости фотосинтеза ели от света, температуры и влажности воздуха // Физиология растений. 1998. Т. 45, № 4. С. 601-613.

Künstle E., Mitscherlich G. Photosynthese, Transpiration und Atmung in einem Mischbestand im Schwarzwald. I. Photosynthese // Allg. Forst- u. J.-Ztg. 1975. Bd. 146. S. 45–63.

Larcher W. Physiological plant ecology. 3rd Edn. Berlin: Springer-Verlag, 1995. 506 p.

Matyssek R., Gunthardtgoerg M. S., Keller T., Scheidegger C. Impairment of gas-exchange and structure in birch leaves (Betula pendula) caused by low ozone concentrations // Trees – Structure and Function. 1991. Vol. 5, N 1. P. 5–13.

Mortensen L. M. Effects of carbon-dioxide concentration on assimilate partitioning, photosynthesis and transpiration of *Betula pendula* Roth. and *Picea abies* (I) Karst. seedlings at 2 temperatures // Acta Agr. Scand. B-S P. 1994. Vol. 44, N 3. P. 164–169.

Ovaska J., Ruuska S., Rintamaki E., Vapaavuori E. Combined effects of partial defoliation and nutrient availability on cloned *Betula pendula* saplings. 2. Changes in net photosynthesis and related biochemical-properties // J. Exp. Bot. 1993. Vol. 44, N 265. P. 1395–1402.

Ranney T. G., Bir R. E., Skroch W. A. Comparative drought resistance among 6 species of birch (Betula) – influence of mild water-stress on water relations and leaf gas-exchange // Tree Physiol. 1991. Vol. 8, N 4. P. 351–360.

Valjakka M., Luomala E. M., Kangasjarvi J., Vapaavuori E. Expression of photosynthesis- and senescence-related genes during leaf development and senescence in silver birch (*Betula pendula*) seedlings // Physiologia Plantarum. 1999. Vol. 106, N 3. P. 302–310.

Wang J. R., Hawkins C. D. B., Letchford T. Photosynthesis, water and nitrogen use efficiencies of four paper birch (*Betula papyrifera*) populations grown under different soil moisture and nutrient regimes // Forest Ecol. Manag. 1998. Vol. 112, N 3. P. 233–244.

Wang T. L., Tigerstedt P. M. A., Viherä-Aarnio A. Photosynthesis and canopy characteristics in genetically defined families of silver birch (*Betula pendula*) // Tree Physiol. 1995. Vol. 15, N 10. P. 665–671.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Болондинский Виктор Константинович

научный сотрудник, к. б. н. Институт леса Карельского научного центра РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910

эл. почта: bolond@krc.karelia.ru

тел.: (8142) 768160

Bolondinskii, Viktor

Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: bolond@krc.karelia.ru

tel.: (8142) 768160

УДК 631.873: 631.467.2: 631.524.84

ВЛИЯНИЕ САПРОПЕЛЯ НА ФАУНУ ПОЧВЕННЫХ НЕМАТОД И ПРОДУКТИВНОСТЬ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР

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

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Проведена оценка влияния сапропелей, добытых из озер Карелии с разной степенью загрязнения, на фауну почвенных нематод, рост, развитие и продуктивность сельскохозяйственных культур (картофель и многолетние травы). Установлено, что сапропель из загрязненного водоема, содержащий большие количества свинца, кобальта, марганца, вызывал увеличение численности паразитических нематод, в частности специализированного паразита картофеля *Globodera rostochiensis* Woll. Однократное внесение сапропеля способствовало увеличению веса ботвы и подземной массы растений, количества и веса клубней. На следующий год эксперимента такого эффекта не наблюдалось. В варианте с загрязненным сапропелем эти показатели были ниже контроля. Результаты исследования показывают, что использование озерного сапропеля как биоудобрения требует четкого определения степени возможного риска для почвенных организмов и продуктивности сельскохозяйственных культур. Работа такого плана проведена впервые и обладает элементом новизны.

Ключевые слова: биоудобрения, почвенные и фитопаразитические нематоды, эколого-трофические группы, загрязнение тяжелыми металлами.

L. I. Gruzdeva, E. M. Matveeva, T. E. Kovalenko, A. A. Suschuk. EVALUATION OF SAPROPEL INFLUENCE ON SOIL NEMATODE FAUNA AND CROP PRODUCTIVITY

Evaluation of sapropel from lakes in Karelia and its influence on soil nematode fauna and crop growth and production (potato and perennial grass) was made. It was established that sapropel contained large amounts of *Pb, Co, Mn* led to the increasing in the number of parasitic nematodes, particularly specialized potato pest, cyst-forming nematode *Globodera rostochiensis* Woll. The first inputting of sapropel stimulated crop growth and productivity; in the second year in variant with contaminated sapropel values of these parameters were less than in control. Results showed that the using of sapropel as biofertilizer needs to define the possible risks of its application for soil biota and crops. Such kind of research has been first made and possesses novelty.

Key words: biofertilizers, soil and phytoparasitic nematodes, eco-trophic groups, heavy metal pollution.

Сапропели – отложения пресноводных водоемов юго-восточной части Фенноскандинавского щита, состоящие из органического вещества и минеральных примесей, формирующиеся в результате биохимических,

микробиологических и физико-химических процессов из остатков растительных и животных организмов. Озерные сапропели как сложные органо-минеральные вещества представляют значительный интерес для

использования в сельском хозяйстве. частности для повышения плодородия почв урожайности возделываемых культур. Они находят применение в агрономии как органо-минеральные удобрения и компонент компостов, физико-химические мелиоранты почв, в животноводстве - как кормовые биологические добавки, в биохимической промышленности - для получения незаменимых аминокислот промышленным способом. Сапропель считается природным экологически чистым удобрением. В состав входят основные элементы питания растений, микроэлементы, биологически активные вещества, образованные в процессе многолетнего накопления и преобразования В отложений. зависимости содержания органического вещества, соотношения органической и минеральной частей сапропели делятся на три класса: органический, органо-минеральный и минеральный [Попов, 1980]. Подробная эколого-агрохозяйственная классификация озерных донных отложений дана в работе Синькевича и Успенской [1988]. Авторы подчеркивают, что при оценке направлений хозяйственного использования сапропелей необходимо знать их генезис, литолого-петрографические, геохимические и биологические особенности формирования органической и минеральной составляющей донных отложений. Без этих сведений возрастает риск неправильного их использования, что приведет к обратному эффекту: внесение сапропеля не только не обеспечит прибавки урожая растений, но ухудшит агрохимические показатели почв.

Эколого-агрохозяйственная ция применима к естественным, природным сапропелям, не затронутым антропоген-В ным воздействием. настоящее время накапливание жидких отходов (смыв питательных элементов и стоков от сельскохозяйственных и промышленных предприятий) в водоемах приводит к тому, что озера становятся резервуарами загрязняющих веществ как из естественных, так и из антропогенных источников. Токсичность сапропеля будет зависеть от концентрации, типа поллютанта и экологических условий водоема. Риск использования сапропеля связан токсичностью связанных в нем химических и биологических загрязнителей, в первую очередь тяжелых металлов, которые попадают в почву, воду и, следовательно, в трофические цепи.

В последние годы в Карелии активно пропагандируется внесение сапропеля в качестве природного удобрения на частных

участках. Однако нет сведений о его влиянии на почвенные организмы, играющие важную роль в создании почвенного плодородия, а следовательно, и на продуктивность выращиваемых культур. Настоящая работа носит приоритетный характер, так как проводится впервые на Северо-Западе России.

Задачей данного исследования является оценка влияния сапропелей, добытых из озер с разной степенью загрязнения, на фауну почвенных нематод и на рост, развитие и продуктивность сельскохозяйственных культур (многолетних трав и картофеля).

Материалы и методы

Опыт проводился на территории Агробиологический станции Института биологии Карельского научного центра РАН (ИБ КарНЦ РАН) на двух культурах: тимофеевка луговая Phleum pratense и картофель сорта Невский – в 2004-2006 гг. Почва торфяная. Сапропель добывался на двух озерах: Шапшезеро и Логмозеро. Шапшезеро расположено в 30 км к западу от г. Петрозаводска. Сапропель отбирали на середине озера в 100 м от берега. Толщина слоя ила составляла около 6 м. Согласно классификации Синькевича и Успенской [1988] типичный сапропель из Шапшезера классифицируется как органический слабозольный среднегумифицированный слабокислый обеспеченный фосфором (чистый сапропель). Логмозеро, расположенное в окрестностях г. Петрозаводска, соединяется с Петрозаводской губой Онежского озера, загрязнено отходами лесопильно-мебельного комбината и нефтепродуктами. Сапропель содержал много древесно-опилочных отходов, продукты окорки деревьев, имел неприятный запах (загрязненный сапропель).

Химический анализ почвы опытного участка и сапропелей на содержание тяжелых металлов проведен методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии в Аналитической лаборатории Института леса Карельского научного центра РАН. Результаты представлены в табл. 1.

Сапропель вносили перед посевом многолетних трав из расчета 1000 г/м² в виде водного раствора или перед посадкой клубней картофеля из расчета 500 г в каждую лунку. Варианты опыта: 1 – контроль без сапропеля; 2 – внесение «чистого» сапропеля из оз. Шапшезеро; 3 – внесение «загрязненного» сапропеля из оз. Логмозеро. Повторность десятикратная.

Отбор почвенных проб производили в июне 2004 г. перед закладкой опыта для определения исходной фауны нематод, а затем еще дважды (в июле, сентябре). В 2005 г. почвенные пробы

Таблица 1. Содержание тяжелых металлов в почве опытного участка и сапропелях

Panisaut agusta	ъЦ		Содержание элементов, мг/кг							
Вариант опыта	pН	Fe	Mn	Ni	Cr	Co	Zn	Cu	Pb	Cd
Исходная почва	5,3	5160	115	7,8	1,0	3,7	39	60,3	7,5	1,15
Сапропель «чистый»	5,6	4891	212	11,3	1,1	4,4	38	52,5	1,1	0,29
Сапропель «загрязненный»	5.5	5806	856	11.8	1.8	8.4	38	47.4	21.8	< 0.02

отбирали в июне перед вторым внесением сапропеля, посевом трав и посадкой клубней и в сентябре после укоса трав и уборки урожая картофеля.

Нематод выделяли из навесок почвы в 30 г по методу Бермана в пятикратной повторности. Экспозиция 48 ч, фиксация ТАФом (триэтаноламин: формалин: вода в соотношении 2:7:91). Систематическую принадлежность нематод (не менее 100 особей) определяли на временных глицериновых препаратах. Экологотрофическую классификацию осуществляли по Yeates et al. [1993], выделяли 6 трофических групп нематод: бактериотрофы (Б), микотрофы (М), паразиты растений (Пр), нематоды, ассоциированные с растениями (Аср), политрофы (П), хищные нематоды (X).

В течение вегетационного периода проводили наблюдения за ростом и развитием культур. У тимофеевки луговой измеряли густоту посева и степень проникновения других растений, производили укос травы. На третий год исследования оценивали продуктивность многолетних трав в последействии внесения сапропеля. У картофеля измеряли высоту, количество стеблей, определяли вес надземной и подземной частей растений, количество и вес клубней.

Результаты и обсуждение

ОБЩАЯ ЧИСЛЕННОСТЬ ПОЧВЕННЫХ НЕМАТОД

В опыте с многолетними травами во всех вариантах были отмечены высокие показатели населенности почвы нематодами по сравнению с исходной фауной (табл. 2). Это происходило за счет возрастания плотности популяций нематод-бактериотрофов. Внесение загрязненного сапропеля более всего (в 1,5–2 раза) увеличивало общую численность почвенных нематод в оба года исследований.

В опыте с картофелем общая численность нематод была ниже, чем в исходной фауне (табл. 2), что типично для сообществ нематод под пропашными культурами. Добавка в почву чистого сапропеля способствовала поддержанию высокой численности нематод через месяц после его внесения. Загрязненный сапропель не оказывал влияния на общую численность нематод. К сентябрю плотность популяций нематод достоверно снижалась и не различалась между вариантами опыта, т. е. действие сапропеля нивелировалось.

Таблица 2. Влияние сапропелей на общую численность нематод (экз./100 г почвы) в опытах с многолетними травами (A) и картофелем (Б)

Populout	Сро	ки отбора проб							
Вариант опыта	Июнь (исходная фауна)	Июль	Сентябрь						
	,	Α							
2004 г.									
1	$736 \pm 44,4$	2670 ± 3781	_						
2	$736 \pm 44,4$	2904 ± 4861	_						
3	$736 \pm 44,4$	4057 ± 481 ^{1, 2}	_						
	20	05 г.							
1	1919 ± 735	_	1645 ± 150						
2	2432 ± 716	_	1773 ± 170						
3	3862 ± 697	_	1862 ± 408						
		Б							
	20	04 г.							
1	$736 \pm 44,4$	$436 \pm 42,3^{1}$	$312 \pm 34,5^{1}$						
2	$736 \pm 44,4$	$662 \pm 48,9^{2,3}$	282 ± 37,41						
3	$736 \pm 44,4$	435 ± 31,81	$304 \pm 29,7^{1}$						
2005 г.									
1	$378 \pm 88,8$	_	457 ± 35,3						
2	$379 \pm 35,7$	_	578 ± 52,9 ^{2,3}						
3	408 ± 80,1	_	426 ± 47,0						

Примечание. 1 – контроль, 2 – «чистый» и 3 – «загрязненный» сапропели. 1 – различия статистически значимы по отношению к исходной фауне; 2 – различия статистически значимы по отношению к контролю; 3 – различия статистически значимы между вариантами с сапропелями, P < 0.05.

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ФАУНЫ И ЭКОЛОГО-ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ПОЧВЕННЫХ НЕМАТОД

Исходная фауна нематод представлена 41 родом нематод, основу ее составляли представители 19 родов (рис. 1). Доминировали по численности роды Prodesmodora (24,3 %), Rhabditis (15,2 %), Pratylenchus (9,4 %), Prismatolaimus (6,4 %). Нематоды из 22 родов были малочисленны, составляя менее 1 % от общей численности. Основа фауны не изменялась в течение двух лет наблюдений, доминирующие роды варьировали в численности (рис. 2). В опыте с травами к доминантам добавился род Acrobeloides, численность которого достигала 63 % от общего количества нематод. Под воздействием сезонного фактора и внесения сапропеля из фауны исчезали представители родов нематод, составляющих менее 1 %. В целом наименьшее таксономическое разнообразие было отмечено в варианте с загрязненным сапропелем (25-29 таксонов против 38-43 таксонов в других вариантах опытов).

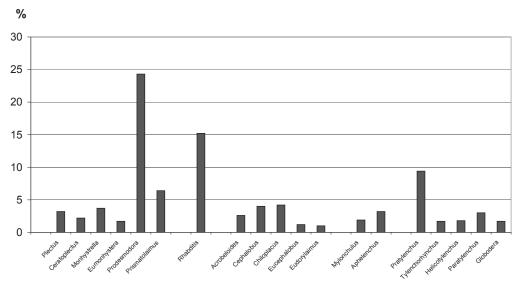
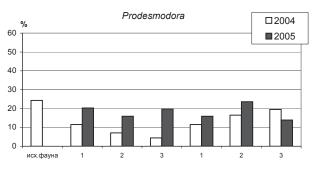
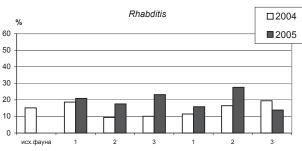


Рис. 1. Таксономический состав исходной фауны почвенных нематод, 2004 г.





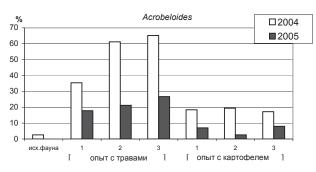


Рис. 2. Численность доминирующих родов почвенных нематод в экспериментах с картофелем и многолетними травами

Среди эколого-трофических групп в исходной фауне преобладали бактериотрофы, составляя 72,8 % от общего количества нематод. Субдоминантами выступали нематоды – паразиты растений – 17,9 % (табл. 3).

Таблица 3. Эколого-трофическая структура сообществ почвенных нематод в опытах с сапропелем, %

	Экс	олого-т	гифоа	еские	ппуат	Ы			
Вариант опыта	Эколого-трофические группы нематод								
	Б	М	пρ	Аср	П	Х			
	20	04 г.							
Вариант 1, июнь	72,8	4,9	17.0	0.6	1,0	2,8			
(исходная фауна)	12,0	4,9	17,9	0,6	1,0	2,0			
C	пыт с ка	артофе	лем						
июль	73,7	4,1	14,2	0,4	4,3	3,3			
сентябрь	84,5	5,4	8,1	0,2	0,2	1,6			
Вариант 2, июль	79,8	7,4	8,2	0,4	2,3	1,9			
сентябрь	76,8	3,6	16,5	0,4	0,8	1,9			
Вариант 3, июль	76,5	1,9	12,1	0,3	3,0	6,2			
сентябрь	78,6	2,4	14,4	0,7	0,9	3,0			
	Опыт с	траван	ии						
Вариант 1, июль	86,6	4,5	4,1	0	1,6	3,2			
Вариант 2, июль	90,6	2,2	2,9	0,2	1,3	2,8			
Вариант 3, июль	92,0	3,5	1,8	0,1	0,3	2,3			
	20	05 г.							
C	пыт с ка	артофе	лем						
Вариант 1, июнь	75,0	4,5	15,5	1,0	0,9	3,1			
сентябрь	75,4	7,6	14,5	0,7	0,8	1,0			
Вариант 2, июнь	76,7	3,3	16,0	1,1	0,6	2,3			
сентябрь	78,0	4,1	16,4	0,4	0,4	0,7			
Вариант 3, июнь	60,4	2,4	31,2	0,2	2,8	3,0			
сентябрь	80,3	4,8	13,0	0,4	0,6	0,9			
	Опыт с	траван	ии						
Вариант 1, июнь	91,1	2,3	4,1	0,1	1,6	0,8			
сентябрь	87,3	5,3	5,4	0,4	0,6	1,0			
Вариант 2, июнь	82,5	8,9	4,6	0,4	1,1	2,5			
сентябрь	90,4	6,9	1,1	0,6	0,8	0,2			
Вариант 3, июнь	96,1	2,3	0,7	0	0,3	0,6			
сентябрь	94,0	3,5	0,9	0,4	0,6	0,6			

Примечание. Вариант 1 – контроль, вариант 2 – «чистый» сапропель, вариант 3 – «загрязненный» сапропель. Б – бактериотрофы, М – микотрофы, Пр – паразиты растений, Аср – нематоды, ассоциированные с растением, П – политрофы, X – хищники.

Через месяц после посадки картофеля (июль) в фауне контрольного варианта попрежнему доминировали бактериотрофы, составляя 73,7 % от общей фауны. Это нематоды из родов Acrobeloides, Rhabditis, Prodesmodora.

На второй позиции были паразиты растений (14,2 %). Видовой состав фауны нематод в вариантах с внесением сапропеля мало отличался от контроля. Доминировали те же роды нематод, составляя от 11,5 до 19,5 % общего количества нематод. Среди трофических групп преобладали бактериотрофы, вторую позицию занимали паразитические виды. Однако проявились и некоторые отличия: в варианте с чистым сапропелем увеличилось количество микотрофов (в 1,8 раза) и снизилась численность паразитических нематод (в 1,7 раза) по сравнению с контролем. В варианте с загрязненным сапропелем отмечено увеличение (в 1,9 раза) численности хищных нематод (табл. 3).

Через месяц после посева многолетних трав во всех вариантах опыта полностью доминировали бактериотрофы, причем внесение сапропеля стимулировало рост их популяций. Паразитические нематоды имели низкую численность.

В сентябре после уборки урожая картофеля видовой состав фауны в контрольном и опытных вариантах изменился незначительно: доминировали представители родов *Rhabditis, Prodesmodora*; преобладающей по численности особей оставалась трофическая группа бактериотрофов, субдоминантом – паразиты растений.

Через год в опытах с травой и картофелем видовой состав фауны и эколого-трофическая структура сообществ нематод контрольного варианта не изменились по сравнению с 2004 г. в оба срока наблюдений. В опыте с картофелем сохранили доминирующие позиции те же роды нематод; преобладающей экологотрофической группой оставались бактериотрофы; вторую позицию по численности занимали паразиты растений. В опыте с многолетними травами доминировали бактериотрофы, субдоминантами выступали микотрофы, паразитические нематоды составляли 0,7–5,4 % от общей численности нематод (табл. 3).

Результаты показывают, что внесение сапропеля не изменяет таксономический состав фауны нематод. Однако проявляется его воздействие на эколого-трофические группы нематод: происходит увеличение плотности популяций нематод-бактериотрофов в опыте с многолетними травами и паразитических нематод в опыте с картофелем.

КОМПЛЕКС ФИТОПАРАЗИТИЧЕСКИХ НЕМАТОД И ЕГО ИЗМЕНЕНИЯ ПОД ВЛИЯНИЕМ САПРОПЕЛЯ

Среди паразитов растений в исходной фауне обнаружены представители 5 родов: *Pratylenchus* (доминант), *Paratylenchus*,

Tylenchorhynchus, Helicotylenchus, Globodera (рис. 3). Опыты с картофелем и многолетними травами отличались по вкладу этой трофической группы нематод в общую фауну (табл. 3) и численности родов в комплексе фитопаразитов.

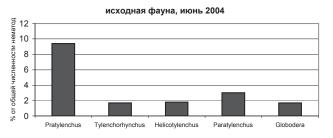






Рис. 3. Комплекс фитопаразитических нематод в опыте с картофелем (контроль без внесения сапропеля)

В июле 2004 г. в опыте с картофелем превалировали представители рода Globodera специфичного паразита картофеля. Посадка картофеля стимулировала процесс вылупления инвазионных личинок картофельной нематоды Globodera rostochiensis: их численность в контроле без сапропеля возросла с 1,7 % в июне до 5,8 % в июле (рис. 3). Внесение сапропеля имело разнонаправленное действие на картофельную нематоду: в варианте с чистым сапропелем численность личинок рода Globodera снизилась в 2 раза (0,9 %) по сравнению с исходной фауной, в варианте с загрязненным сапропелем она увеличилась в 3 раза (5,4%). Через год, как результат выращивания восприимчивого сорта, численность картофельной нематоды в начале вегетационного периода увеличилась в контроле до 10 %, в варианте с чистым сапропелем - до 11 %, в варианте с загрязненным сапропелем – до 24,5 % от общей фауны. В последнем случае увеличение численности

специфичного паразита картофеля отразилось на соотношении эколого-трофических групп сообществ нематод: количество нематод-паразитов растений увеличилось в 2 раза и составило 31,2 % против 15,5 % в контроле (табл. 3). Обобщая данные за 2 года, можно сделать вывод, что внесение загрязненного сапропеля имеет следствием увеличение численности паразитических нематод, в частности картофельной цистообразующей нематоды (рис. 4).

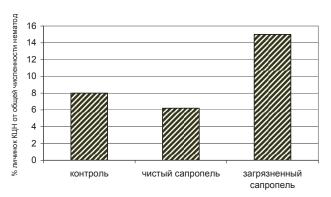


Рис. 4. Влияние сапропеля на численность картофельной цистообразующей нематоды (КЦН) в начале вегетационного периода

Представители родов *Pratylenchus* и *Helicotylenchus*, не являющихся специфичными паразитами картофеля, составляли в фауне контроля 2–4 % (рис. 3, июль 2004 г.). В сентябре численность нематод рода *Pratylenchus* в контроле возросла до 10 %, и комплекс фитопаразитов вернулся к исходному уровню (рис. 3). Добавка сапропелей не влияла на численность нематод этих родов в оба года исследований.

Таким образом, внесение сапропелей в почву под пропашные культуры существенно влияет на специфичного паразита картофеля – глободеру. Этот факт указывает, что садоводам и огородникам нужно проявлять осторожность при внесении на свои участки сапропелей неизвестного происхождения. Глободероз является очень опасным заболеванием картофеля, а возбудитель болезни – картофельная цистообразующая нематода – высоко приспособленным патогеном, от которого трудно избавиться. Потери урожая могут достигать 30–50 %.

В опыте с травами численность паразитических нематод была низкой и составляла 0,9–4,1 %; среди родов наибольшую численность (2,2%) имели представители рода *Pratylenchus. Globodera* составляла 0,3–1,7 %, что обусловлено отсутствием растения-хозяина. Через год личинки картофельной нематоды уже отсутствовали в почве.

ВЛИЯНИЕ САПРОПЕЛЯ НА РОСТ, РАЗВИТИЕ КАРТОФЕЛЯ И ПРОДУКТИВНОСТЬ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР

Установлено, что внесение сапропеля, как чистого, так и загрязненного, в первый год эксперимента способствовало увеличению веса ботвы и подземной массы растений картофеля, их продуктивности (табл. 4). Причем внесение загрязненного сапропеля в наибольшей степени стимулировало вес корней и столонов (данные достоверны по отношению к контролю и варианту с чистым сапропелем).

Таблица 4. Влияние сапропеля на растения картофеля

		Вариант опы	та
Учитываемые показатели	Контроль (без сапропеля)	Сапропель чистый	Сапропель загрязненный
	2004	4 г.	
Вес ботвы, г	96 ± 8,8	$119 \pm 7,7*$	128 ± 10*
Вес корней и			
столонов, г	$88 \pm 5,3$	101 ± 4,2*°	113 ± 4,2*°
Количество			
клубней, шт.	5 ± 0.6	6 ± 0.8	6 ± 0,8
Вес клубней, г	203 ± 21,3	$288 \pm 2,1*$	337 ± 26,2*
	200	5 г.	
Вес ботвы, г	$63 \pm 9,2$	$52 \pm 10,2$	34 ± 8,9*
Вес корней и			
столонов, г	$79 \pm 6,7$	$50 \pm 6,1*^{\circ}$	27,5 ± 8,2*°
Количество			
клубней, шт.	7 ± 0.6	$8 \pm 0.7^{\circ}$	6 ± 1,0°
Вес клубней, г	376 ± 31,9	$363 \pm 33,1^{\circ}$	265 ± 39,8*°

Примечание. *- различия статистически значимы по отношению к контролю; $^{\circ}$ - различия статистически значимы между вариантами с сапропелями, P < 0,05.

Во второй год исследования все морфометрические показатели растений картофеля в вариантах с сапропелем были ниже контрольных значений. В варианте с загрязненным сапропелем вес корней и столонов, количество и вес клубней были достоверно ниже, чем в варианте с чистым сапропелем (табл. 4).

В опыте с тимофеевкой наблюдалась такая же тенденция: стимуляции продуктивности растений после однократного внесения сапропеля и снижения укоса трав при повторном внесении загрязненного сапропеля (рис. 5).

Таким образом, настоящее исследование показало, что сапропель влияет не только на продуктивность растений, но и на почвенные организмы, которые участвуют в создании плодородия почвы (нематоды – бактериотрофы и нематоды – микотрофы) и определяют урожайность сельскохозяйственных культур (нематоды – паразиты растений). В зависимости от загрязненности побочными продуктами, в том числе и тяжелыми металлами, сапропели могут оказывать как положительное, так и отрица-

тельное влияние на продуктивность выращиваемых культур. При использовании сапропеля в качестве удобрения необходимо иметь информацию о чистоте водоема, из которого его добывают.

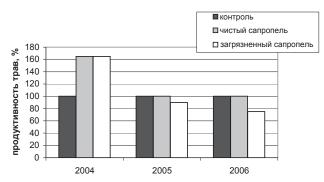


Рис. 5. Влияние сапропеля на продуктивность многолетних трав

Выводы

- 1. При внесении сапропеля в почву происходит изменение общей численности нематод.
- 2. При внесении чистого сапропеля фауна нематод в течение двухлетних наблюдений сохраняла стабильность по доминирующим видам и преобладающим трофическим группам в сообществах нематод.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Груздева Людмила Ивановна

ведущий научный сотрудник, к. б. н. Институт биологии Карельского научного центра РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910

эл. почта: gruzdeva@krc.karelia.ru

тел.: (8142) 762706

Матвеева Елизавета Михайловна

старший научный сотрудник, к. б. н. Институт биологии Карельского научного центра РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910

эл. почта: matveeva@krc.karelia.ru

тел.: (8142) 783622

Коваленко Татьяна Евгеньевна

вед. биолог

Институт биологии Карельского научного центра РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910

тел.: (8142) 769810

Сущук Анна Алексеевна

младший научный сотрудник

Институт биологии Карельского научного центра РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910

тел. (8142) 769810

- 3. Загрязнение сапропеля тяжелыми металлами определяет риск использования таких добавок в почву: снижается видовое разнообразие фауны и возрастает численность паразитических нематод.
- 4. Перед внесением сапропеля необходимо проверить, из какого водоема произведена его добыча, чтобы предотвратить загрязнение почвы. Внесение чистого сапропеля способствует увеличению продуктивности сельскохозяйственных культур.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга» (№ г.р. 01200955238).

Литература

Попов М. В. Классификация сапропелей // Применение торфа и продуктов его химической переработки в народном хозяйстве. Калинин, 1980. С. 40–43.

Синькевич Е. И., Успенская О. Н. Экологоагрохозяйственная классификация озерных донных сапропелей. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1988. С. 27–38.

Yeates G. W., Bongers T., de Goede R. G. M. et al. Feeding habits on soil nematode families and genera – An outline for soil ecologists // J. of Nematology. 1993. Vol. 25. P. 315–331.

Gruzdeva, Ludmila

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: gruzdeva@krc.karelia.ru

tel.: (8142) 762706

Matveeva, Elizaveta

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: matveeva@krc.karelia.ru

tel.: (8142) 783622

Kovalenko, Tatiana

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia tel.: (8142) 769810

Suschuk, Anna

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia tel.: (8142) 769810

УДК 581.08.132: [574.24: 581]

СИСТЕМНЫЙ ПОДХОД И МОДЕЛИРОВАНИЕ В ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

С. Н. Дроздов, Е. С. Холопцева, Э. Г. Попов, В. К. Курец

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Возрастание роли экологических показателей в характеристике генотипа, особенно в связи с возможными изменениями климата, требует их перевода из качественного описания в количественное. Последнее стало возможным благодаря развитию фитотроники и вычислительной техники, которые на базе системного подхода обеспечивают постановку и проведение многофакторных планируемых экспериментов. Результаты последних могут быть представлены в виде уравнений регрессии, связывающих «отклик» растения с переменными в опыте факторами. Учитывая, что нетто-фотосинтез чутко реагирует на условия среды, показатели ее факторов, обеспечивающие его оптимальные величины, можно рассматривать как экологическую характеристику экотипа (сорта) на конкретной фазе его развития.

Ключевые слова: методика, экологическая характеристика растений, системный подход, планируемый многофакторный эксперимент.

S. N. Drozdov, E. S. Kholoptseva, E. G. Popov, V. K. Kurets. THE SYSTEMS APPROACH AND MODELING IN ECOPHYSIOLOGICAL STUDIES

As the role of ecological parameters in genotype characterization is growing, particularly in connection with potential climate change, their qualitative description should be transformed into quantitative one. The latter became possible owing to development of phytotronics and computing machines, which enable multifactor planned experiments based on the systems approach. The results of such experiments can be represented in the form of regression equations establishing the relationship between the plant response and the factors used in the experiment as variables. Since net photosynthesis is highly sensitive to the ambient environment, the values of the factors at which net photosynthesis is optimal can be regarded as ecological characteristics of the ecotype (variety) at a specific phase of its development.

 ${\tt Keywords:}$ technique; ecological characteristics of plants; systems approach; planned multifactor experiment.

Биомасса растений, аккумулирующих энергию Солнца, является источником, основой земной жизни. Все многообразие естественной флоры каждой климатической ниши сформировалось из видов, наиболее приспособленных к обитанию в ней. Виды и сорта культурных посевов каждой зоны земледелия – результат деятельности селекционеров, ведущих поиск чисто опытным путем на заре селекции и опира-

ющихся на достижения биологии в настоящее время, с целью отбора форм, являющихся наиболее продуктивными, устойчивыми и отзывчивыми на агротехнику в климатических условиях каждой отдельно взятой зоны.

Вопрос о взаимоотношении растения со средой Н. И. Вавилов [1967] считал одним из главнейших в селекции. Растение функционирует в реальных условиях среды, поэтому каждый его

физиологический показатель является функцией комплекса внешних и внутренних факторов, а интенсивность и направленность процессов обмена вещества и энергии в нем определяется как его биологическими особенностями, так и всей совокупностью действующих на него условий среды. Вследствие взаимодействия факторов детальное изучение параметров каждой функции, определенных однофакторным методом, не означает понимания поведения растения в целом. Широко распространенные в физиологии аналитические методы исследования, в том числе молекулярно-биохимический подход, вскрывают состав и структуру объекта, но отобразить в полной мере влияние на него окружающей среды не могут [Пресман, 1997], так как биохимия его физиологических процессов зависит как от внутренних, так и от внешних причин.

Большинство объектов биологии, в том числе и растение, являются целостными системами, связанными не только внутренними элементами, но и внешними отношениями с окружающим их миром. Каждая биосистема проявляет новые целостные свойства, не сводящиеся к сумме свойств составляющих ее элементов. При попытке разделения целостной биологической системы на составляющие ее компоненты и изучения вкладов каждой из них отдельно из поля зрения ускользают эффекты взаимодействия всех ее элементов, так называемые эмерджентные свойства, возникающие лишь на достаточно высоком уровне организации и не существующие на элементарных уровнях [Кочергина, Драгавцев, 2008]. Поэтому при изучении любого биологического объекта необходимо пользоваться системным подходом, который позволяет понять, как организовано функционирование живого объекта, абстрагируясь от представлений о его составе.

Обычно реакцию растения на комплекс факторов среды изучают в географических или, определяя отдельные биохимические и физиологические показатели, в лабораторных опытах. При этом успех работы в поле зависит от климатических условий периода испытаний. Особенности погоды зачастую не способствуют выявлению потенциальных возможностей подопытных растений, что побуждает к разработке экспресс-методов лабораторной оценки отдельных биохимических или физиологических показателей, которые определяются преимущественно однофакторным методом. Последний часто считают единственно приемлемым для изучения влияния того или иного фактора на отдельные физиологические показатели, не принимая во внимание то обстоятельство, что при этом теряется эффект взаимосвязи факторов в их действии на исследуемый показатель [Хит, 1972].

Для растения как биологической системы первичной является ее организующая функция в отношении охватываемых ею взаимосвязанных элементов, свойства которых обусловлены вхождением в систему. Роль элементов в биосистеме не однозначна. В одних и тех же функциях могут участвовать разные элементы и, наоборот, одни и те же элементы могут осуществлять различные функции. Поэтому информативность названного молекулярного подхода возрастает и, главное, получает реальную достоверность при сочетании его с системными исследованиями.

Поскольку экологическая физиология [Вальтер, 1974] рассматривает растение как единый организм, находящийся в многофакторных условиях внешней среды, многочисленность физиологических процессов в нем диктует необходимость выполнения многопараметрических экофизиологических исследований на базе системного подхода. Его формированию применительно к изучению взаимосвязей растение - среда способствовало проникновение в биологию идей кибернетики. Однако статус особой и внутренне единой исследовательской идеологии системный подход завоевал только к концу XX в., что объясняется достигнутым к этому времени развитием фитотроники и вычислительной техники, обеспечивающим возможность его осуществления. Совместная обработка данных об изменениях условий среды и соответствующих им уровнях реакции растений позволяет получать математические модели, отражающие количественные вклады каждого фактора, а также сочетаний факторов в изучаемый процесс. Для обработки результатов опытов применяют традиционные методы математической статистики: корреляционный, регрессионный и дисперсионный анализы. Корреляционный анализ устанавливает значимость и оценивает степень закономерности наблюдаемых значений случайных величин в процессе опыта. Для выяснения точных количественных характеристик изменений случайных величин применяется регрессионный анализ, сочетающий методы наименьших квадратов (МНК) и статистической оценки параметров уравнения регрессии [Хартман и др., 1977]. При проведении опытов в поле приходится учитывать комплекс регулируемых и нерегулируемых условий. Поэтому Р. А. Фишер [1958] предложил оценивать результаты таких опытов дисперсионным методом - путем сравнения выборочных дисперсий.

Известно, что для получения статистически достоверных данных о связях среда - растение при естественном ходе факторов среды, чреватом экстремальными отклонениями, необходимо большое количество наблюдений. Поэтому понятно стремление исследователей к проведению системных исследований в лабораторных условиях, где создание необходимых уровней факторов внешней среды в настоящее время не представляет технических трудностей. При решении задач оптимизации процессов, интенсивность которых зависит от многих факторов, и осуществлении системного подхода к их изучению нашел применение метод планирования экспериментов [Максимов, 1980]. Эффективность метода определяется возможностью варьирования совокупностью факторов и возможностью учета влияния каждого из них во взаимодействии с остальными.

Одним из способов реализации такого подхода в экологической физиологии растений является постановка активных, поскольку проводится в искусственных условиях с взаимно независимым регулированием факторов среды, многофакторных, так как исследуется одновременно влияние группы факторов, планируемых - сочетания уровней напряженностей факторов выбираются по определенным планам - экспериментов (АМПЭ) [Курец, Попов, 1991]. Сдерживающим фактором в развитии этого направления в физиологии растений было отсутствие методик многофакторных экспериментов, позволяющих получать функциональные характеристики растений, выраженные в форме математических моделей интегральных биологических процессов в зависимости от исследуемых факторов среды для определения потенциальных, оптимальных и компенсаторных уровней исследуемых процессов и обеспечивающих их условий среды. Разработанные для этих целей и апробированные к настоящему времени многофакторные статистические модели взаимосвязей растение - среда [Курец, Попов, 1991], которые можно рассматривать как эколого-физиологические характеристики интегрального процесса, принятого при моделировании в качестве показателя «отклика» растения на комплекс условий среды, могут быть получены как в лабораторных экспериментах, так и в результате соответствующей обработки данных массовых измерений в естественных условиях.

Особое значение при разработке программы многофакторного планируемого эксперимента имеет выбор исследуемых показателей – «отклика», функция которого должна всесторон-

не отражать свойство объекта, определяться количественно, быть статистически эффективной, иметь физический смысл и легко вычисляться. Наиболее достоверные показатели реакции растения на условия среды - продуктивность, биологический урожай и доля репродуктивной массы в нем. Процесс формирования урожая достаточно длительный, растение при этом проходит ряд этапов онтогенеза, в каждом из которых его реакции на условия среды могут значительно различаться. Поэтому применение названных показателей весьма проблематично. Критериями, отражающими реакцию растения на условия среды в каждый период времени и его первичную продуктивность, служат нетто-фотосинтез и темновое дыхание, которые могут регистрироваться непрерывно и дистанционно, вне контакта с растением, с относительно высокой точностью через измерение СО газообмена.

Основываясь на априорных сведениях об изучаемом процессе, исследователь выбирает план оптимального расположения точек опытов - сочетаний уровней факторов в пределах их варьирования в пространстве, для того чтобы получить некоторое представление о поверхности отклика (реакции на совокупное действие факторов) объекта при минимальном, но достаточном для получения статистически достоверных результатов числе точек измерений. Однако радиус обследуемого пространства не должен выходить за пределы технических возможностей установки и биологических особенностей объекта – его зональной реакции на влияние интенсивности факторов внешней среды, что наиболее обстоятельно изучено на примере температурных воздействий [Дроздов, Курец, 2003].

Анализ литературных данных и проведенные исследования показали, что диапазон действующих в природе температур по влиянию на растения подразделяется на пять зон – фоновую и по две закаливающие и повреждающие в областях повышенных и пониженных их значений. Границы зон и потенциальная терморезистентность растений находятся под контролем генома и специфичны для генотипа, но изменяются в онтогенезе и под влиянием условий внешней среды.

Изменения температуры в пределах фоновой зоны не оказывают влияния на направленность метаболизма и терморезистентность растений и не имеют последействия. Колебания температуры в пределах фоновой зоны сопровождаются адекватными изменениями составляющих $\mathrm{CO_2}$ -газообмена, не проявляя последействия; уровень нетто-фотосинтеза при

прочих благоприятных условиях достигает 90 % от возможного максимума; дыхательный коэффициент, характеризующий эффективность затрат дыхательного материала, близок к единице.

Действие более низких или высоких, чем фоновой зоны, температур индуцирует изменение метаболизма растений и повышение их терморезистентности. Величина этих изменений и их последействие зависят от дозы воздействия и биологических особенностей генотипа. Эффект действия закаливающих температур возрастает по мере удаления от границы фоновой зоны, а по мере повышения устойчивости растений происходит расширение этой зоны.

Температуры зоны холодового закаливания повышают устойчивость тканей. Интенсивность СО - газообмена снижается, но дыхательный коэффициент повышается, сохраняется высокий уровень энергообеспеченности. Замедление окислительных процессов при температурах холодовой закалки компенсируется увеличением мембранной поверхности, на которой локализованы ферменты электронно-транспортной цепи, и в итоге длительных (несколько суток) экспозиций температур холодовой закалки интенсивность дыхания возрастает. Происходит перераспределение дыхательных затрат - снижается доля дыхания роста и возрастает адаптационная составляющая - дыхание поддержания.

Закаливание растений в тепловой зоне сопровождается увеличением содержания водорастворимых белков и расширением их изоэлектрической зоны, рН тканей смещается в сторону нейтральных значений. Повреждающие температуры вызывают нарушение метаболизма растений и в конечном итоге их гибель.

Закономерности реакции нетто-фотосинтеза и темнового дыхания на изменения условий среды существенно нелинейны. С большим приближением их отдельные участки (область оптимума, у компенсационных пунктов и т. п.) могут быть описаны квадратичными (параболическими) зависимостями, уравнениями регрессии второй степени. Такие зависимости могут быть получены по данным трехуровневых (предусматривающих варьирование факторов на трех уровнях) планов. При определении коэффициентов регрессии точность повышается с увеличением расстояния между точками измерений (разницы уровней факторов). Однако вследствие зональности действия факторов [Дроздов и др., 1984] расстояния между точками измерений не могут быть большими - все уровни плана желательно размещать в пределах одной зоны действия фактора. И, тем не менее, применение многофакторных планов с оперированием одновременно всеми факторами повышает точность измерений по сравнению с однофакторными опытами.

Уравнения регрессии, полученные в результате обработки данных многофакторных планируемых экспериментов, можно рассматривать как модели влияния ведущих факторов среды на растение. Математический (численный) анализ моделей позволяет определять величину и условия проявления максимума процесса, который является показателем реакции - «отклика» - растения (группы растений) на действие среды, пределы оптимальных уровней факторов [Лархер, 1978], исследовать взаимное и раздельное влияние факторов на изучаемый процесс, определить потенциальные возможности устойчивости растений к их отклонениям и друэколого-физиологические показатели. Все это позволяет рассматривать регрессионные модели зависимости реакции растений на условия среды, полученные в многофакторных планируемых экспериментах, как эколого-физиологические характеристики генотипа (сорта, популяции, вида).

Таким образом, математическое моделирование может быть использовано для оценки эффективности применения новых агротехнических приемов, режимов управления средой, а получение экологических характеристик генотипов (сортов) – в селекционной работе, интродукции растений и изучении биологического разнообразия растительного мира для прогноза возможного последствия изменений климата на границы распространения видов.

Литература

Вавилов Н. И. Центры происхождения культурных растений // Избранные произведения. Т. 1. Л., 1967. С. 88–202.

Вальтер Г. Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Т. 2. Леса умеренной зоны. М., 1974. 423 с.

Дроздов С. Н., Курец В. К., Титов А. В. Терморезистентность активно вегетирующих растений. Л.: Наука, 1984. 168 с.

Дроздов С. Н., Курец В. К. Некоторые аспекты экологической физиологии растений. Петрозаводск: ПетрГУ, 2003. 160 с.

Кочергина Н. В., Драгавцев В. А. Введение в теорию эколого-генетической организации полигенных признаков растений и теорию селекционных индексов. СПб.: АФИ, 2008. 87 с.

Курец В. К., Попов Э. Г. Статистическое моделирование системы связей растение – среда. Л.: Наука, 1991. 152 с.

Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. 184 с.

Максимов В. Н. Многофакторный эксперимент в биологии. М., 1980. 280.

Пресман А. С. Организация биосистемы и ее космические связи. М.: Геосинтез, 1997. 237 с.

 Φ ишер Р. А. Статистические методы для исследователей. М., 1958. 268 с.

Хартман К., Лецкий Э., Шефер В. Планирование эксперимента в исследованиях технологических процессов. М., 1977. 522 с.

Хит О. Фотосинтез: физиологические аспекты. М., 1972. 315 с.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Дроздов Станислав Николаевич

главный научный сотрудник, д. б. н., проф. Институт биологии Карельского научного центра РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910

эл. почта: drozdov@krc.karelia.ru

тел.: (8142) 769810

Холопцева Екатерина Станиславовна

старший научный сотрудник, к. б. н. Институт биологии Карельского научного центра РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910

эл. почта: holoptseva@krc.karelia.ru

тел.: (8142) 769810

Попов Эдуард Григорьевич

старший научный сотрудник, к. б. н. Институт биологии Карельского научного центра РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910

эл. почта: popov@krc.karelia.ru

тел.: (8142) 769810

Курец Владимир Константинович

главный научный сотрудник, д. б. н., проф. Институт биологии Карельского научного центра РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910

тел.: (81422) 769810

Drozdov, Stanislav

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: drozdov@krc.karelia.ru

tel.: (8142) 769810

Kholoptseva, Ekaterina

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: holoptseva@krc.karelia.ru

tel.: (8142) 769810

Popov, Eduard

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: popov@krc.karelia.ru

tel.: (8142) 769810

Kurets, Vladimir

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia tel.: (8142) 769810

УДК 631.433.3: 631.811.92

ИНТЕНСИВНОСТЬ ПРОДУЦИРОВАНИЯ СО₂ В ТОРФАХ НЕОСУШЕННОГО И ОСУШЕННОГО МЕЗООЛИГОТРОФНОГО БОЛОТА

Е. Н. ИККОНЕН

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Выполнена сравнительная оценка интенсивности продуцирования углекислого газа в торфах неосушенного и осушенного (период осушения 20 лет) участков мезоолиготрофного болота района южной Карелии. Для обоих участков определено пространственное распределение интенсивности продуцирования газа по профилю исследуемых почв до глубины 50 см. Работа выполнена в лабораторных условиях методом инкубирования образцов торфа в контролируемых условиях температуры и влажности почвы. Максимальное продуцирование углекислого газа отмечено на глубине 0-10 см, общая стабилизация процесса происходит на 15-ти см, и далее с глубиной интенсивность меняется незначительно. Показано влияние температуры, влажности и степени разложения торфа на процесс продуцирования CO_2 в торфяной почве.

К л ю ч е в ы е с л о в а : торф, продуцирование ${\rm CO}_2$, осушение болот, температура, влажность торфа.

E. N. Ikkonen. THE INTENSIVITY OF CO₂ PRODUCTION IN UNDISTURBED AND DRAINED PEAT OF A MESOOLIGOTROPHIC MIRE

We made a comparative study of the intensity of carbon dioxide production by *Sphagnum* peats of an undisturbed and a drained (20 years since drainage) sites of a mesooligotrophic mire in southern Karelia. The spatial distribution of the intensity of gas production at different depths down to 50 cm was determined in both sites. The study was done under laboratory conditions by incubating peat samples under controlled temperature and soil moisture. Maximal carbon dioxide production was detected at a depth of 0–10 cm. The process generally stabilized at the depth of 15 cm, without further significant changes in the intensity with depth. It is shown that the temperature, moisture and degree of peat decomposition influence the process of CO_2 production in peat soils.

Key words: peat, CO₂ production, drainage, temperature, peat moisture.

Введение

Эмиссия углекислого газа обусловлена несколькими процессами, протекающими в почве. К основным относят процессы газопереноса и генерирования газа. Генерирование CO_2 в почве происходит при дыхании корней растений и продуцировании газа в результате жизнедеятельности почвенных микроорга-

низмов. Интенсивность процесса продуцирования ${\rm CO_2}$ в почве зависит, в первую очередь, от разнообразия почвенных микроорганизмов, от их количественного и качественного состава.

При освоении торфяников эмиссия CO_2 из почвы увеличивается, что приводит к потерям углерода болотной экосистемой [Silvola, 1986; Саковец и др., 2000]. Ранее нами было

определено, что осушение в течение 10 лет безлесного мезоолиготрофного болотного участка района южной Карелии повысило интенсивность валового дыхания болотной экосистемы и эмиссию углекислого газа из торфяной залежи [Икконен и др., 2001]. На данный момент остается невыясненным вопрос, вызвано ли усиление эмиссии углекислого газа из почвы при осушении мезоолиготрофного болота повышением продуцирования СО2 за счет развития микробного компонента или оно связано с усилением объемов корневого дыхания при повышении продуктивности фитоценозов осушенного болота. Для ответа на поставленный вопрос было проведено исследование, целью которого являлась сравнительная оценка интенсивности продуцирования углекислого газа почвенными микроорганизмами в торфах неосушенного и осущенного участков мезоолиготрофного болота. В задачи работы входило исследование влияния температуры, влажности и степени разложения торфа на продуцирование СО, в торфяных почвах.

Объекты

Отбор образцов выполняли на неосушенном и осушенном участках открытого мезоолиготрофного кустарничково-пушицево-сфагнового болота района стационара «Киндасово» в южной Карелии (61°50′ с. ш.).

В микрорельефе исследуемого мезоолиготрофного болотного участка кочки занимают 15 % площади, равнинные участки – 85 %. В травяно-кустарничковом ярусе повышений доминируют Andromeda polifolia L., Eriophorum vaginatum L. На равнинных пространствах преобладают A. polifolia L., Carex pauciflora L., E. vaginatum L. В меньшем обилии присутствуют Betula nana L., C. rostrata L., Menyanthes trifoliata L. Сплошной моховой покров на повышениях образует Sphagnum balticum L. с небольшой примесью S. magellanicum L., Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwaegr., на равнинных местах - S. balticum L. с примесью S. magellanicum L., S. papillosum L. В 1983 г. часть изучаемого болотного участка была осушена каналами глубиной 1 м с межканальным расстоянием 40 м. Мощность торфяной залежи неосушенной части болотного участка составляет 2,2 м. Торфяная залежь подстилается ленточными глинами. Мощность торфяной залежи осушенного участка - 1,60 м, подстилающая порода - суглинок. Тип торфов, степень его разложения и плотность представлены в таблице.

Тип, степень разложения и плотность торфа

Глубина залега- ния, см	Тип торфа	Степень разложе- ния торфа, %	Плотность торфа, г∙см ⁻³
	А. Неосушенный участ	гок болота	
0-10	Сфагновый,	0–5	0,02
	мочажинный, верховой		
10-20	Сфагновый,	5–10	0,04
	мочажинный, верховой		
20-40	Сфагновый,	10–15	0,04
	мочажинный, верховой		
40-50	Сфагновый, переходный	15–20	0,05
	Б. Осушенный участо	рк болота	
0-10	Сфагновый,	10	0,04
	мочажинный, верховой		
10–40	Сфагновый,	10–15	0,05
	мочажинный, верховой		
40-50	Сфагновый, переходный	15–20	0,05

Методы

На неосушенном и осушенном участках болота специально разработанным пробоотборником вырезали по два торфяных монолита (D = 20 см, h = 50 см), не содержащих корневых систем растений. Монолиты транспортировали в лабораторию, где их разрезали на пятисантиметровые пласты и до начала эксперимента хранили при температуре +2 °C. В начале эксперимента из каждого пласта торфа вырезали, стараясь не нарушать почвенной структуры, 6-7 цилиндрических образцов объемом около 100 см³. Каждый образец был помещен в стеклянную цилиндрическую емкость так, чтобы только верхняя плоскость торфяного цилиндра имела прямой контакт с окружающей атмосферой. Для определения влияния влажности торфа на интенсивность продуцирования углекислого газа часть образцов каждого слоя была искусственно увлажнена дистиллированной водой. В течение всего эксперимента образцы торфа каждого слоя инкубировали при постоянной температуре из диапазона +2 ... +25 °C. Измерение интенсивности продуцирования газа проводили начиная с 3-го дня инкубации. Образец почвы в стеклянной емкости помещали в металлическую камеру, соединенную системой трубок с газоанализатором на СО, (DX6000, RMT Ltd, Россия). Камеру герметично закрывали крышкой со встроенным в нее вентилятором, необходимым для установки равномерной концентрации углекислого газа во всем объеме системы и быстрой подачи продуцируемого газа к измерительному устройству газоанализатора. Объем воздушного пространства в замкнутой системе «камера - соединительные трубки - газоанализатор» строго фиксировали. После помещения почвенного образца в камеру для измерения и полной герметизации системы одну минуту выделяли на выравнивание содержания CO_2 во всем воздушном объеме системы. Далее регистрировали изменение концентрации газа в течение трех минут с частотой два измерения в секунду. Интенсивность потока газа определяли по скорости увеличения концентрации CO_2 в замкнутом воздушном пространстве известного объема. Для каждого образца почвы измерения продуцирования в нем CO_2 выполняли в трехкратной повторности.

Для определения абсолютно сухого веса и весовой влажности использованные в эксперименте образцы торфа высушивали при температуре 104 °C.

Статистическая обработка результатов эксперимента была выполнена в пакете STAT-GRAPHICS *Plus*.

Результаты и обсуждение

Максимальные скорости продуцирования углекислого газа отмечены в верхних (0-10 см) слоях торфяной залежи (рис. 1) и достигали 1,58 \pm 0,26 и 0,97 \pm 0,17 мг CO₂·д⁻¹·г⁻¹ соответственно на неосушенном и осушенном участках болота. В ряде работ [Hogg, 1993; Moore, Dalva, 1993] также отмечается, что в слоях торфа, близких к поверхности, наблюдается наибольшее продуцирование СО2, с глубиной же интенсивность процесса снижается. Отбор образцов торфа был выполнен в осенний период, когда в почву поступает свежий растительный опад. Осенью в активности микроорганизмов происходит подъем, объяснимый попаданием в почву большого количества легкогидролизируемых органических соединений опада, что и определяет максимальную интенсивность продуцирования углекислого газа в верхних слоях торфяной залежи.

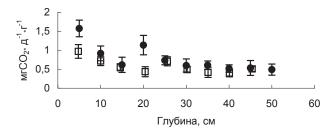


Рис. 1. Продуцирование CO_2 по глубине торфяной залежи 0–50 см неосушенного (круглые, с заливкой) и осушенного (квадратные, без заливки) участков мезоолиготрофного болота

На обоих участках исследования на глубине 0–10 см торфяная залежь представлена сфагновым, мочажинным верховым типом торфа,

однако степень разложения и плотность торфов различна (табл.). Ранее было показано, что увеличение степени разложения снижает интенсивность разложения в торфах верхового вида, так как торф меньшей степени разложения содержит больше доступных для микроорганизмов веществ [Инишева, Дементьева, 2000]. Низкая степень разложения поверхностного торфа неосушенного участка обусловила более высокое, по сравнению с торфами осушенного участка, продуцирование углекислого газа в слое $0-10\,$ см (рис. 1). При температуре $15\,$ °C повышение степени разложения торфа с $5\,$ до $20\,$ % снизило продуцирование в нем газа от $0.70\,$ до $0.35\,$ мг CO_{\circ} - $0.70\,$ с.

В результате осушения происходит перераспределение почвенных частиц, обрушение крупных пор, уплотнение торфяной залежи и, как следствие, увеличение твердого вещества в единице объема [Paivanen, 1982]. Плотность торфа глубины 0-10 см осушенного болотного участка в два раза превышает плотность торфа неосушенного участка. Далее с глубиной плотность торфов двух участков различается незначительно (табл.). Из-за существенной разницы в плотности торфов поверхностного слоя будет более корректным сравнивать продуцирование СО, для глубины 0-10 см в расчете не на 1 г, а на 1 см³. Пересчет показал, что значения интенсивности продуцирования газа в естественных и осушенных торфах слоя 0-10 см, выраженные на единицу объемного веса торфов, статистически не различны (Р > 0,05) и составляют в среднем по всему диапазону исследованных температур и влажности почвы 0,038 мг CO₂·д⁻¹·см⁻³. Таким образом, в единичном объеме неосушенного торфа меньшей степени разложения и плотности в результате микробиологических процессов продуцируется столько же углекислого газа, сколько и в единичном объеме осушенного торфа более высокой степени разложения и плотности. Если бы в продуцировании газа торфами участвовал только микробиологический комплекс, то можно было бы предположить, что результатом данного соответствия является равенство эмиссии углекислого газа из почвы исследуемых участков. Однако углекислый газ поступает в почву и при дыхании корней растений. Следовательно, показанное ранее [Саковец и др., 2000; Икконен и др., 2001] усиление эмиссии СО, при осушении переходного торфяника можно объяснить повышением объемов генерирования газа в почве при корневом дыхании растений. Под влиянием осушения возрастает видовое разнообразие растительности, особенно напочвенного покрова, повышается продуктивность

фитоценозов [Саковец и др., 2000]. В частности, при осушении торфяника растет фитомасса подземной части растений [Германова, Саковец, 2004], следствием чего является бо́льшая выработка ${\rm CO_2}$ корнями растений на осушенном болоте по сравнению с неосушенным.

Снижение активности СО, продуцирования от поверхности торфяной залежи до глубины 15 см более резко выражено в торфах неосушенного болота. Относительно глубины 5 см на глубине 15 см в неосушенных торфах скорость процесса снизилась на 60 %, в то время как в осушенных торфах - на 30 %. Далее с глубиной процесс стабилизировался на уровне 0.58 ± 0.15 и 0.47 ± 0.11 мг $CO_{2} \cdot д^{-1} \cdot r^{-1}$ для неосушенного и осушенного участков болота соответственно. Различия в интенсивности продуцирования газа на глубине 10-50 см между исследуемыми участкам статистически недостоверны (Р > 0,05). Исключение составили глубины 20 см неосушенного и 25 см осушенного участков, в которых наблюдалось некоторое усиление СО₂ продуцирования. На обоих исследованных торфяниках на глубине 40 см сфагновый, мочажинный верховой тип торфа сменился на сфагновый переходный, но данный переход не отразился на скорости продуцирования в нем углекислого газа. В ряде работ также не выявлены значимые различия в интенсивности СО, продуцирования торфами разного типа [Hogg, 1993; Moore, Dalva, 1993].

Температурная зависимость интенсивности продуцирования углекислого газа в торфе близка к линейной (рис. 2). Статистический анализ результатов показал, что в неосушенных торфах температура объясняет 23 % вариаций скорости выработки СО2, в осушенных торфах - 29 %. В условиях низких температур (2 °C) интенсивность продуцирования газа не различалась статистически достоверно ни по глубине торфяной залежи, ни между исследованными болотными участками и составила 0,23 \pm 0,08 мг ${\rm CO}_{_{2}}\cdot{\rm д}^{\text{--}1}\cdot{\rm \Gamma}^{\text{--}1}$. Экстраполяция температурной зависимости СО, потоков степенной функцией показала, что при нулевых и ниже температурах процесс продуцирования газа продолжается на уровне 0,16-0,18 мг СО₂·д-1·г-1. В работе N. S. Panikov [1999] также показано, что при промерзании почвы до -16 °C микробиологическая активность не подавляется полностью и продолжается процесс продуцирования углекислого газа.

Прогревание почвы до 25 °С усиливало продуцирование CO_2 до 2,02 ± 0,34 мг CO_2 ·д··г· в слое 0–10 см неосушенного болота, 1,09 ± 0,22 мг CO_2 ·д··г· в слое 10–50 см неосушенного болота и 0,89 ± 0,09 мг CO_2 ·д··г· на осушенном

болоте по всей исследованной глубине. Полученные результаты подтверждают выводы ряда авторов о повышении интенсивности продуцирования CO_2 в торфах с ростом температуры [Прозорова, 1988; Hogg, 1993; Moore, Dalva, 1993].

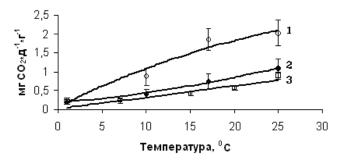


Рис. 2. Температурная зависимость интенсивности продуцирования CO_2 в торфах неосушенного болота на глубине 0–10 см (1), неосушенного болота на глубине 15–50 см (2) и в торфах осушенного мезоолиготрофного болота на глубине 15–50 см (3)

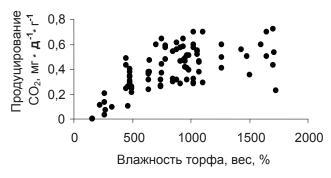


Рис. 3. Продуцирование ${\rm CO_2}$ в сфагновом, переходном торфе различного уровня увлажнения. Температура торфа 15 °C

Весовая влажность экспериментальных образцов торфа варьировала в пределах 200—1700 %. Коэффициент корреляции влажности торфа и продуцирования в нем углекислого газа равен 0,46, что показывает значимое влияние влажности на интенсивность процесса. Близкие к нулю значения продуцирования газа отмечены в торфе с низким содержанием влаги (300 вес.% и менее) (рис. 3). По мере увлажнения торфа до 600 вес.% продуцирование CO_2 резко повышается и далее с увлажнением торфа до уровня полного насыщения влагой не изменяется.

Выводы

Максимальное продуцирование углекислого газа отмечено в верхнем (0–10 см) слое торфяной залежи болота. На глубине 15 см продуцирование газа снижается в 2 раза и далее с глубиной интенсивность процесса не меняется.

Исключение составляет слой 20 см на осушенном и 25 см на неосушенном участках, где продуцирование усиливается по отношению к общему фону скорости процесса в торфах ниже 15 см.

Продуцирование СО2 в сфагновом, мочажинном, верховом типе торфа интенсивнее на неосушенном болоте по сравнению с осушенным. что объясняется его низкой степенью разложения. Однако вследствие более низкой плотности поверхностного торфа неосушенного болота в единичном объеме торфов обоих болотных участков продуцируется равное количество углекислого газа. Следовательно, усиление эмиссии углекислого газа из торфяной почвы осущенного мезоолиготрофного болота не обусловлено повышением его продуцирования в результате жизнедеятельности почвенных микроорганизмов, а связано с ростом объемов корневого дыхания растительного покрова, развивающегося после осушения болота.

Температура почвы является основным фактором, определяющим интенсивность продуцирования CO_2 . С ростом температуры продуцирование углекислого газа усиливается. В сфагновых торфах процесс разложения органического вещества и связанное с ним продуцирование газа продолжается при температурах, близких к нулевым значениям. В торфе низкой влажности (менее 300 вес.%) продуцирование CO_2 минимально. Увлажнение торфа до 600 вес.% активизирует жизнедеятельность микробного комплекса и выработку в нем газа. Дальнейшее повышение влажности почвы слабо влияет на интенсивность процесса.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 01-04-48154. Автор благодарит Н. В. Стойкину за определение ботанического соста-

ва торфов, С. И. Грабовик за описание растительного покрова исследуемых болот.

Литература

Германова Н. И., Саковец В. И. Почвеннобиологические процессы в осушенных лесах Карелии. Петрозаводск, 2004. 188 с.

Икконен Е. Н., Курец В. К., Грабовик С. И., Дроздов С. Н. Интенсивность углекислотного потока в атмосферу из мезоолиготрофного болота южной Карелии // Экология. 2001. № 6. С. 416–419.

Икконен Е. Н., Сидорова В. А. Применение динамических моделей при оценке интенсивности эмиссии углекислого газа из торфяных почв // Экологические функции почв Восточной Фенноскандии. Петрозаводск, 2000. С. 55–63.

Инишева Л. И., Дементьева Т. В. Скорость минерализации органического вещества торфов // Почвоведение. 2000. № 2. С. 196–203.

Лисс О. Л. Экологическая роль болотных экосистем // Экология и почвы. Избранные лекции. Пущино: Ин-т фундаментальных проблем биологии, 1998. С. 190–201.

Прозорова М. И. Влияние влажности и температуры на скорость минерализации торфа // Экология. 1988. № 2. С. 3–7.

Саковец В. И., Германова Н. И., Матюшкин В. А. Экологические аспекты гидролесомелиорации в Карелии. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2000. 154 с.

Hogg E. H. Decay potential of hummock and hollow Sphagnum peats at different depths in a Swedish raised bog // OIKOS. 1993. N 66. P. 269–278.

Moore T. E., Dalva M. The influens of temperature and water table position on methane and carbon dioxide emissions from laboratory columns of peatland soils // Journal of Soil Science. 1993. N 44. P. 651–669.

Paivanen J. Physical properties of peat samples in relation to shrinkage upon drying // SILVA FENNICA. 1982. N 3. P. 247–265.

Panikov N. S. Fluxes of ${\rm CO_2}$ and ${\rm CH_4}$ in high latitude wetlands: measuring, modelling and predicting response to climate change // Polar Research. 1999. N 2 P 237-244

Silvola J. Carbon dioxide dynamics in mires reclaimed for forestry in eastern Finland // Annual Botanica Fennici. 1986. N 23. P. 59–67.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Икконен Елена Николаевна

тел. (8142) 762712

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

Ikkonen, Elena

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: ikkonen@krc.karelia.ru

tel.: (8142) 762712

УДК 581.1: 633.16: 546.48

ВЛИЯНИЕ КАДМИЯ НА НЕКОТОРЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ РАСТЕНИЙ ЯЧМЕНЯ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ИХ ВОЗРАСТА

Н. М. Казнина, А. Ф. Титов, Г. Ф. Лайдинен, Ю. В. Батова

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Изучали влияние кадмия на ряд параметров роста (прирост корня и побега, площадь листовой пластинки), фотосинтетической активности (содержание фотосинтетических пигментов, квантовая эффективность фотосистемы II, скорость электронного транспорта, интенсивность фотосинтеза), а также водного режима (количество и размеры устьиц, ширина устьичной щели, интенсивность транспирации и устьичная проводимость) растений ячменя в зависимости от их возраста. Установлено, что кадмий в концентрации 100 мкМ задерживает рост корня 3-дневных проростков, подавляет их фотосинтетическую активность, нарушает водный режим, при этом торможение роста надземных органов не наблюдается. У 9-дневных растений в присутствии металла замедляется рост побега и уменьшаются размеры листа, тогда как фотосинтетические процессы и водный режим сохраняются на высоком уровне. Ингибирование роста корня при этом также не происходит. Высказаны предположения относительно возможных причин обнаруженных возрастных различий в ответной реакции растений ячменя на действие калмия.

Ключевые слова: *Hordeum vulgare* L., кадмий. физиологические показатели, возраст растений.

N. M. Kaznina, A. F. Titov, G. F. Laidinen, Yu. V. Batova. CADMIUM EFFECT ON SOME PHYSIOLOGICAL PARAMETERS OF BARLEY PLANTS DEPENDING ON THEIR AGE

The effect of cadmium on some parameters of growth (root and shoot increment, leaf area), photosynthetic activity (content of photosynthetic pigments, quantum efficiency of the photosystem II, electron transport rate, photosynthetic rate) and the water regime (number and size of stomata, stomatal aperture width, transpiration intensity, and stomatal conductance) in barley plants was studied in relation to plant age. Cadmium at a concentration of 100 μM was found to inhibit root growth in 3-day-old plants, suppress their photosynthetic activity, and disturb the water regime, but no delays in the growth of above-ground parts are observed. In 9-day-old plants, stem growth in the presence of the metal is inhibited, and leaves are smaller, whereas photosynthetic processes and the water regime remain quite active. Neither is root growth inhibited in them. Conjectures have been made concerning potential causes of the age-related differences in the response of barley plants to cadmium.

Key words: Hordeum vulgare L., cadmium, physiological parameters, plant age.

Введение

Кадмий является для растений одним из наиболее токсичных тяжелых металлов [Алексеев, 1987; Prasad, 1995; Heiss et al., 2003]. Возрастание его содержания в почве, связанное с хозяйственной деятельностью человека, сопровождается значительным увеличением количества токсичных ионов в растениях, что оказывает отрицательное воздействие на многие стороны их жизнедеятельности [Титов и др., 2007]. Не случайно исследованию влияния кадмия на растения посвящено довольно большое число работ [Мельничук, 1990; Sanità di Toppi, Gabrielli, 1999; Серегин, Иванов, 2001; Vassilev, 2002; Титов и др., 2007 и др.], анализ которых показывает, что степень ингибирования металлом отдельных физиологических показателей зависит не только от его концентрации в корнеобитаемой среде и продолжительности действия, но и от видовой (сортовой) специфики растения. Кроме того, ряд авторов указывает на наличие определенной зависимости в реакции растений на действие кадмия от их возраста, однако экспериментальных данных, подтверждающих это, крайне мало.

Исходя из вышеизложенного, целью нашего исследования явилось изучение влияния кадмия на некоторые показатели роста, фотосинтетической активности листьев и водного режима растений ячменя в зависимости от их возраста.

Материалы и методы

Объектом исследования служил яровой ячмень (Hordeum vulgare L.) сорта Зазерский 85. Растения выращивали в песке при температуре воздуха 20–22 °С, освещенности 10 клк, фотопериоде 14 ч. На 3-и и 9-е сут, после появления шильца соответственно первого или второго листа, растения переносили на питательный раствор Кнопа половинной концентрации (контрольный вариант). В опытном варианте к питательному раствору добавляли 100 мкМ кадмия в форме сульфата.

Воздействие кадмия на растения оценивали через 4 сут экспозиции по изменению (по отношению к контролю) ряда параметров роста (прирост корня и побега, площадь листовой пластинки первого или второго листа, сформированного за время экспозиции), фотосинтетической активности (содержание фотосинтетических пигментов, квантовая эффективность фотосистемы II, скорость электронного транспорта, интенсивность фотосинтеза), а также водного режима (количество и размеры устьиц, ширина устьичной щели, интенсивность транспирации и устьичная проводимость). Помимо

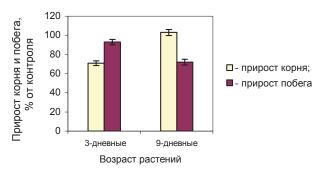
этого, был проведен химический анализ содержания кадмия в органах опытных растений.

Площадь листовой пластинки рассчитывали по формуле S = 0.66ld, где I - длина листа,d – ширина листа [Аникиев, Кутузов, 1961]. Содержание хлорофиллов (a и b) и каротиноидов в листьях растений определяли спектрофотометрически, экстрагируя 80%-м ацетоном. Для расчета использовали формулы Вернона и Веттштейна [Шлык, 1971]. Измерение параметров флуоресценции хлорофилла - квантовую эффективность фотосистемы II (Fv/Fm) и относительную скорость транспорта электронов (ЕТЯ) - проводили с использованием флуориметра MINI-PAM (Walz, Германия). Интенсивность фотосинтеза, транспирации и устьичную проводимость оценивали с помощью установки для исследования СО₂-газообмена и концентрации водяных паров HCM-1000 (Walz, Германия). Подсчет числа устьиц на нижнем эпидермисе листа, измерение размеров замыкающих клеток и устьичной щели осуществляли по общепринятой методике [Практикум..., 1990] с использованием светового микроскопа Микмед 2 (ЛОМО, Россия) и окуляр-микрометра. Повторность в пределах одного варианта опыта составляла 15 растений. Содержание кадмия в корнях и листьях определяли в 3-5 аналитических повторностях методом инверсионной вольтамперометрии с использованием полярографа АВС-1.1 (Вольта, Россия). В таблицах представлены средние значения и их стандартные ошибки. Достоверность различий оценивали с помощью критерия Стьюдента.

Результаты

Проведенное исследование показало, что при воздействии кадмия на 3-дневные растения ячменя в большей степени тормозится рост корня: его прирост в опытном варианте был почти на 30 % меньше, чем в контроле, тогда как прирост побега снижался только на 10 % (рис.). При внесении же металла в корнеобитаемую среду 9-дневных растений заметных различий в приросте корня между опытными и контрольными вариантами не было, хотя прирост побега уменьшался по сравнению с контролем на 25 %.

Поскольку известно, что степень ингибирования тяжелыми металлами процессов роста в значительной мере зависит от количества токсичных ионов в органах растений [Herren, Feller, 1996; Vassilev et al., 1998], нами был проведен анализ содержания кадмия в корне и побеге растений ячменя. Его результаты показали, что после 4-суточной экспозиции на растворе кадмия содержание металла в подземных органах 9-дневных проростков было в 1,3 раза выше,



Влияние 4-суточного воздействия кадмия на рост проростков ячменя

чем 3-дневных, что, однако, не отразилось на росте корня. Количество кадмия в сформированных в присутствии металла листьях было практически равным (табл. 1).

Таблица 1. Содержание кадмия в корнях и листьях растений ячменя, мг/кг сырого веса

Возраст растений	Корень	Лист
3-дневные	20,50 ± 0,68*	$2,42 \pm 0,06$
9-дневные	27,02 ± 0,51*	2,61 ± 0,37

Примечание. Концентрация кадмия в растворе 100 мкМ, экспозиция 4 сут.; * – различия между вариантами опытов достоверны при P ≤ 0,05.

Тем не менее при изучении фотосинтетической активности и водного режима листьев у растений разного возраста отмечена неодинаковая реакция на действие кадмия. Так, при воздействии металла на 3-дневные проростки площадь листа (сформированного за время экспозиции на растворе металла) у опытных растений не отличалась достоверно от контрольных, хотя

параметры, характеризующие фотосинтетическую активность, снижались. В частности, уменьшалось содержание хлорофиллов и каротиноидов, замедлялась скорость электронного транспорта, а также заметно снижалась интенсивность фотосинтеза (на 23 % по сравнению с контролем) (табл. 2). Помимо этого, на нижнем эпидермисе листа образовывалось меньшее количество устьиц, уменьшались размеры замыкающих клеток и размер устьичной щели (табл. 3). результате у опытных растений не тользамедлялся фотосинтез, но и снижались интенсивность транспирации (на 24 % сравнению C контрольными растениями) и устьичная проводимость (на 39 %). При воздействии металла на 9-дневные растения, наоборот, существенно уменьшалась площадь листа (в опыте она оказалась на 31 % меньше, чем в контроле), в то время как показатели фотосинтетической активности и водного режима оставались на сравнительно высоком уровне. Отмечено лишь некоторое снижение содержания хлорофиллов, а также уменьшение длины замыкающих клеток устьиц, что, однако, не отразилось на скорости фотосинтеза, транспирации и устьичной проводимости.

Обсуждение

Исследования показали, что в условиях проведенного эксперимента в ответной реакции растений ячменя на действие кадмия существуют отчетливо выраженные возрастные различия. При обработке металлом 3-дневных растений, в первую очередь, замедляется рост корня, снижается функциональная активность

Таблица 2. Влияние кадмия на некоторые показатели фотосинтетического аппарата растений ячменя

Показа-	3-	дневные растения		9-дневные растения			
тели	Контроль	Опыт	% от контроля	Контроль	Опыт	% от контроля	
Ѕл	2,80 ± 0,13	2,65 ± 0,15	95	3,60 ± 0,11	2,50 ± 0,12	69*	
Chl a	$0,695 \pm 0,004$	0,580 ± 0,001	83*	$0,934 \pm 0,010$	0.821 ± 0.002	88*	
Chl b	$0,183 \pm 0,007$	0,151 ± 0,003	82*	$0,259 \pm 0,001$	$0,230 \pm 0,004$	89*	
Car	$0,284 \pm 0,002$	0,237 ± 0,001	83*	$0,346 \pm 0,002$	$0,333 \pm 0,014$	96	
Fv/Fm	0,755 ± 0,007	0,755 ± 0,003	100	0,725 ± 0,011	0,716 ± 0,010	99	
ETR	62,06 ± 2,90	$47,22 \pm 0,90$	76*	$52,56 \pm 2,30$	$55,72 \pm 2,32$	106	
ИФ	5,99 ± 0,17	4,64 ± 0,17	77*	$10,20 \pm 0,38$	$10,00 \pm 0,35$	98	

Примечание. Sл – площадь листа (cм²); Chl a – содержание хлорофилла a (мг/г сырого веса); Chl b – содержание хлорофилла b (мг/г сырого веса); Car – содержание каротиноидов (мг/г сырого веса); Fv/Fm – квантовая эффективность фотосистемы II; ETR – скорость электронного транспорта (условные единицы); ИФ – интенсивность фотосинтеза (мкМ/м² · c); * – различия с контролем достоверны при P ≤ 0.05.

Таблица 3. Влияние кадмия на некоторые показатели водного режима растений ячменя

Показа-	3	3-дневные растени	Я	9-дневные растения			
тели	Контроль	Опыт	% от контроля	Контроль	Опыт	% от контроля	
Кол-во устьиц	$278,0 \pm 4,6$	219,6 ± 4,9	79*	$279,5 \pm 4,7$	279,5 ± 5,8	100	
LS	$50,38 \pm 0,79$	$41,88 \pm 0,79$	83*	45,28 ± 0,65	$39,75 \pm 0,64$	88*	
SA	$11,31 \pm 0,17$	$7,03 \pm 0,18$	62*	$7,50 \pm 0,25$	$7,46 \pm 0,20$	99	
ИТ	$1,44 \pm 0,10$	$1,07 \pm 0,07$	76*	1,69 ± 0,15	$1,62 \pm 0,10$	96	
УП	$98,3 \pm 7,6$	$72,02 \pm 1,63$	61*	120,9 ± 9,0	117,9 ± 3,5	98	

Примечание. Количество устьиц – шт./мм²; LS – длина замыкающих клеток устьиц (мкм); SA – ширина устьичной щели (мкм); ИТ – интенсивность транспирации (мМ/м² · c); УП – устьичная проводимость (мМ/м² · c); * – различия с контролем достоверны при $P \le 0.05$.

фотосинтетического аппарата и ряд показателей водного режима. Вместе с тем ингибирование роста надземной части не происходит: высота побега опытных растений и площадь листа, сформированного в присутствии металла, не отличались от контрольных. При действии кадмия на 9-дневные растения, наоборот, замедляется рост побега и уменьшаются размеры листовой пластинки. Параметры же, характеризующие активность фотосинтетического аппарата и водный обмен, сохранялись на уровне контрольного варианта. Торможения роста корня также не наблюдалось, несмотря на большее количество металла, удерживаемого корневой системой.

Необходимо сказать, что некоторые из выявленных нами различий в ответной реакции растений ячменя разного возраста на действие кадмия отмечались и на других объектах. В частности, при внесении металла в концентрации 100 мкМ в корнеобитаемую среду 5-дневных проростков бобов за 4 сут экспозиции существенно уменьшался (по сравнению с контролем) прирост корня, а у 8-дневных растений подобных изменений не происходило [Shaw, Rout, 1998]. Заметное уменьшение содержания хлорофилла b и каротиноидов в присутствии кадмия в концентрации 400 мкМ отмечено у более молодых растений озимого ячменя, тогда как у растений более старшего возраста эти показатели оставались на уровне контрольного варианта [Vassilev et al., 1998]. У растений Cjanus cajan L., находящихся на ранней фазе вегетации, при воздействии кадмия в концентрации 500 мкМ снижалась скорость фотосинтеза, при внесении же металла в субстрат на более поздней фазе подобный эффект не наблюдался [Sheoran et al., 1990].

Выявленные в нашем исследовании возрастные различия в ответной реакции растений ячменя на действие кадмия по ряду показателей согласуются с хорошо известным фактом, что на разных этапах онтогенеза одинаковый по силе стресс может по-разному влиять на растения и их рост [Удовенко, Гончарова, 1982; Жученко, 1988; Шевелуха, 1992; Воскресенская, 2009]. В частности, на ранних фазах развития растения в неблагоприятных условиях среды стремятся обеспечить рост подземных и надземных органов, снижая при этом интенсивность основных физиологических процессов. На более поздних этапах онтогенеза, когда происходит закладка генеративных органов, они стремятся сохранить на высоком уровне активность фотосинтетического аппарата и водный режим за счет торможения роста надземных органов.

Механизмы ингибирующего действия кадмия на фотосинтез и водный обмен, отмеченные

у 3-дневных проростков ячменя, хорошо освещены в литературе. Среди них и обнаруженные в наших экспериментах - уменьшение размеров устьичной щели и устьичной проводимости, замедление транспорта электронов в мембранах тилакоидов, снижение количества фотосинтетических пигментов. Чем именно была обусловлена более высокая устойчивость к металлу фотосинтетического аппарата 9-дневных растений, сказать сложнее. Поскольку возраст исследуемых листьев (соответственно первого и второго) почти одинаков и содержание кадмия в них также практически равное, отмеченное повышение устойчивости можно, вероятно, объяснить возрастными изменениями в метаболизме растений, например, усилением у более взрослых из них интенсивности фотосинтеза листьев [Skórzyńska-Polit, Baszyński, 1997; Шерстнева и др., 2007], что отмечено и в наших экспериментах у контрольных растений, или более эффективной работой адаптационных механизмов. В частности, показано, что у более взрослых растений С. сајап металл в концентрации 500 мкМ в меньшей степени ингибирует активность ряда ферментов цикла Кальвина по сравнению с более молодыми [Sheoran et al., 1990]. Обнаружено также значительное увеличение активности некоторых ферментов антиоксидантной защиты (например, каталазы) при добавлении кадмия в питательную среду растений бобов на более поздней фазе вегетации, тогда как при действии металла на более ранней фазе этот эффект выражен слабее [Shaw, Rout, 1998]. Добавим, что у более взрослых растений Brassica juncea L. в присутствии кадмия в концентрации 100 мкМ активность фитохелатинсинтазы (отвечающей за синтез фитохелатинов, связывающих тяжелые металлы в клетках корня и листа) увеличивалась в гораздо большей степени, чем у более молодых растений [Heiss et al., 2003]. Однако более точный ответ на вопрос о причинах возрастных различий в реакции растений на действие кадмия требует дополнительных исследований.

Заключение

Результаты исследований показали, что в условиях проведенного опыта степень ингибирования кадмием физиологических процессов (роста, фотосинтеза и транспирации) у растений ячменя зависит от их возраста. У 3-дневных растений металл в концентрации 100 мкМ задерживает рост корня, подавляет фотосинтетическую активность и нарушает водный режим, рост надземных органов при этом почти не затрагивается. У 9-дневных растений в присутствии кадмия тормозится рост побега и умень-

шаются размеры листа, тогда как замедление роста корня не происходит, а скорость фотосинтеза и транспирации сохраняется на высоком уровне. Выявленные различия в ответной реакции растений ячменя разного возраста на действие кадмия могут быть связаны с онтогенетическими различиями в металлоустойчивости, а также с неодинаковой эффективностью адаптационных механизмов, вовлеченных в защитно-приспособительные реакции растений, находящихся на разных фазах развития.

Литература

Алексеев Ю. В. Тяжелые металлы в почвах и растениях. Л.: Агропромиздат, 1987. 142 с.

Аникиев В. В., Кутузов Ф. Ф. Новый способ определения площади листовой поверхности у злаков // Физиология растений. 1961. Т. 8, № 3. С. 375–377.

Воскресенская О. Л. Экологические аспекты функциональной поливариантности онтогенеза растений: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Казань, 2009.49 c.

Жученко А. А. Адаптивный потенциал культурных растений (эколого-генетические основы). Кишинев: Штиинца, 1988. 767 с.

Мельничук Ю. П. Влияние ионов кадмия на клеточное деление и рост растений. Киев: Наук. думка, 1990. 148 c.

Практикум по физиологии растений / Н. Н. Третьяков, Т. В. Карнаухова, Л. А. Паничкин и др. М.: Агропромиздат, 1990. 271 с.

Серегин И. В., Иванов В. Б. Физиологические аспекты токсического действия кадмия и свинца на высшие растения // Физиология растений. 2001. T. 48, № 4. C. 606–630.

Титов А. Ф., Таланова В. В., Казнина Н. М., Лайдинен Ф. Устойчивость растений к тяжелым металлам. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2007. 170 с.

Удовенко Г. В., Гончарова Э. А. Влияние экстремальных условий среды на структуру урожая сель-

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Казнина Наталья Мстиславовна

старший научный сотрудник, к. б. н. Институт биологии Карельского научного центра РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910

эл. почта: kaznina@krc.karelia.ru

тел.: (8142) 762706

Титов Александр Федорович

председатель КарНЦ РАН, чл.-корр. РАН, д. б. н. Институт биологии Карельского научного центра РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910

эл. почта: krcras@krc.karelia.ru

тел.: (8142) 769710

Лайдинен Галина Федоровна

старший научный сотрудник, к. б. н. Институт биологии Карельского научного центра РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910

эл. почта: laidinen@krc.karelia.ru

тел.: (8142) 762706

Батова Юлия Валерьевна

младший научный сотрудник, к. б. н. Институт биологии Карельского научного центра РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910

эл. почта: batova@krc.karelia.ru

тел.: (8142) 762706

скохозяйственных растений. Л.: Гидрометеоиздат, 1982. 144 c.

Шевелуха В. С. Рост растений и его регуляция в онтогенезе. М.: Колос, 1992. 594 с.

Шерстнева О. А., Маслова Т. Г., Мамушина Н. С. и др. Фотосинтетический аппарат и светозависимые превращения ксантофиллов в листьях эфемероидов на разных этапах онтогенеза растений // Ботан. журн. 2007. Т. 92, № 1. С. 72-80.

Шлык А. А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биологические методы в физиологии растений. М.: Наука, 1971. С. 154–170.

Heiss S., Wachter A., Bogs J. et al. Phytochelatin synthase (PCS) protein is induced in Brassica juncea leaves after prolonged Cd exposure // J. Exp. Bot. 2003. Vol. 54, N 389. P. 1833–1839.

Herren T., Feller U. Effect of locally increased zinc contents on zinc transport from the flag leaf lamina to the maturing grains of wheat // J. Plant Nutr. 1996. Vol. 19. P. 379-387

Prasad M. N. V. Cadmium toxicity and tolerance in vascular plants // Environ. Exp. Bot. 1995. Vol. 35. P. 525–545.

Sanità di Toppi L., Gabbrielli R. Response to cadmium in higher plants // Environ. Exp. Bot. 1999. Vol. 41. P. 105–130.

Shaw B. P., Rout N. P. Age-dependent responses of Phaseolus aureus. Roxb. to inorganic salts of mercury and cadmium // Acta Physiol. Plant. 1998. Vol. 20. N 1. P. 85-90.

Sheoran I. S., Singal H. R., Singh R. Effect of cadmium and nicel on photosynthesis and enzymes of the photosynthetic carbon reduction cycle in pigeon pea (Cjanus cajan L.) // Photosynth. Res. 1990. Vol. 23. P. 345-351.

Skórzyńska-Polit E., Baszyński T. Disfferences in photosynthetic sensitivity apparatus of the Cd-stressed runner bean plants in relation to their age // Plant Sci. 1997. Vol. 128. P. 11-21.

Vassilev A. Physiological and agroecological aspects of cadmium interactions with barley plants: an overview // J. Central European Agriculture. 2002. Vol. 4, N 1. P. 65–74.

Vassilev A., Tsonev T., Yordanov I. Physiological response of barley plants (Hordeum vulgare L.) to cadmium contamination in soil during ontogenesis // Environ. Pollut. 1998. Vol. 103. P. 289–297.

Kaznina, Natalia

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: kaznina@krc.karelia.ru

tel.: (8142) 762706

Titov, Alexandr

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: krcras@krc.karelia.ru

tel.: (8142) 769710

Laidinen, Galina

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: laidinen@krc.karelia.ru

tel.: (8142) 762706

Batova, Julia

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: batova@krc.karelia.ru

tel.: (8142) 762706

УДК 581.1

ОСОБЕННОСТИ ПОДГОТОВКИ РАССАДЫ ДЕКОРАТИВНЫХ ЦВЕТОЧНЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ ОЗЕЛЕНЕНИЯ ГОРОДОВ СЕВЕРА

Е. Ф. Марковская, М. И. Сысоева, Е. Г. Шерудило

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Изучена реакция некоторых видов декоративных растений на суточные перепады температур и оценена перспективность обработки рассады кратковременным низкотемпературным воздействием на последующий рост растений в открытом грунте. Установлено, что использование приема ежесуточного кратковременного снижения температуры (ДРОП) не только вызывает термоморфогенетический эффект, но и способствует усилению бокового ветвления (немезия, петуния), стимулирует цветение (бархатцы), увеличивает количество цветков на растении (петуния, бархатцы), а также общую цветочную продуктивность за сезон вегетации (немезия) и значительно повышает холодоустойчивость растений (немезия, петуния, бархатцы). Ускорение развития, стимулирование процесса цветения и увеличение цветочной продуктивности в сочетании с повышенной устойчивостью к неблагоприятному температурному режиму обеспечивают преимущества такой рассады для выращивания в регионах с нестабильными условиями вегетационного периода.

Ключевые слова: *Petunia x hybrida, Nemesia, Tagetes patula* L., кратковременные снижения температуры, устойчивость, биомасса, развитие, цветение.

E. F. Markovskaya, M. I. Sysoeva, E. G. Sherudilo. HINTS FOR PREPARING SEEDLINGS OF FLOWERING ORNAMENTAL PLANTS FOR URBAN LANDSCAPING IN THE NORTH

The response of some ornamental plants to daily variations of the temperature was studied, and potential expediency of short-term exposure of the seedlings to low temperature to promote further growth of the plants after bedding them outdoor was assessed. The method of daily short-term exposure to low temperature (DROP) was found not only to have thermomorphogenetic effect, but also to intensify lateral branching (nemesia, petunia), enhance flowering (marigold), increase the number of flowers per plant (petunia, marigold) and overall flower production over the growing season (nemesia), and significantly raise the plants' cold resistance (nemesia, petunia, marigold). Faster growth, intensified flowering and higher flower production coupled with higher resistance to unfavourable temperatures make such seedlings more suited to growing in regions where the conditions during the growing season are variable.

Key words: *Petunia x hybrida, Nemesia, Tagetes patula* L., short-term temperature drops, resistance, biomass, development, flowering.

В соответствии с одним из сценариев изменения климата на ближайшие десятилетия суточная нестабильность температуры, связанная с резким переходом от оптимальных к субоптимальным значениям, особенно в ранневесенний период, будет усиливаться [Филатов и др., 2003]. В связи с этим возникает необходимость подбора для озеленения городских территорий видов, устойчивых к перепадам температур. Декоративные цветочные растения в городской среде северных регионов - это практически всегда интродуценты, выращенные из семян в условиях защищенного грунта и высаженные в открытый грунт. Поэтому подготовка рассады является одним из важных этапов выращивания декоративных растений, в процессе которого необходимо получить не только качественные по габитусу, но и устойчивые к неблагоприятным условиям открытого грунта растения. Одной из современных технологий подготовки рассады является технология ДРОП (от англ. drop – падение), в основе которой лежит прием ежесуточных кратковременных снижений температуры [Сысоева и др., 2001], причем короткодневные и длиннодневные растения существенно различаются по реакции на ДРОПвоздействия [Moe et al., 1995]. В последнее время значительное внимание уделяется изучению влияния условий выращивания растений в рассадный период на последующий их рост и развитие. В частности, для ряда декоративных видов (Celosia, Impatiens, Salvia, Tagetes, Viola) показано, что суточный интеграл света в период подготовки рассады может оказать существенное влияние на последующее развитие растений [Pramuk, Runkle, 2005]. Целью настоящей работы было изучить реакцию некоторых видов декоративных растений на суточные перепады температур и оценить перспективность обработки рассады кратковременным низкотемпературным воздействием на последующий рост растений в открытом грунте.

Материалы и методы

Растения петунии (Petunia x hybrida, сорт Hollow-Hoop), немезии (Nemesia, смесь) и бархатцев (Tagetes patula L., сорт Gold) в фазе рассады были получены от муниципального комбината благоустройства г. Петрозаводска (61°5′ с. ш., 34°3′ в. д.), где они с марта по май выращивались в теплицах при естественной длине дня. По 50 экземпляров растений каждого вида были высажены в почвенный субстрат, перенесены в камеры искусственного климата Института биологии КарНЦ РАН и адаптированы в течение недели к температуре 22°С, фотопериоду 16/8 ч, освещенности 135 µmol m-2 s-1.

Затем в течение 7 сут растения были подвергнуты действию трех температурных режимов: постоянной в течение суток низкой температуры 12 °C (вариант ПНТ), кратковременному ежесуточному снижению температуры с 23 до 12 °C на 3 ч в конце ночного периода (вариант ДРОП) и оптимальной суточной температуры 22 °C (вариант контроль). Кратковременное снижение температуры достигалось путем перемещения растений между камерами.

Для изучения последействия экспериментальных температурных обработок по их завершению в начале июня растения были высажены в открытый грунт, где они росли в течение трех месяцев.

Сухую массу растений и их органов, высоту растений (от поверхности почвы до верхушки основного стебля), количество листьев, боковых побегов, цветков и бутонов определяли после завершения температурных обработок и по окончании всего эксперимента. Холодоустойчивость растений контролировали до начала низкотемпературных обработок, сразу после их завершения и в ходе вегетации в открытом грунте. О величине холодоустойчивости судили по температуре гибели паренхимных клеток листа (ЛТ₅₀) после 5-мин промораживания листовых высечек в термоэлектрическом микрохолодильнике [Дроздов и др., 1976]. В течение вегетационного периода с июня по сентябрь вели регулярные фенологические наблюдения.

Данные о среднесуточной температуре воздуха и ее снижении в период выращивания растений в открытом грунте получены через Интернет © www.meteocenter.net.

Эксперименты проведены в 2005 и 2006 гг. Выявленные в разные годы закономерности оказались схожими, что позволило представить в статье экспериментальные данные по 2005 г. Данные обработаны с использованием пакета статистических программ Statgraphics. Достоверность отличий между вариантами опытов оценивали по критерию Фишера (Р < 0,05).

Результаты

Nemesia. Сразу после завершения температурных обработок перед высадкой в открытый грунт растения немезии всех вариантов находились в фазе 4-х листьев (табл. 1). Согласно анализу биометрических показателей различия между контролем и вариантами низкотемпературных обработок по числу боковых побегов, высоте и биомассе растений отсутствовали. Действие постоянной низкой температуры несколько увеличило отток ассимилятов в корни (табл. 1). Низкотемпературная обработка

Таблица 1. Влияние предпосадочных низкотемпературных обработок (ДРОП – ежесуточных кратковременных снижений температуры и ПНТ – постоянной низкой температуры) на рассаду немезии, петунии и бархатцев

Вариант	Число листьев, шт.	Высота растения, см	Число боковых побегов, шт.	Число цветков, шт.	Число бутонов, шт.	Сухая масса растения, мг	Соотношение массы надземных органов и массы корней, %	
				Nemesia				
Контроль	$4,1 \pm 0,1$	$13,3 \pm 0,7$	$3,0 \pm 0,3$	0	0	$110,3 \pm 9,9$	88 : 12	
ДРОП	$4,0 \pm 0,3$	$12,0 \pm 0,8$	$4,2 \pm 0,5$	0	0	$113,7 \pm 10,2$	87 : 13	
ПНТ	$4,4 \pm 0,2$	$11,4 \pm 0,6$	$3,1 \pm 0,5$	0	0	$114,8 \pm 13,2$	84 : 16	
			Pet	unia x hybrida				
Контроль	$14,5 \pm 0,5$	$11,3 \pm 0,7$	$1,1 \pm 0,1$	$0,30 \pm 0,02$	$1,5 \pm 0,03$	$168,3 \pm 17,0$	90 : 10	
ДРОП	13,4 ± 1,2	10,4 ± 1,0	2,8 ± 0,2*	$0,60 \pm 0,03*$	1,8 ± 0,05*	$183,1 \pm 26,5$	90 : 10	
ПНТ	13,3 ± 0,6	9,9 ± 1,4*	$1,3 \pm 0,3$	$0,30 \pm 0,02$	1,1 ± 0,05	$141,9 \pm 42,3$	90 : 10	
Tagetes patula L.								
Контроль	$3,9 \pm 0,3$	$14,2 \pm 0,7$	$4,0 \pm 0,4$	$0,60 \pm 0,03$	$1,4 \pm 0,02$	$392,4 \pm 34,1$	79 : 21	
ДРОП	$3,3 \pm 0,2$	$14,3 \pm 0,2$	$4,0 \pm 0,5$	$1,00 \pm 0,02^*$	1,6 ± 0,03*	450,1 ± 48,6*	79 : 21	
ПНТ	$4,3 \pm 0,4$	$13,9 \pm 0,6$	$3,0 \pm 0,4$	$0,40 \pm 0,04$	1,8 ± 0,03*	$367,1 \pm 76,3$	75 : 25	

Примечание. * – статистически достоверные отличия от контроля (P < 0,05).

индуцировала рост холодоустойчивости растений по сравнению с контролем, при этом величина прироста устойчивости в варианте ДРОП значительно превышала аналогичный показатель у растений варианта ПНТ (рис., A).

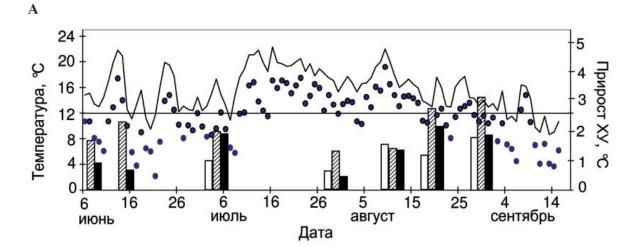
Через 2 недели после высадки растений немезии в открытый грунт отмечено цветение 13 % контрольных растений, 14 % растений варианта ПНТ и только 5 % растений варианта ДРОП. Спустя месяц роста в открытом грунте в варианте ПНТ цвело 79 % растений, в контроле и варианте ДРОП - по 50 и 37 %, соответственно, 100%-е цветение растений контроля и варианта ПНТ зафиксировано в середине июля, а варианта ДРОП – лишь спустя две недели, к концу июля. К моменту завершения эксперимента в варианте ПНТ только 75 % растений оставались в фазе цветения, в то время как все растения в контроле и в последействии ДРОПобработки продолжали цвести (табл. 2), причем в варианте ДРОП отмечены были еще и нераскрывшиеся бутоны. Общая цветочная продуктивность за период вегетации у растений, подвергнутых в рассадный период кратковременным или длительным низкотемпературным обработкам, была одинаково высокой и превышала контроль практически в 1,5 раза (табл. 3), при этом в варианте ДРОП на момент завершения эксперимента количество цветков было значительно большим, чем в двух других вариантах опыта. Накопление сухой массы растениями немезии было практически одинаковым в контроле и варианте ДРОП и значительно меньшим в варианте ПНТ (табл. 3). Различий по боковому ветвлению всех вариантов опыта к концу вегетации не выявлено.

Характер изменения холодоустойчивости у растений немезии во всех вариантах опыта определялся флуктуациями температуры в вегетационный период (рис., А). Существенные колебания температурного режима в начале июня с частыми кратковременными (до 3 ч) ее падениями до значений ниже +12 °C индуцировали дальнейшее повышение устойчивости в варианте ДРОП и поддержание ее на повышенном уровне в варианте ПНТ. К началу июля под влиянием резких перепадов температуры воздуха холодоустойчивость повысилась и в контроле, однако величина ее прироста оказалась значительно ниже, чем в вариантах низкотемпературной обработки. Практически весь июль и первая половина августа характеризовались

Таблица 2. Динамика цветения растений немезии, петунии и бархатцев в период выращивания в условиях открытого грунта, % цветущих растений от общего числа высаженных растений

Дата	Nemesia			Petunia x hybrida			Tagetes patula L.		
	Контроль	ДРОП	ПНТ	Контроль	ДРОП	ПНТ	Контроль	ДРОП	ПНТ
06.06.05	0	0	0	30	30	29	63	100	28
22.06.05	13	5	14	30	30	36	70	100	70
29.06.05	13	11	43	33	36	40	84	100	74
08.07.05	50	37	79	63	70	56	100	100	100
18.07.05	100	63	100	65	72	70	100	100	100
01.08.05	100	100	100	70	77	70	100	100	100
15.08.05	100	100	82	93	80	88	100	100	100
02.09.05	100	100	75	100	85	93	100	100	100

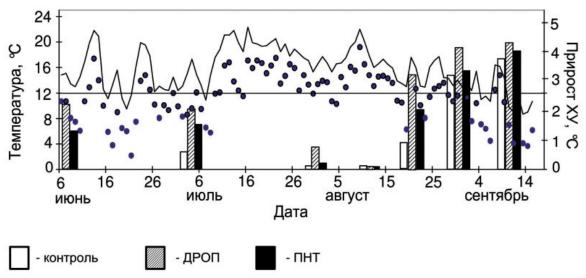
Примечание. 06.06.05 – перед высадкой в открытый грунт.



24 5 20 Температура, °С Прирост ХУ, 16 12 8 5 август 16 15 16 26 6 26 25 6 сентябрь июль июнь Дата

Б

В



Влияние предпосадочных низкотемпературных обработок (ДРОП – ежесуточных кратковременных снижений температуры и ПНТ – постоянной низкой температуры) на рассаду немезии (А), петунии (Б) и бархатцев (В):

линия – среднесуточная температура, точки – кратковременные (менее 3 ч) снижения температуры ниже 12 °C в ночной период

Таблица 3. Последействие предпосадочных температурных обработок (ДРОП – ежесуточных кратковременных снижений температуры и ПНТ – постоянной низкой температуры) рассады немезии, петунии и бархатцев на рост и развитие растений в конце вегетационного периода

Вариант опыта	Высота рас- тения, см	Число боко- вых побегов, шт.	Сухая масса растения, г	Соотношение массы надземных органов и массы корней, %	Общее число цветков за период веге- тации, шт.	Число цветков на мо- мент завершения эксперимента, шт.	
Nemesia							
Контроль	43,3 ± 1,3	$3,3 \pm 0,7$	11,2 ± 1,0	96 : 4	34,0	24,3	
ДРОП	53,0 ± 2,0	$10,7 \pm 1,4$	19,9 ± 2,7	93 : 7	54,4*	46,2*	
ПНТ	42,0 ± 1,7	$3,9 \pm 0,7$	9,6 ± 2,0*	95 : 5	59,4*	32,5	
Petunia x hybrida							
Контроль	20,8 ± 1,2	$4,1 \pm 0,8$	$4,2 \pm 0,9$	95 : 5	43,4 ± 10	4,6	
ДРОП	21,7 ± 1,1	$3,8 \pm 0,8$	$3 \pm 0,6$	93:7	$34,6 \pm 8,6$	3,6*	
ПНТ	20,2 ± 1,1	$4,2 \pm 0,8$	4,6 ± 2,4	96 : 4	32,3 ± 7	2,9	
Tagetes patula L.							
Контроль	26,3 ± 1,7	$6,3 \pm 0,5$	21,6 ± 3,8	75 : 25	13,7 ± 1,8	47 ± 6	
ДРОП	29,7 ± 1,0*	$7,4 \pm 0,5*$	20,8 ± 1,3	81 : 19	14,6 ± 1,8	53,1 ± 4,3	
ПНТ	27,6 ± 1,6	$6,6 \pm 0,4$	24,2 ± 3,2	76 : 24	15,4 ± 3,1	46,8 ± 5,5	

Примечание. * – статистически достоверные отличия (P < 0,05).

высокой среднесуточной температурой воздуха и отсутствием ее кратковременных падений в ночной период, что привело к снижению устойчивости растений всех вариантов. Внезапное похолодание в середине августа с резким снижением среднесуточной температуры и участившимися ее кратковременными падениями в суточном цикле вызвали быстрое повышение холодоустойчивости растений немезии во всех вариантах опыта, сохраняющееся до конца вегетации (рис., A).

Petunia x hybrida. По завершению температурных обработок растения петунии находились в фазе 13-14 листьев (табл. 1), при этом в каждом варианте цвело около 30 % растений (табл. 2). Растения контроля и варианта ДРОП не различались по высоте, однако растения варианта ПНТ отличались наименьшей высотой (табл. 1). Кратковременные снижения температуры усилили более чем в 2 раза (по сравнению с контролем и вариантом ПНТ) боковое ветвление растений петунии (табл. 1). Анализ биомассы растений и соотношения надземных и подземных органов не выявил различий между вариантами опыта (табл. 1). К концу низкотемпературных обработок, в момент высадки в открытый грунт растения варианта ДРОП значительно превышали по количеству цветков и бутонов растения вариантов контроля и ПНТ (табл. 1). Низкотемпературное воздействие существенно повышало холодоустойчивость растений по сравнению с контролем. Однако разные способы низкотемпературной обработки вызывали неодинаковый прирост холодоустойчивости у растений петунии. Так, если в варианте ПНТ холодоустойчивость по сравнению с контролем выросла на 0,8°, то ДРОП-воздействие индуцировало прирост устойчивости растений уже в 2,0° (рис., Б).

В ходе вегетации цветение растений петунии не зависело от предшествующей температурной обработки рассады (табл. 2). К концу опыта не выявлено различий по высоте, боковому ветвлению и накоплению биомассы между вариантами опыта (табл. 3).

В начале вегетации растения варианта ДРОП реагировали дальнейшим повышением холодоустойчивости на естественные кратковременные снижения температуры в суточном цикле, в варианте ПНТ они отличались стабильно высоким уровнем устойчивости, а контрольные - незначительным ее повышением к концу июня (рис., Б). В ответ на повышение температуры воздуха в июле и первой половине августа устойчивость растений всех вариантов опыта снизилась практически до первоначального уровня контроля. Вслед за похолоданием в середине августа отмечено резкое повышение холодоустойчивости всех растений, при этом наиболее значительно возросла устойчивость в варианте ДРОП. К концу вегетации одинаково высокий уровень холодоустойчивости был зафиксирован для растений всех вариантов.

Тagetes patula L. Растения бархатцев были высажены в открытый грунт в фазе 3–4 листьев и не различались между вариантами по высоте и числу боковых побегов (табл. 1). Биомасса растений была наибольшей в варианте ДРОП. Низкая постоянная температура способствовала большему оттоку ассимилятов в корни (табл. 1). Оба варианта низкотемпературной обработки оказали стимулирующее действие на процесс бутонизации, но по количеству раскрытых цветков растения варианта ДРОП значительно опережали не только контроль, но и вариант ПНТ (табл. 1). Кратковременное снижение температуры ускорило наступление

100%-го цветения растений, в то время как в контроле цвело 63 %, а в ПНТ – лишь 28 % растений (табл. 2). Прирост холодоустойчивости у растений варианта ДРОП превышал в два раза прирост устойчивости у растений, подвергнутых действию постоянной низкой температуры, и составил 2,1 и 1,1°, соответственно.

Через 2 недели после высадки в открытый грунт цвело 100 % растений варианта ДРОП и по 70 % растений вариантов ПНТ и контроля (табл. 2). 100%-е цветение растений этих вариантов зафиксировано только через месяц после высадки в открытый грунт. Процесс активной бутонизации у растений наблюдали в ходе всей вегетации во всех вариантах опыта. Ежесуточные кратковременные снижения температуры оказали стимулирующее влияние на высоту растений и боковое ветвление, но снизили отток ассимилятов в корни (табл. 3). К концу вегетации различий по накоплению биомассы растений между вариантами опыта не выявлено.

Растения бархатцев на флуктуации температуры в сезон вегетации реагировали, как и растения петунии: повышали свою устойчивость в ответ на резкие падения температуры в ночной период, снижали ее до уровня контроля при стабильно высокой температуре воздуха и практически мгновенно и значительно повышали холодоустойчивость при внезапном, а затем стабильном понижении температуры в конце вегетации. Следует отметить, что растения варианта ДРОП отличались более быстрой реакцией и значительно большим приростом холодоустойчивости в ходе всей вегетации (рис., В).

Обсуждение

У исследуемых видов, относящихся как к длиннодневным (петуния), так и к нейтральным (немезия, бархатцы) растениям, при использовании ежесуточных кратковременных снижений температуры в конце ночного периода не выявлен морфогенетический эффект (уменьшение линейных размеров растений). Известно, что реакция растений на кратковременные низкотемпературные воздействия связана с их принадлежностью к определенной фотопериодической группе. В частности, короткодневные и длиннодневные растения по-разному отвечают на кратковременное снижение температуры [Moe et al., 1995]. Большинство короткодневных растений, таких, как эуфорбия, бегония и др., имеют ярко выраженную термоморфогенетическую реакцию. Для них, как правило, достаточно 2-3-часового снижения температуры для уменьшения размеров растения. Длиннодневные растения (колокольчик, петуния, мелисса и др.) столь однозначной реакцией не обладают, и для уменьшения их высоты требуется более длительное низкотемпературное воздействие – до 6–9 ч [Mortensen, Moe, 1992; Moe et al., 1995]. Например, снижение температуры на 1,5 и 3 ч не вызывало ингибирующего морфогенетического эффекта (уменьшения высоты) у 14 видов растений, выращенных в условиях длинного (16 ч) фотопериода [Jensen, 1993]. Таким образом, 3-часового снижения температуры, вероятно, было недостаточно для получения термоморфогенетического эффекта у исследованных видов растений. Ранее нами была обоснована необходимость введения понятия оптимального ДРОП, параметры которого соответствуют наличию морфогенетического эффекта и увеличению прироста биомассы [Sysoeva et al., 1997]. То, что в условиях нашего эксперимента не выявлен морфогенетический эффект, может свидетельствовать о необходимости оптимизации условий ДРОП для выбранных видов декоративных растений.

ДРОП-обработка не влияла на сухую массу у растений немезии и петунии и достоверно увеличила сухую массу бархатцев. Однако в последействии температурных обработок рассады, к концу вегетации, различий между вариантами опыта по сухой массе у бархатцев уже не выявлено. Биомасса растений немезии в последействии обработки постоянной низкой температурой была значительно меньше, чем в варианте ДРОП и контроле, что может быть связано с более ранним старением растений варианта ПНТ, о чем свидетельствует наличие у них большого количества сухих побегов, а также снижение интенсивности цветения и уменьшение количества цветков.

Оказалось, что разные способы низкотемпературной обработки рассады декоративных растений вызывают неодинаковое повышение холодоустойчивости растений. Наиболее эффективной с точки зрения увеличения устойчивости была обработка растений ежесуточным кратковременным снижением температуры (вариант ДРОП). У всех изученных видов декоративных растений прирост холодоустойчивости в этом случае превышал аналогичный показатель в варианте ПНТ более чем в 2 раза. Ранее аналогичная закономерность была установлена для ряда сельскохозяйственных растений (огурец, пшеница, кукуруза, картофель), что позволило высказать гипотезу о различной природе реакций растений и механизмах формирования устойчивости при кратковременном и длительном низкотемпературных воздействиях [Марковская и др., 2000, 2008].

Особый интерес представляют данные по изменению холодоустойчивости растений, высаженных в открытый грунт после завершения низкотемпературных обработок. Анализ суточного изменения температуры в весенний и осенний периоды вегетации позволяет выделить три основных типа температурных флуктуаций (рис.), условно соответствующих различным низкотемпературным воздействиям на растения в эксперименте. Так, естественный режим стабильно низкой температуры в сутках соответствует экспериментальному длительному низкотемпературному воздействию. Суточный температурный градиент со значениями температуры ночи ниже температуры дня соответствует экспериментальному воздействию «положительный суточный температурный градиент», а резкое падение температуры в ночи при высоком уровне среднесуточной температуры – изученному нами приему ДРОП. Начальный период выращивания растений в открытом грунте характеризовался значительными колебаниями температуры воздуха, причем в июне практически ежесуточно были зафиксированы кратковременные (до 3 ч) ее падения ниже 12 °C. Вследствие этого с июня до начала июля холодоустойчивость растений, подвергнутых в рассадный период действию низких температур, оставалась на повышенном уровне (рис.). Устойчивость контрольных растений в этот период также начала возрастать, реагируя на естественные кратковременные низкотемпературные воздействия. В июле и в первой половине августа температура воздуха была высокой, без резких и внезапных падений в суточном цикле, что привело к снижению холодоустойчивости растений петунии и бархатцев до первоначального уровня контроля во всех вариантах опыта. У более холодостойкой немезии устойчивость хотя и снизилась в этот период, но все-таки оставалась выше контроля (рис.). В середине августа наступило внезапное похолодание с резким падением среднесуточной температуры ниже 12 °C. Растения всех изученных видов, подвергнутые в рассадный период действию кратковременных снижений температуры (вариант ДРОП), моментально отреагировали на такое похолодание значительным увеличением холодоустойчивости, прирост которой составлял 2,5-3,5°. Устойчивость контроля и растений в последействии обработки постоянной низкой температурой также повышалась, но постепенно, достигнув максимального уровня лишь спустя 10 дней, к концу августа. Таким образом, недельная обработка декоративных растений на стадии рассады при помощи приема ДРОП не только индуцировала более высокий прирост холодоустойчивости в сравнении с контролем и вариантом ПНТ, но и позволила растениям практически мгновенно ее повышать в ответ на внезапное действие неблагоприятных температур в период их последующей вегетации.

Помимо биологической продуктивности, морфогенетических показателей и устойчивости растений к действию неблагоприятных факторов среды качество декоративных растений определяется числом боковых побегов и сроками наступления цветения. Как отмечается в литературе, практически невозможно получить растения с оптимальным набором всех показателей качества. Так, например, выращивание растений петунии в условиях длинного фотопериода стимулирует раннее цветение, но не формирует боковые побеги, что значительно ухудшает ее качество [Matson, Erwin, 2003]. К аналогичному выводу пришли исследователи, которые изучали действие различного суточного интеграла света в рассадный период и его последействие на дальнейший рост и развитие растений в онтогенезе [Pramuk, Runkle, 2005]. Оказалось, что рассаде, выращенной при более низком суточном интеграле света, требовалось больше времени для наступления цветения. Подобное удлинение вегетативной фазы развития привело к увеличению накопления сухой массы растений и большим размерам цветков в момент наступления цветения. Качество растений улучшилось, однако цвести такие растения начинали позднее.

В нашем исследовании обработка рассады декоративных растений низкой температурой двух режимов - краткосрочным и постоянным воздействием - оказала влияние на качество не только самой рассады, но и на последующее развитие декоративных растений в ходе вегетации. Так, ДРОП-обработка способствовала усилению бокового ветвления рассады (немезия), накоплению биомассы (бархатцы), увеличению общего количества цветков и бутонов в пересчете на одно растение (петуния, бархатцы). Ежесуточное краткосрочное действие низкой температуры на рассаду не оказало влияния на процесс цветения у петунии, ускорило его у бархатцев и замедлило - у немезии. Постоянная низкая температура вызвала морфогенетический эффект (уменьшение высоты растений) у петунии и стимулировала процесс бутонизации рассады бархатцев.

В последействии ежесуточной кратковременной низкотемпературной обработки отмечено усиление бокового ветвления и увеличение высоты растений бархатцев. Кроме того, ДРОП-обработка в последействии увеличи-

ла не только общее количество цветков и бутонов у немезии и бархатцев, но и долю цветущих растений в конце вегетационного периода. Несмотря на то что растения бархатцев варианта ДРОП зацветали медленнее и позже контроля и варианта ПНТ, в момент завершения эксперимента они продолжали 100%-е цветение и имели много бутонов. Постоянная низкотемпературная обработка ускорила наступление цветения у растений немезии, замедлила его у бархатцев и не оказала влияния на процесс цветения растений петунии. К концу вегетации растения немезии в последействии ПНТ характеризовались меньшей биомассой и пониженной интенсивностью цветения по сравнению с контролем и вариантом ДРОП.

Таким образом, использование приема ежесуточного кратковременного снижения температуры (ДРОП) не только вызывает термоморфогенетический эффект, но и способствует усилению бокового ветвления, как установлено в настоящем исследовании для немезии и петунии, стимулирует цветение (бархатцы), увеличивает количество цветков на растении (петуния, бархатцы), а также общую цветочную продуктивность за сезон вегетации (немезия) и значительно повышает холодоустойчивость растений (немезия, петуния, бархатцы).

Проведенное исследование показало, что использование технологии ДРОП при выращивании рассады как декоративных, так и сельскохозяйственных растений обеспечивает получение растений не только заданного морфологического качества, но и устойчивых для роста и развития в переменных условиях вегетационного периода северных регионов. Особо перспективным является длительный эффект последействия различных способов низкотемпературной обработки рассады, оказывающий сильное влияние на процессы роста и развития растений. Ускорение развития, стимулирование процесса цветения и увеличение цветочной продуктивности в сочетании с повышенной устойчивостью к неблагоприятному температурному режиму обеспечивают преимущества такой рассады для выращивания в регионах с нестабильными условиями вегетационного пе-

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Марковская Евгения Федоровна

главный научный сотрудник, проф., д. б. н. Институт биологии Карельского научного центра РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910 эл. почта: evgenia@krc.karelia.ru

тел. (8142) 762706

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 10-04-00097).

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. C. 511-515.

Марковская Е. Ф., Сысоева М. И., Шерудило Е. Г. Феномен ежесуточного кратковременного влияния низких закаливающих температур на жизнедеятельность растения // Онтогенез. 2008. Т. 39, № 5. C. 323-332.

Сысоева М. И., Марковская Е. Ф., Харькина Т. Г. Современные подходы к выращиванию растений в условиях защищенного грунта (обзор) // Сельскохозяйственная биология. 2001. № 3. C. 96-98.

Филатов Н. Н., Назарова Л. Е., Сало Ю. А., Семенов А. В. Динамика и прогноз изменения климата Восточной Фенноскандии // Гидроэкологические проблемы Карелии и использование водных ресурсов. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2003. C. 33-39.

Jensen H. E. K. Influence of duration and placement of a high night temperature on morphogenesis of Dendratherma grandiflora Tzvelev // Scientia Hort. 1993. Vol. 54. P. 327-335.

Matson N. S., Erwin J. E. Temperature affects flower initiation and development rate of Impatiens, Petunia and Viola // Acta Hort. 2003. Vol. 624. P. 191-197.

Moe R., Willumsen K., Ihlebekk I. H. et al. DIF and temperature drop responses in SDP and LDP, a comparison // Acta Hortic. 1995. Vol. 378. P. 27–33.

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 Hortic. 1992. Vol. 327. P. 77-86.

Pramuk L. A., Runkle E. S. Photosynthetic daily light integral during the seedling stage influences subsequent growth and flowering of Celosia, Impatiens, Salvia, Tagetes and Viola // HortScience. 2005. Vol. 40. P. 1336-1339.

Sysoeva M. I., Markovskaya E. F., Kharkina T. G. Optimal temperature drop for the growth and development of young cucumber plants // Plant Growth Regulation. 1997. Vol. 6. P. 1-5.

Markovskaya, Eugenia

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: evgenia@krc.karelia.ru

tel.: (8142) 762706

Сысоева Марина Ивановна

главный научный сотрудник, доц., д. б. н. Институт биологии Карельского научного центра РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910

эл. почта: sysoeva@krc.karelia.ru

тел.: (8142) 762706

Шерудило Елена Георгиевна

старший научный сотрудник, к. б. н. Институт биологии Карельского научного центра РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910

эл. почта: sherudilo@krc.karelia.ru

тел.: (81422) 762706

Sysoeva, Marina

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: sysoeva@krc.karelia.ru

tel.: (8142) 762706

Sherudilo, Elena

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: sherudilo@krc.karelia.ru

tel.: (8142) 762706

УДК 581.1

ВЛИЯНИЕ ЕЖЕСУТОЧНЫХ КРАТКОВРЕМЕННЫХ СНИЖЕНИЙ ТЕМПЕРАТУРЫ НА СОСТОЯНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА РАСТЕНИЙ КАРТОФЕЛЯ В УСЛОВИЯХ ЗАРАЖЕНИЯ ФИТОПАРАЗИТИЧЕСКОЙ НЕМАТОДОЙ

М. И. Сысоева, В. В. Лаврова, Е. Ф. Марковская, Е. М. Матвеева, Е. Г. Шерудило

Институт биологии Карельского научного центра РАН

На восприимчивом и устойчивом к заражению картофельной цистообразующей нематодой сортах картофеля исследовано влияние ежесуточных кратковременных снижений температуры на функциональное состояние фотосинтетического аппарата растений с использованием метода флуориметрии. Показано, что можно выделить два этапа в реакции фотосинтетического аппарата растений на заражение: первый – до трех недель, когда отсутствуют видимые нарушения фотохимических реакций, вызванные заражением, и второй – до полутора месяцев, когда эти нарушения выявляются.

Ключевые слова: фитопаразитическая нематода *Globodera rostochiensis* Woll., ETR, qP, NPQ, квантовый выход фотосистемы II, ДРОП – кратковременное снижение температуры.

M. I. Sysoeva, V. V. Lavrova, E. F. Markovskaya, E. M. Matveeva, E. G. Sherudilo. EFFECT OF DAILY SHORT-TERM TEMPERATURE DROPS ONTHEFUNCTIONAL CONDITION OF THE POTATO PLANT PHOTOSYNTHETIC APPARATUS INVASION BY PHYTOPARASITE NEMATODE

The effect of daily short-term temperature drops on the functional condition of the plant photosynthetic apparatus was studied by fluorimetry in potato varieties susceptible and resistant to the potato cyst nematode. Two phases can be distinguished in the response of the photosynthetic apparatus to the infection: the first one – up to three weeks, when no infection-induced disturbances of photochemical reactions are visible, the second one – up to a month and a half, when such disturbances become detectable.

Key words: phytoparasitic nematode *Globodera rostochiensis* Woll., ETR, qP, NPQ, quantum yield of photosystem II, DROP – short-term temperature reduction.

Введение

Проблема разработки нехимических подходов для снижения заражения картофеля облигатным паразитом картофельной цистообразующей нематодой (КЦН) *Globodera rostochiensis* Woll. весьма актуальна. Одним из

направлений исследований в этой области является использование температуры [Wharton, Ramlov, 1995; Andreoglou et al., 2003; van Loenen et al., 2003]. В современных технологиях выращивания растений в условиях защищенного грунта широко применяются ежесуточные крат-

ковременные снижения температуры (ДРОПвоздействие), контролирующие габитус растений [Moe, Heins, 2000], а также увеличивающие их устойчивость и урожай [Марковская и др., 2008]. В предыдущих исследованиях нами было показано, что ДРОП-воздействие снижает отрицательное действие паразита на урожай растений картофеля [Матвеева и др., 2007; Matveeva et al., 2007; Сысоева и др., 2008]. Вопрос о механизмах действия ДРОП остается открытым. Известно, что одним из первых действие низкой температуры воспринимает фотосинтетический аппарат растения и задолго до проявления видимых признаков заражения могут отмечаться изменения на уровне отдельных реакций фотосинтеза [Климов, 1987; Климов и др., 1999; Дерябин и др., 2007]. Для изучения влияния заражения на растения успешно используются различные показатели флуоресценции, позволяющие оценить направленность изменений на уровне световых реакций фотосинтеза. В частности, установлено, что скорость электронного транспорта и коэффициент фотохимического тушения перспективны для оценки устойчивости растений сорго к заражению растением-паразитом Striga hermonthica (Del.) Benth., вызывающим значительные потери урожая зерновых [Rodenburg et al., 2008]. При вирусном заражении растений табака [Ryslava et al., 2003] и онцидиума [Chia, 1999] отмечено снижение максимальной фотохимической активности фотосистемы II (показатель Fv/Fm). В то же время у горчицы [Guo et al., 2005] и посконника [Funayama et al., 1997] величина Fv/Fm под действием заражения не изменялась. Данные по влиянию заражения КЦН на состояние фотосинтетического аппарата растений картофеля в доступной нам литературе отсутствуют.

Целью настоящей работы является исследование с использованием метода флуориметрии влияния ДРОП-воздействия на функциональное состояние фотосинтетического аппарата растений картофеля при заражении КЦН.

Материалы и методы

Работа выполнена на двух сортах картофеля в фазе трех листьев: сорте Невский, восприимчивом к заражению КЦН, и устойчивом сорте Сударыня. Растения каждого сорта выращивали 7 сут при температуре 23 °C и фотопериоде 12 ч, а затем в течение 6 сут подвергали ежесуточному снижению температуры до 5 °C на 2 ч в конце ночи (вариант ДРОП) или оставляли при оптимальных условиях (вариант контроль). Далее растения каждого варианта делили на две группы, одну из которых заражали КЦН

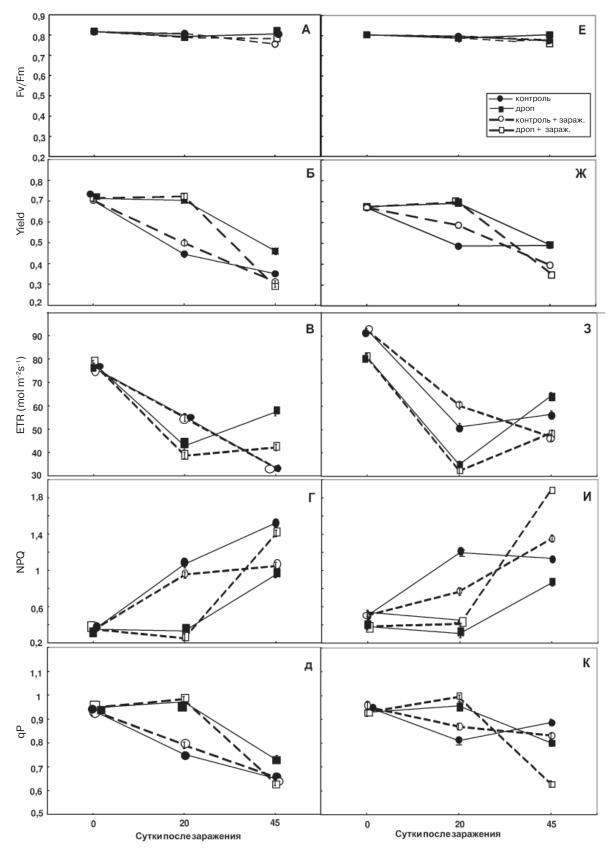
(10 цист/растение), а другую выращивали без заражения в оптимальных условиях.

Флуоресценцию хлорофилла измеряли при комнатной температуре 22 °C после адаптации листьев в темноте в течение 20 мин с помощью анализатора выхода фотосинтеза с импульсномодульным освещением MINI-PAM (Walz, Германия). Измерения проводили сразу по завершении низкотемпературных обработок непосредственно перед заражением (0 сут), а также на 20-е и 45-е сутки после заражения. Определяли следующие показатели флуоресценции: максимальный (потенциальный) квантовый выход фотохимической активности фотосистемы II (ФСІІ) (Fv/Fm), эффективный (реальный) квантовый выход фотохимической активности ФСII (yield), коэффициенты фотохимического (qP) и нефотохимического (NPQ) тушения, скорость электронного транспорта (ETR). Измерения проводили в 6-8-кратной повторности. Данные обработаны статистически с использованием пакета программ Statgraphics for Windows 7.0.

Результаты и обсуждение

По окончании низкотемпературных обработок, перед заражением показатели функционального состояния фотосинтетического аппарата растений, обработанных ДРОП, не отличались от контроля (рис.). Исключение составил показатель скорости транспорта электронов (ЕТR) у устойчивого сорта, значения которого в контроле были несколько выше, чем у опытных растений (рис., 3).

На 20-е сутки после заражения величина Fv/Fm у растений всех вариантов опыта и контроля сохранялась на исходном уровне, что может свидетельствовать об отсутствии стрессового состояния растительного организма (рис., А, Е). Однако разнонаправленные изменения других показателей свидетельствуют об изменении функционального состояния растений. Так, у контрольных растений обоих сортов, как зараженных, так и незараженных, отмечено снижение показателя эффективного квантового выхода ФСІІ (yield) (рис., Б, Ж), ETR (рис., В, 3) и величины фотохимического тушения (qP) (рис., Д, К). Причем на фоне снижения фотохимической активности отмечено усиление нефотохимического тушения (NPQ) (рис., Г, И). Эти процессы по направленности изменений сходны у изученных сортов, однако более существенные количественные различия выявлены между зараженными и незараженными растениями устойчивого сорта. Как у зараженных, так и у незараженных растений, подвергнутых ДРОП-обработке, показатели yield (рис., Б, Ж) и qP (рис., Д, K) сохранялись на высоком уровне



Влияние ежесуточных кратковременных снижений температуры (ДРОП) на показатели флуоресценции хлорофилла у здоровых и зараженных картофельной цистообразующей нематодой (КЦН) растений картофеля:

А-Д - восприимчивый сорт Невский, Е-К - устойчивый сорт Сударыня

и отсутствовала активизация процессов нефотохимического тушения (рис., Г, И). Однако скорость транспорта электронов в варианте ДРОП снижалась у зараженных и у незараженных растений, составляя около 30 % от исходного уровня (рис., В, З). Различий между устойчивым и восприимчивым сортом при этом не обнаружено. Сохраняющийся к 20-м суткам заражения высокий уровень фотохимической активности в варианте ДРОП свидетельствует об отсутствии у них, в отличие от контроля, ингибирования процессов на уровне первичных реакций фотосинтеза. Предыдущие исследования показали, что в последействии ДРОП растения (огурец, капуста, злаки, декоративные виды) переходят в состояние повышенной жизнедеятельности, устойчивости и более высокой продуктивности [Sysoeva et al., 2005; Марковская и др., 2008]. Полученные результаты указывают на то, что в последействии ДРОП-обработки зараженные растения могут противостоять воздействию паразита, сохраняя высокую фотохимическую активность ассимиляционного аппарата. Однако снижение скорости транспорта электронов у этих растений свидетельствует об изменениях, связанных с перестройкой метаболизма. Повидимому, новый уровень ETR обеспечивает повышенную функциональную активность организма в условиях действия паразита. Выявляемые нами изменения в работе фотосинтетического аппарата связаны с особенностями развития паразита на эндотермальном этапе, когда проникшие в корни растений инвазионные личинки нематоды (личинки 2 возраста J2) проходят развитие до фазы «личинки 4 возраста J4». Этот период в развитии паразита характеризуется активным питанием нематоды за счет метаболитов и потреблением энергии хозяина [Матвеева и др., 1997].

Последующий этап нашего исследования (20-45-е сутки после заражения) связан с изучением состояния фотосинтетического аппарата растений картофеля на эктодермальном этапе развития паразита, характеризующемся созреванием самок, оплодотворением и образованием яиц. Молодые самки прорывают эпидермис корня, оплодотворяются самцами, полость тела их постепенно заполняется яйцами, и они отмирают [Матвеева и др., 1997]. Особенностью развития паразита в этот период является отсутствие потребности в большом количестве питательных веществ. Такое снижение метаболической зависимости нематоды сопряжено с ингибированием фотосинтетической функции растения-хозяина. Именно в этот период у незараженных и зараженных растений контрольного варианта установлено снижение показателей yield, ETR и qP (рис., Б, В, Д) и увеличение нефотохимического тушения (рис., Г). Следует отметить, что у восприимчивого сорта Невский это снижение функциональной активности оказалось более значительным и однонаправленным (рис., А-Д), чем у устойчивого сорта Сударыня (рис., Е-К). Аналогичные закономерности изменений в реакции фотосинтетического аппарата отмечены в этот период и у растений, обработанных ДРОП. Так, показатели yield (рис., Б, Ж) и qP (рис., Д, К) снижались, а NPQ увеличивался (рис., Г, И), достигая наибольших значений у зараженных растений. Полученные данные могут свидетельствовать об ингибировании фотохимических процессов у растений к 45-м суткам заражения, как в контроле, так и при ДРОП-обработке. Однако несколько иные данные получены для скорости транспорта электронов. У растений как восприимчивого, так и устойчивого сортов, обработанных ДРОП, к 45-м суткам заражения величина ETR возрастала (рис., B, 3): на 10-20 % у зараженных и на 30 % – у незараженных растений. Возможно, в последействии ДРОП, на фоне перераспределения энергии в сторону нефотохимических процессов, активизируются защитные метаболические пути, в том числе антиоксидантные системы [Полесская, 2007], препятствующие нарушениям в работе фотосинтетического аппарата растений. Это обеспечивает более эффективную защиту ассимиляционного аппарата растений от инвазии патогена, а также приводит к более высокой продуктивности растений. В полевых исследованиях ранее было показано, что к концу вегетационного периода урожай клубней у растений картофеля, обработанных ДРОП, при заражении КЦН был значительно выше, чем без обработки [Сысоева и др., 2008]. Снижение большинства исследованных показателей флуоресценции к концу эксперимента, особенно у зараженных растений обоих сортов, может быть связано и с ускорением процессов старения растительного организма.

Полученные данные позволяют выделить два этапа в реакции фотосинтетического аппарата растений картофеля, обработанных ДРОП, на заражение КЦН: первый этап (до трех недель), когда отсутствуют видимые нарушения на уровне фотохимических реакций, вызванные заражением, и второй этап (до полутора месяцев), когда эти нарушения выявляются. Впервые проведенное исследование по влиянию ежесуточных кратковременных снижений температуры на становление связей между растением-хозяином и паразитом показало, что донорно-акцепторные отношения, складывающиеся между растением и паразитом, могут

корректироваться применением ДРОП-воздействия. Так, на эндотермальном этапе развития, когда паразит потребляет большое количество метаболитов, этот процесс, по принципу обратной связи, может стимулировать фотосинтетическую функцию. Растения в последействии ДРОП-обработки характеризуются более активным функциональным состоянием [Марковская и др., 2008], обеспечивающим повышение устойчивости и увеличение накопления метаболитов. Этот повышенный метаболический уровень организма может, по-видимому, расходоваться не только на рост и развитие самого растения-хозяина, но и на потребности паразитирующего на нем организма.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ-Карелия (№ 08-04-98833) и гранта Федерального агентства по образованию в рамках ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России».

Литература

Дерябин А. Н., Синькевич М. С., Климов С. В. и др. Особенности CO_2 -газообмена и структурной организации хлоропластов растений картофеля, трансформированных геном дрожжевой инвертазы, в условиях гипотермии // Физиология растений. 2007. Т. 54, № 4. С. 511–516.

Климов С. В. Биоэнергетические аспекты адаптации и устойчивости зимующих злаков к морозу // Усп. соврем. биологии. 1987. Т. 104. С. 251–267.

Климов С. В., Астахова Н. В., Трунова Т. И. Холодостойкость растений томата и огурца в связи с низкотемпературной активностью их фотосинтеза // Докл. АН. 1999. Т. 365. С. 279–282.

Марковская Е. Ф., Сысоева М. И., Шерудило Е. Г. Феномен ежесуточного кратковременного влияния низких закаливающих температур на жизнедеятельность растения // Онтогенез. 2008. Т. 39, № 5. С. 323–332.

Матвеева Е. М., Груздева Л. И., Евстратова Л. П. Влияние патогенов на ростовые процессы картофеля // Вестник РАСХН. 1997. № 4. С. 29–32.

ля // Вестник РАСХН. 1997. № 4. С. 29–32. Матвеева Е. М., Иешко Е. П., Сысоева М. И., Шерудило Е. Г. Температурообусловленные реакции паразито-хозяинных отношений в системе «картофель – картофельная цистообразующая нематода» // Нематоды естественных и трансформированных экосистем. Петрозаводск: ПИН, 2007. С. 62–65.

Полесская О. Г. Растительная клетка и активные формы кислорода: Учебное пособие. М.: КДУ, 2007. 140 с.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Сысоева Марина Ивановна

главный научный сотрудник, д. б. н. Институт биологии Карельского научного центра РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910

эл. почта: sysoeva@krc.karelia.ru

тел.: (8142) 762706

Сысоева М. И., Матвеева Е. М., Шерудило Е. Г., Марковская Е. Ф. Способ повышения устойчивости картофеля к картофельной цистообразующей нематоде // Тр. Междунар. Форума по проблемам науки, техники и образования / Под ред. В. В. Вишневского. М.: Академия наук о Земле, 2008. Т. 2. С. 72–74.

Сысоева М. И., Слободяник И. И., Шерудило Е. Г., Василевская Н. В. Влияние ежесуточных кратковременных снижений температуры на процессы органообразования у Cucumis sativus L. в условиях разных фотопериодов // Известия РАН. Сер. Биологическая. 2007. № 6. С. 765–767.

Andreoglou F. I., Vagelas I. K., Wood M. et al. Influence of temperature on the motility of *Pseudomonas oryzihabitans* and control of *Globodera rostochiensis* // Soil Biology and Biochemistry. 2003. Vol. 35, N 8. P. 1095–1101.

Chia T. F., He J. Photosynthesic capacity in Oncidium (*Orchidacceae*) plants after virus eradication // Environ. Exp. Bot. 1999. Vol. 42. P. 11–16.

Funayama S., Soloike K., Terashima I. Photosynthetic properties of leaves of Eupatorium makinoi infected by a geminivirus // Photosyn. Res. 1997. Vol. 52. P. 253–261.

Guo D. P., Guo Y. P., Zhao J. P. et al. Photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in leaves of stem mustard (*Brassica juncea* var. tsatsai) after turnip mosaic virus infection // Plant Science. 2005. Vol. 168. P. 57–63.

Matveeva E. M., Ieshko E. P., Sysoeva M. I., Sherudilo E. G. Temperature-dependent reactions of host-parasite relationships in system «potato – potato cyst-forming nematode» // Russian Journal of Plant Nematology. 2007. Vol. 15, N 2. P. 172.

Moe R., Heins R. D. Thermo- and Photomorphogenesis in Plants // Advances in Floriculture Research / Ed. Strømme E. Ås: Agric. Univ., 2000. Rep. N 6. P. 52–64.

Rodenburg J., Bastiaans L., Shapendonk Ad. H. C. M. et al. CO₂-assimilation and chlorophyll fluorescence as indirect selection criteria for host tolerance against *Striga* // Euphytica. 2008. Vol. 160, N 1. P. 75–87.

Ryslava H., Muller K., Semuradova S. et al. Photosynthesis and activity of phosphoenolpyruvate carboxylase in Nicotiana tabacum L. leaves infected by potato virus A and potato virus Y // Photosynthetica. 2003.Vol. 41. P. 357–363.

Sysoeva M. I., Sherudilo E. G., Markovskaya E. F. et al. Temperature drop as a tool for cold tolerance increment in plants // Plant Growth Regulation. 2005. Vol. 46. P. 189–191.

van Loenen M. C. A., Turbett Y., Mullins C. E. et al. Low temperature-short duration steaming of soil kills soil-borne pathogens, nematode pests and weeds // European Journal of Plant Pathology. 2003. Vol. 109, N 9. P. 993–1002.

Wharton DA, Ramlov H. Differential scanning studies on the cysts of the potato-cyst nematode *Globodera rostochiensis* during freezing and melting // Journal of Experimental Biology. 1995. Vol. 198, N 12. P. 2512–2555.

Sysoeva, Marina

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: sysoeva@krc.karelia.ru

tel. (8142) 762706

Лаврова Виктория Витальевна

аспирант

Институт биологии Карельского научного центра РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910

эл. почта: vicandra@mail.ru

тел.: (8142) 762706

Марковская Евгения Федоровна

главный научный сотрудник, проф., д. б. н. Институт биологии Карельского научного центра РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910

эл. почта: evgenia@krc.karelia.ru

тел.: (8142) 762706

Матвеева Елизавета Михайловна

старший научный сотрудник, к. б. н. Институт биологии Карельского научного центра РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910

эл. почта: matveeva@krc.karelia.ru

тел.: (8142) 783622

Шерудило Елена Георгиевна

старший научный сотрудник, к. б. н. Институт биологии Карельского научного центра РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910

эл. почта: sherudilo@krc.karelia.ru

тел.: (8142) 762712

Lavrova, Victoria

PhD student

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: vicandra@mail.ru

tel.: (8142) 762706

Markovskaya, Eugenia

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: evgenia@krc.karelia.ru

tel.: (8142) 762706

Matveeva, Elizaveta

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: matveeva@krc.karelia.ru

tel.: (8142) 783622

Sherudilo, Elena

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: sherudilo@krc.karelia.ru

tel.: (8142) 762712

УДК 581.1.

ВЛИЯНИЕ НИЗКИХ ПОВРЕЖДАЮЩИХ И ЗАКАЛИВАЮЩИХ ТЕМПЕРАТУР НА АКТИВНОСТЬ ПРОТЕОЛИТИЧЕСКИХ ФЕРМЕНТОВ И ИНГИБИТОРОВ ПРОТЕИНАЗ В ЛИСТЬЯХ РАСТЕНИЙ ОГУРЦА

А. Ф. Титов, С. А. Фролова, В. В. Таланова

Институт биологии Карельского научного центра РАН

В листьях проростков огурца (*Cucumis sativus* L.), подвергнутых действию низких повреждающих и закаливающих температур, изучали активность сериновых протеиназ (амидаз), цистеиновых протеиназ и ингибиторов трипсина. Показано, что под влиянием повреждающей температуры (5 °C) происходит быстрое и значительное увеличение активности амидаз, цистеиновых протеиназ и ингибиторов трипсина. При действии закаливающей температуры (10 °C) также отмечено некоторое усиление активности протеиназ и ингибиторов, которое предшествует во времени повышению холодоустойчивости проростков. Однако при достижении максимальной устойчивости активность амидаз и ингибиторов трипсина снижается, в то время как активность цистеиновых протеиназ сохраняется на достигнутом уровне в течение всего процесса закаливания растений. Полученные результаты свидетельствуют об участии цистеиновых протеиназ, амидаз и ингибиторов трипсина в защитно-приспособительных реакциях растений огурца на действие как повреждающих, так и закаливающих температур.

Ключевые слова: *Cucumis sativus* L., амидазы, цистеиновые протеиназы, ингибиторы трипсина, низкие закаливающие и повреждающие температуры.

A. F. Titov, S. A. Frolova, V. V. Talanova. EFFECT OF LOW DAMAGING AND HARDENING TEMPERATURES ON THE ACTIVITY OF PROTEOLYTIC ENZYMES AND PROTEINASE INHIBITORS IN CUCUMBER LEAVES

The activity of serine proteinases (amidases), cysteine proteinases and trypsin inhibitors was studied in the leaves of cucumber (*Cucumis sativus* L.) plantlets exposed to low damaging and hardening temperatures. Exposure to a damaging temperature (5 °C) causes rapid and significant rise in the activity of amidases, cysteine proteinases and trypsin inhibitors. During exposure to a hardening temperature (10 °C) we also noted some intensification of the proteinase and inhibitor activity, preceding the rise in the plants' cold resistance. After maximum resistance had been reached however, the activity of amidases and trypsin inhibitors decreases, whereas cysteine proteinase activity remains at the same high level throughout the hardening process. The results suggest cysteine proteinases, amidases and trypsin inhibitors participate in the protective and adaptive response of cucumber plants to both damaging and hardening temperatures.

Key words: *Cucumis sativus* L., amidases, cysteine proteinases, trypsin inhibitors, low hardening and damaging temperatures.

Введение

Как известно, в защитно-приспособительные реакции растений на действие неблагоприятных факторов внешней среды вовлечены многие физиологические и биохимические процессы [Тарчевский, 2001; Чиркова, 2002; Войников и др., 2004; Титов и др., 2006; Трунова, 2007]. Среди участников последних важную роль играют протеолитические ферменты, которые участвуют не только в деградации белковых молекул, но и в регуляции многих внутриклеточных процессов посредством реакций ограниченного протеолиза [Тарчевский, 2001]. Увеличение активности различных классов протеолитических ферментов отмечено при воздействии на растения биотических [Мосолов, Валуева, 2006; Домаш и др., 2008] и абиотических факторов, таких как тепловой стресс [Александрова и др., 1999], засоление [Parida et al., 2004; Домаш и др., 2008], водный дефицит [Cruz de Cavalho et al., 2001; Wisniewski, Zagdanska, 2001; Heing et al., 2004], тяжелые металлы [Домаш и др., 2008]. Что касается аккумуляции в растениях ингибиторов протеолитических ферментов, выступающих в качестве регуляторов активности протеиназ, то их защитная роль хорошо изучена только в отношении биотических факторов [Валуева, Мосолов, 2002; Мосолов, Валуева, 2005, 2008]. Участие же ингибиторов протеиназ в реакции растений на действие абиотических факторов изучено слабо, и имеются лишь единичные сведения, касающиеся засоления и водного стресса [Dowling et al., 1992; Dombrowski, 2003]. Роль протеолитических ферментов и ингибиторов протеиназ в реакции растений на действие низких повреждающих и закаливающих температур также почти не исследована, поэтому целью нашей работы стало изучение активности протеиназ и их ингибиторов в листьях проростков огурца, подвергнутых действию указанных температур.

Материалы и методы

Эксперименты проводили с проростками огурца (*Cucumis sativus* L.) сорта Зозуля, выращенными в рулонах фильтровальной бумаги на питательном растворе Кнопа в камере искусственного климата при температуре воздуха 25 °C, его относительной влажности 60–70 %, освещенности около 10 клк и фотопериоде 14 ч. По достижении недельного возраста проростки подвергали действию повреждающей (5 °C) или закаливающей (10 °C) температуры при неизменных прочих условиях.

Активность сериновых протеиназ (амидаз) определяли с помощью метода Эрлангера с соавт. [Erlanger et al., 1961] с использованием синтетического субстрата – $N_{\rm q}$ -бензоил-DL-аргинин-4-нитроанилида гидрохлорида (БАПА). Активность цистеиновых протеиназ определяли по модифицированному методу Кунитца [Sgarbieri et al., 1964]. Ингибиторную активность оценивали по подавлению активности протеолитических ферментов [Morichara et al., 1967]. Концентрацию белка определяли по Брэдфорду [Bradford, 1976], используя в качестве контроля бычий сывороточный альбумин.

На рисунках приведены средние арифметические значения по 2–3 независимым опытам, проведенным в 5–10-кратной биологической повторности, и их стандартные ошибки. В статье обсуждаются величины, достоверные при $P \leq 0,05$.

Результаты и обсуждение

Установлено, что уже в первые минуты и часы действия повреждающей температуры 5 °С на проростки огурца в их листьях происходит значительное (в 2–2,5 раза) увеличение активности цистеиновых протеиназ и амидаз (рис. 1). Активность ингибиторов трипсина уже через 15 мин экспонирования проростков огурца при 5 °С также возрастала в 2,5 раза, а в последующие 5 ч действия холода постепенно снижалась (рис. 1). Существенно, что под влиянием указанного низкотемпературного воздействия холодоустойчивость проростков огурца снижалась [Фролова, 2008].

В начальный период действия на проростки закаливающей (10 °C) температуры также происходило повышение активности протеолитических ферментов и ингибиторов трипсина, хотя амплитуда этих изменений была заметно меньше, чем в условиях холодового повреждения (рис. 1). Тем не менее увеличение активности амидаз отмечено в течение первого часа действия закаливающей температуры, а усиление активности цистеиновых протеиназ и ингибиторов трипсина – через 0,5–5 ч от начала закаливания.

Необходимо подчеркнуть, что в период существенного повышения активности протеолитических ферментов (первые 5 ч действия температуры 10 °C) холодоустойчивость проростков еще не изменялась, а ее заметный рост начинался только через 8 ч от начала температурного воздействия [Фролова, 2008]. Последующее действие температуры 10 °C вызывало дальнейшее возрастание устойчивости, которая достигала своего максимума на 4-е сутки закаливания. В связи с этим представляло интерес проследить характер изменения протеолитической активности в период повышения холодоустойчивости растений.

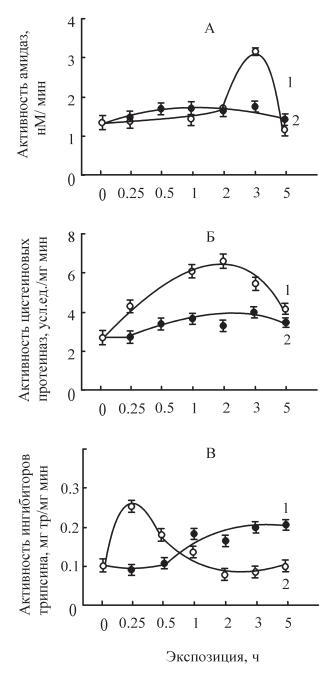


Рис. 1. Динамика активности амидаз (A), цистеиновых протеиназ (Б) и ингибиторов трипсина (В) в листьях проростков огурца в начальный период действия низкой повреждающей (5 °C) и закаливающей (10 °C) температуры:

1 – действие температуры 5 °C, 2 – действие температуры 10 °C

Установлено, что в условиях действия закаливающей температуры 10 °С активность цистеиновых протеиназ у огурца в течение 7 сут сохранялась на уровне, близком к исходному, т. е. характерному для проростков, не подвергавшихся холодовому закаливанию (рис. 2). Изменения активности амидаз и ингибиторов трипсина у проростков огурца в целом имели

сходную динамику: в течение первых суток закаливания их активность резко снижалась (в 1,5 раза – для амидаз и в 2 раза – для ингибиторов трипсина) (рис. 2). Еще через сутки протеолитическая активность возвращалась к исходным значениям (амидазы) или несколько превышала их (ингибиторы трипсина), а затем, до момента выхода устойчивости на постоянный уровень, активность амидаз и ингибиторов трипсина снижалась (рис. 2).

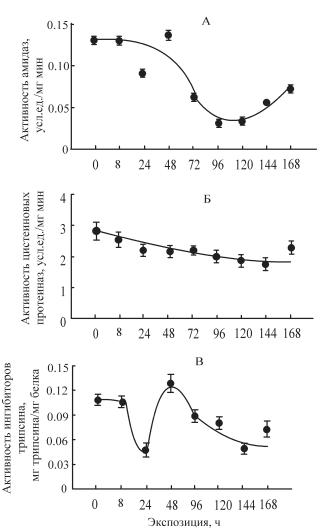


Рис. 2. Влияние закаливающей температуры (10 °C) на активность амидаз (A), цистеиновых протеиназ (Б) и ингибиторов трипсина (В) в листьях проростков огурца

Очевидно, что увеличение активности амидаз и цистеиновых протеиназ в листьях проростков огурца, отмеченное уже в первые минуты и часы действия повреждающей температуры (5 °C), свидетельствует о начавшихся деструктивных процессах, которые необходимо блокировать и обеспечить восстановление нарушенных или поврежденных структур и функций. Вероятно, именно на это и направлено наблюдаемое в

начальный период действия холода повышение активности ингибиторов протеиназ. Последующее увеличение активности протеиназ и снижение активности ингибиторов трипсина, уже не справляющихся в данных условиях с нарастающим влиянием протеолиза, сопровождаются снижением холодоустойчивости растений, нарушением различных физиолого-биохимических процессов и повреждением различных клеточных структур, которые в конечном итоге могут приводить к гибели клеток, тканей и организма в целом.

Проведенные исследования также выявили особенности изменения активности протеолитических ферментов в процессе холодовой адаптации (закаливания) проростков огурца. В частности, в начальный ее период отмечено возрастание активности амидаз, в то время как при достижении максимального уровня устойчивости она снижалась. В отличие от этого, стабильно высокий уровень активности цистеиновых протеиназ наблюдался на протяжении всего процесса закаливания, что, вероятнее всего, свидетельствует об их участии в процессах, связанных не только с ростом холодоустойчивости растений, но и с поддержанием ее на повышенном уровне. Отметим, что ранее значительное повышение активности цистеиновых протеиназ наблюдали при действии на растения пшеницы низкой [Фролова, Титов, 2008] и высокой [Александрова и др., 1999] закаливающих температур.

В целом полученные нами результаты свидетельствуют о том, что реакция растений на действие низких повреждающих и закаливающих температур связана с усилением протеолитических процессов. В частности, возрастающая активность амидаз и цистеиновых протеиназ в начальный период воздействия холода усиливает распад белков в клетках растений. Вероятно, контролируя концентрацию белков и пептидов, протеолитические ферменты участвуют в модификации и устранении биополимеров, уже не выполняющих (или выполняющих не в полной мере) в этих условиях необходимые организму функции, а также обеспечивают клетку мономерными субстратами для синтеза стрессовых (шоковых) белков [Блехман, Шеламова, 1992; Тарчевский, 2001], которые являются важным фактором устойчивости клеток [Войников и др., 2004; Титов и др., 2006; Трунова, 2007].

Отмеченное в процессе повышения устойчивости усиление активности ингибиторов трипсина, которое происходит на фоне некоторого снижения активности трипсиноподобных протеиназ, определяется их способностью обратимо связывать ферменты и пере-

водить их в неактивное состояние [Валуева, Мосолов, 2002]. Следовательно, выступая в качестве регуляторов активности протеиназ, ингибиторы протеолитических ферментов предотвращают преждевременный распад вновь синтезированных белков, способствуя тем самым поддержанию повышенной холодоустойчивости.

Таким образом, полученные нами результаты позволяют заключить, что изменения в активности цистеиновых протеиназ, амидаз и ингибиторов трипсина выступают в качестве одной из неспецифических защитноприспособительных реакций растений в начальный период действия на них как закаливающих, так и повреждающих температур. Однако в дальнейшем в условиях холодового повреждения протеиназы и их ингибиторы играют важную роль в развитии необратимых (деструктивных) процессов, а при закаливающих температурах – способствуют долговременной адаптации растений.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 10-04-00650а).

Литература

Александрова И. Ф., Веселов А. П., Ефременко Ю. Р. Протеолитическая активность прорастающих семян пшеницы при тепловом стрессе // Физиология растений. 1999. Т. 46, № 1. С. 223–225.

Блехман Г. И., Шеламова Н. А. Синтез и распад макромолекул в условиях стресса // Усп. соврем. биологии. 1992. Т. 112, № 2. С. 281–297.

Валуева Т. А., Мосолов В. В. Роль ингибиторов протеолитических ферментов в защите растений // Успехи биол. химии. 2002. Т. 42. С. 193–216.

Войников В. К., Боровский Г. Б., Колесниченко А. В., Рихванов Е. Г. Стрессовые белки растений. Иркутск: Ин-т географии СО РАН, 2004. 129 с.

Домаш В. И., Шарпио Т. П., Забрейко С. А., Сосновская Т. Ф. Протеолитические ферменты и ингибиторы трипсина высших растений в условиях стресса // Биоорганическая химия. 2008. Т. 34, № 3. С. 353–357.

Мосолов В. В., Валуева Т. А. Ингибиторы протеиназ и их функции у растений // Прикл. биохим. и микробиол. 2005. Т. 41, № 3. С. 261–282.

Мосолов В. В., Валуева Т. А. Участие протеолитических ферментов во взаимодействии растений с фитопатогенными микроорганизмами // Биохимия. 2006. Т. 71, № 8. С. 1034-1042.

Мосолов В. В., Валуева Т. А. Ингибиторы протеиназ в биотехнологии растений (обзор) // Прикл. биохим. и микробиол. 2008. Т. 44, № 3. С. 261–269.

Тарчевский И. А. Метаболизм растений при стрессе. Казань: Фэн, 2001. 448 с.

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

Трунова Т. И. Растение и низкотемпературный стресс. Тимирязевские чтения. М.: Наука, 2007. Т. 64.

Фролова С. А. Влияние низкой температуры на активность протеиназно-ингибиторной системы растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2008. 23 с.

Фролова С. А., Титов А. Ф. Активность протеолитических ферментов и ингибиторов трипсина в листьях пшеницы в начальный период действия и в последействии низкой закаливающей температуры // Известия РАН. Сер. биол. 2008. № 5. С. 549–552.

Чиркова Т. В. Физиологические основы устойчивости растений. СПб.: СПбГУ, 2002. 244 с.

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

Cruz de Cavalho M. H., d'Arcy-Lameta A., Roy-Macauley H. et al. Aspartic protease in leaves of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and cowpea (*Vigna unguiculata* L.): enzymatic activity, gene expression and relation to drought susceptibility // FEBS Letters. 2001. Vol. 492, N 3. P. 242–246.

Dombrowski J. E. Salt stress activation of wound-related genes in tomato plants // Plant Physiol. 2003. Vol. 132, N 4. P. 2098–2107.

Dowling W. L., Mauxion F., Fauvarque M. O. et al.

A *Brassica napus* transcript encoding a protein related to the Kunitz protease inhibitor family accumulates upon water stress in leaves, not in seeds // Plant J. 1992. Vol. 2. P. 658–693.

Erlanger D. F., Kokowski N., Cohen W. Proteinases activity in biological substrats // Arch. Biochem. Biophys. 1961. Vol. 95. P. 271–278.

Heing B., Ugrinovicc K., Sustar-Vozlic J., Kidric M. Different classes of proteases are involved in the response to drought of *Phaseolus vulgaris* L. cultivars differing in sensitivity // J. Plant Physiol. 2004. Vol. 161, N 5. P. 519–530.

Morichara K., Oka T., Tsuzuki H. Proteases activity // Biochem. Biophys. Acta. 1967. Vol. 139. P. 382–397.

Parida A. K., Das A. B., Mittra B., Mohanty P. Saltstress induced alterations in protein profile and protease activity in the mangrove Bruguiera parviflora // Z. Naturforsch. 2004. Vol. 59, N 5/6. P. 408–414.

Sgarbieri V. C., Gupte S. M., Kramer D. E., Whitaker J. R. Ficus enzymes. I. Separation of the proteolitic enzymes of *Ficus carica* and *Ficus glabrata* latices // J. Biol. Chem. 1964. Vol. 239, N 7. P. 2170.

Wisniewski K., Zagdanska B. Genotype-dependent proteolytic response of spring wheat to water deficiency // J. Exp. Bot. 2001. Vol. 52, N 360. P. 1455–1463.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Титов Александр Федорович

председатель КарНЦ РАН, чл.-корр. РАН, д. б. н. Институт биологии Карельского научного центра РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910

эл. почта: krcras@krc.karelia.ru

тел.: (8142) 769710

Фролова Светлана Анатольевна

младший научный сотрудник, к. б. н. Институт биологии Карельского научного центра РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910

эл. почта: frolova@krc.karelia.ru

тел.: (8142) 762712

Таланова Вера Викторовна

ведущий научный сотрудник, д. б. н. Институт биологии Карельского научного центра РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910

эл. почта: talanova@krc.karelia.ru

тел.: (8142) 762712

Titov, Alexandr

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: krcras@krc.karelia.ru

tel.: (8142) 769710

Frolova, Svetlana

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: frolova@krc.karelia.ru

tel.: (8142) 762712

Talanova, Vera

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: talanova@krc.karelia.ru

tel. (8142) 762712

УДК 591.111.1: 636.934.57

МУТАНТНЫЕ НОРКИ КАК МОДЕЛЬ В БИОМЕДИЦИНСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

Л. Б. Узенбаева¹, А. Г. Кижина¹, В. А. Илюха^{1, 2}, Н. Н. Тютюнник¹

Представлены результаты исследования гранулогенеза в нейтрофильных и эозинофильных лейкоцитах у половозрелых норок трех генотипов – стандартной темнокоричневой (+/+), монорецессивной серебристо-голубой (p/p) и дирецессивной сапфировой (a/ap/p). У норок сапфирового окраса наблюдается аномалия лейкоцитов, сходная с синдромом Чедиак-Хигаши (СЧХ). Дефект гранул формируется в лейкоцитах костного мозга, находящихся как в митотическом, так и постмитотическом периоде созревания. Наибольшая степень нарушения (самая большая величина и наименьшее количество гранул) обнаружена в период функциональной зрелости в лейкоцитах запасного пула костного мозга и циркулирующих в периферической крови. Норки, гомозиготные по гену алеутского окраса (a/a), в том числе и сапфировые, могут быть использованы в качестве модельных животных для исследования биологии и патологии клеточных органелл.

Ключевые слова: лейкоциты, костный мозг, периферическая кровь, норки, устойчивость, генотипы.

L. B. Uzenbaeva, A. G. Kizhina, V. A. Ilukha, N. N. Tutyunnik. THE MUTANT MINKS AS A MODEL OF BIOMEDICAL INVESTIGATIONS

Granulogenesis in netrophil and eosinophil leucocytes of standard (+/+), monorecessive silver-blue (p/p) and direcessive sapphire (a/ap/p) adult mink were studied. The leucocyte abnormality like Chediak-Higashi syndrome (CHS) was demonstrated in sapphire mink. Defect of granules is formed in leucocytes of bone marrow at mitotic and post mitotic stages of maturations. The largest degree of disturbance (maximal size and minimal number of granules) was reveal in bone marrow and blood mature leucocytes. Minks with aleutian mutation (a/a), including sapphire mink can be used as model for research biology and pathology of cell organelles.

 \mbox{Key} words: leucocytes, bone marrow, peripheral blood, minks, resistance, genotypes.

Введение

Известно, что для изучения наследственных аномалий особую ценность представляют мутантные формы лабораторных животных [Бландова и др., 1983]. В биомедицинских исследованиях могут быть использованы некоторые окрасы, полученные в результате мутаций в ходе одомашнивания американской норки

(Mustela vison Schreber, 1777). В настоящее время у норки уже зафиксировано 35 мутаций пигментации доминантной, полудоминантной и рецессивной природы, на основе которых в условиях клеточного разведения создано свыше ста комбинативных окрасочных форм [Ильина, Кузнецов, 1983; Колдаева и др., 2003; Трапезов, Трапезова, 2009]. При этом было показано, что мутации генов окраски, как правило, влияют на

¹ Институт биологии Карельского научного центра РАН

²Петрозаводский государственный университет

физиологические и биохимические признаки, в частности, на репродуктивные качества и жизнеспособность организма [Беляев и др., 1981].

Генетическая формула окраски стандартной темно-коричневой норки, близкой к дикому типу, может быть представлена формулой AABBCCddeeffGGHHIIJJKKMMnnOOPPRRQQssTTwwzz [Колдаева и др., 2003; Трапезов, Трапезова, 2009]. Гены, определяющие другие наследственные качества, в ней не обозначены. С точки зрения влияния на устойчивость организма особый интерес представляет изучение рецессивной алеутской мутации (a/a) и комбинативных форм норок, созданных на ее основе.

Алеутские норки (прежние известные названия ганметалл, голубые Вариса, алеутские голубые), имеющие почти черный с голубым оттенком мех, появились в 1939 г. в США [Ильина, Кузнецов, 1983; Beautiful Fur..., 1988; Трапезов, Трапезова, 2009]. Несмотря на повышенный спрос, норки этого генотипа вследствие пониженной воспроизводительной способности и резистентности, а также небольших размеров тела не получили широкого распространения. В той или иной степени гомозиготное состояние гена алеутской окраски у комбинативных форм норок негативно влияет на жизнеспособность, устойчивость к ряду заболеваний и репродуктивную функцию. Более поздними исследованиями было показано, что норки, рецессивные по гену алеутского (a/a) окраса, имеют дефект лейкоцитов [Padgett et al., 1963], сходный с синдромом Чедиак-Хигаши (СЧХ) человека [Chediak, 1952; Higashi, 1954]. Согласно литературным данным, аналогичная СЧХ генетическая патология выявлена у животных из различных таксономических групп - герефордской породы крупного рогатого скота [Padget et al., 1964], бежевых мышей и крыс [Ozaki et al., 1994], персидских кошек [Kramer et al., 1977] и дельфинов-косаток [Ridgway, 1979]. Из пушных зверей, разводимых в неволе, аномальные лейкоциты наблюдаются и у некоторых рецессивных мутаций лисиц и песцов - жемчужной Мансфилда (b/b s/s) и сапфировой (p/p s/s), а также редкой формы голубых песцов - арктик блу (g/g) [Ness et al., 1985; Beautiful Fur..., 1988].

Кроме алеутских, атипичные лейкоциты содержатся в крови у некоторых ди- и трирецессивных комбинативных форм мутантных норок [Lutzner et al., 1966]. К ним относятся норки, гомозиготные по алеутскому гену, в частности – сапфировые $(a/a\ p/p)$, лавандовые $(m/m\ a/a)$, голубой ирис $(a/a\ p^s/p^s\ или\ a/a\ p/p)$, пастельсапфировые $(b/b\ a/a\ p/p)$, виолет $(m/m\ a/a\ p/p)$, жемчужные американские $(k/k\ a/a\ p/p)$ и хоуп $(r/r\ a/a\ p/p)$.

При этом заболевании у норок наблюдается повышение чувствительности к бактериальной и вирусной инфекции, ослабление пигментации, склонность к лимфоидной пролиферации, кровоизлияниям в слизистые оболочки, а также анемия и высокая смертность в раннем возрасте. Рассматриваемая патология носит системный характер, о чем свидетельствует наличие необычных «включений» или больших гранул в лейкоцитах и клетках различных органов: печени, поджелудочной железы, желудка, слизистой двенадцатиперстной кишки, надпочечников, гипофиза и прианальных желез. Аномальные органеллы в тканях «неалеутских» норок обнаруживаются редко, что, возможно, связано с влиянием токсических факторов и возраста [Lutzner et al., 1966]. Параллельно с увеличением гранул и изменением их формы в лейкоцитах и тканях у норок с алеутской мутацией наблюдается нарушение пигментогенеза в волосах и радужной оболочке глаз [Lutzner et al., 1966].

В предыдущих исследованиях нами установлено, что в лейкоцитах крови сапфировых норок, гомозиготных по серебристо-голубому (*p/p*) и алеутскому (*a/a*) генам, содержатся увеличенные гранулы, которые, исходя из данных цитохимического анализа, являются морфологической разновидностью лизосом [Узенбаева и др., 2004, 2009]. Дефектные гранулы являются пероксидазопозитивными, и в них обнаружена активность лизосомальных ферментов (альфанафтилацетат и нафтол-AS-D-хлорацетат эстераза), а также катионный протеин. Вне этих гранул сосредоточены ШИК-положительный материал, а в эозинофилах – и щелочная фосфатаза.

С целью изучения механизма формирования дефекта изучали процесс гранулогенеза в лейкоцитах у сапфировых норок (a/ap/p). Сравнительный анализ проводили по отношению к стандартной темно-коричневой норке (+/+), близкой к исходному типу, и монорецессивной серебристо-голубой (p/p).

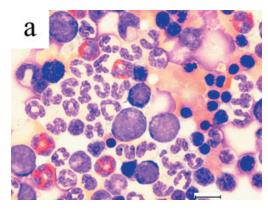
Материалы и методы

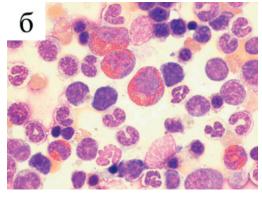
Исследование осуществлено на половозрелых норках обоего пола, разводимых в зверохозяйстве Республики Карелия. На окрашенных по Паппенгейму мазках крови и костного мозга из эпифизов трубчатых костей на светомикроскопическом уровне оценивали морфологические особенности лейкоцитов при созревании от миелоцита до зрелого нейтрофила и после выхода в периферическую кровь [Справочник..., 1975]. Для определения величины аномальных гранул в лейкоцитах и получения микрофотографий у сапфировых норок использовали компьютерную систему анализа изображений (програм-

ма Видио-Тест-Мастер-4) с цветной цифровой видеокамерой. Обработку цифрового материала проводили общепринятыми методами вариационной статистики.

Результаты и обсуждение

В постнатальном онтогенезе у млекопитающих и человека созревание эритроцитов, зернистых лейкоцитов и мегакариоцитов происходит в костном мозге. Имеются единичные сведения о его составе и морфологии лейкоцитов у норок [Пономаренко, 2007]. Полученные нами микрофотографии клеточного состава костного мозга представлены на рис. 1.





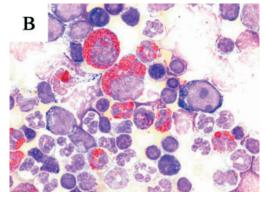


Рис. 1. Клетки костномозгового кроветворения: а – стандартной темно-коричневой (+/+), б – монорецессивной серебристо-голубой (p/p), в – дирецессивной сапфировой (a/ap/p) норок. Здесь и на рис. 3, 4 окраска по Паппенгейму. Об. 100, ок. 10. Масштаб 10 мкм

Морфологический анализ показал, что у половозрелых стандартных темно-коричневых (рис. 1, а), серебристо-голубых (рис. 1, б) и сапфировых (рис. 1, в) норок костный мозг имеет обычный для млекопитающих клеточный состав, в котором наблюдаются элементы гранулоцитарного, эритроцитарного, мегакариоцитарного рядов, находящихся на различных стадиях созревания (рис. 2). Среди гранулоцитов преобладают нейтрофильные формы, в меньшей степени видны эозинофильные и совсем редко – базофильные лейкоциты. Мононуклеары – моноциты, макрофаги, лимфоциты и плазматические клетки - обнаружены в незначительном количестве. Встречаются остеобласты, остеокласты, фигуры митоза и апоптоза. Стволовые клетки, которые, как известно, в нормальных условиях также присутствуют в кроветворной ткани, по морфо-цитохимическим критериям идентифицировать невозможно [Кисляк, Ленская, 1978; Козинец и др., 2004]. В периферической крови в норме, как правило, имеются зрелые лейкоциты и только в небольшом количестве - палочкоядерные формы.

В костном мозге лейкоциты гранулоцитарного ряда (нейтрофилы, эозинофилы, базофилы) проходят путь от молодой незрелой до функционально-активной клетки (рис. 2). Различают следующие стадии созревания миелобласты, промиелоциты, миелоциты, метамиелоциты, палочкоядерные и зрелые формы. Клеточные элементы первых трех стадий (миелобласты, промиелоциты, миелоциты) относятся к пролиферирующему пулу, а последующие (метамиелоциты, палочкоядерные и зрелые формы) - составляют класс неделящихся клеток. Зрелые лейкоциты представляют запасной пул клеток, поступающих в циркуляцию, в связи с запросами организма. Начиная с промиелоцита, в зависимости от характера циоплазматической зернистости - эозинофильной, нейтрофильной и базофильной - созревание идет в трех направлениях. На представленной упрощенной схеме гранулогенеза видно, что при развитии от промиелоцита до зрелого гранулоцита происходит изменение величины клетки, свойств цитоплазмы и формы и структуры ядра и формирование гранулярного аппарата. Перечисленные признаки являются критериями в оценке различных стадий гранулоцитов. Мы в своих исследованиях опирались на рекомендации, имеющиеся в работах по гематологии [Кисляк, Ленская, 1978; Козинец и др., 2004; Соболева, Владимирская, 2004].

Важнейшим моментом в дифференцировке лейкоцитов гранулоцитарного ряда, относящихся к высокоспециализированным

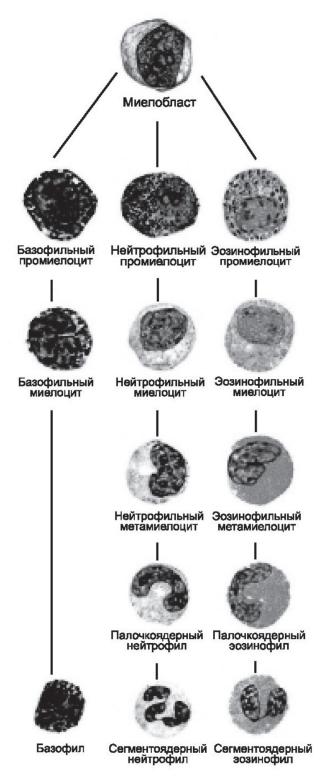


Рис. 2. Гранулоцитарный росток костного мозга (по Т. Н. Соболевой и Е. Б. Владимирской, 2004)

клеткам, является образование органелл, именуемых гранулами – первичными (азурофильные) и вторичными (специфические) в нейтрофилах и специфическими в эозинофилах. В исследованиях нейтрофилов показано присутствие трех типов гранул [Алмазов и др., 1979; Козинец др., 2001], в эозинофилах – одного

[Козинец др., 2001] или двух. Кроме относительно крупных эозинофильных гранул иногда наблюдаются еще более мелкие, которые образуются на стадии метамиелоцита [Дроздов, Дроздова, 2008]. Первичные и вторичные гранулы не идентичны по содержанию ферментов и других биологически активных соединений. Согласно литературным данным, первичный гранулогенез в нейтрофилах осуществляется в ранних промиелоцитах (иногда в миелобластах), вторичный - в миелоцитах. Цитоплазматическая сеть и комплекс Гольджи, участвующие в процессе образования гранул, особенно развиты на ранних этапах развития и редуцируются при созревании. В ранних лейкоцитах норок наличие белоксинтезирующего аппарата продемонстрировано в электронномикроскопических исследованиях [Lutzner et al., 1966].

Стандартные темно-коричневые (генетический символ – (+/+) и серебристо-голубые *норки* (p/p). Зрелые нейтрофильные лейкоциты и их предшественники у стандартных и серебристо-голубых норок имеют едва заметную зернистость, а эозинофильные - относительно крупные специфические гранулы. В морфологии этих двух типов клеток, находящихся на разных стадиях, обнаружено большое сходство (рис. 3). Структурно-морфологических различий на свето-микроскопическом уровне в ранних и зрелых нейтрофилах и эозинофилах между стандартными и серебристо-голубыми норками не выявлено. Однако ультрацитохимический анализ свидетельствует о некоторых особенностях гранулогенеза и морфологии лейкоцитов у норок по сравнению с другими хорошо изученными животными, в частности кроликами и морскими свинками [Davis et al., 1971a, b]. К одной из ранних морфологически распознаваемых стадий гранулоцитов относятся промиелоциты - самые крупные клетки с бобовидным или округлым ядром, с видимыми нуклеолами, базофильной цитоплазмой и розовой или розовато-фиолетовой зернистостью. Ранние нейтрофильные и эозинофильные промиелоциты иногда трудно различимы между собой. В миелоцитах сохраняется базофилия цитоплазмы, иногда заметны нуклеолы, снижено ядерно-цитоплазматическое отношение (рис. 3, а, д). Последующие изменения в метамиелоцитах (рис. 3, б, е), палочкоядерных (3, в, ж), а также зрелых нейтрофилах и эозинофилах направлены на уменьшение базофилии цитоплазмы и сегментацию ядра (рис. 3, 3, г).

Эозинофильные лейкоциты проходят те же стадия развития, что и нейтрофильные (рис. 3, a-r). При созревании от миелоцита до

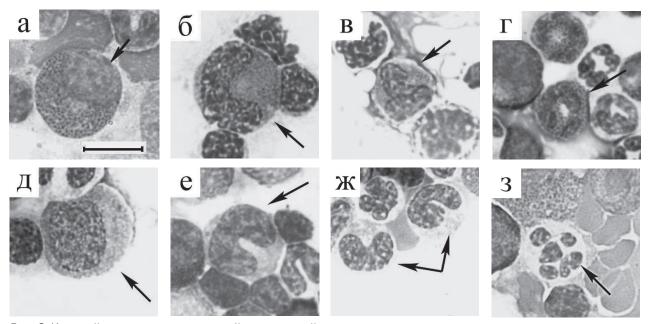


Рис. 3. Костный мозг темно-коричневой стандартной норки: эозинофильные миелоцит (а) и метамиелоцит (б), палочкоядерный (в) и сегментоядерный (г) эозинофилы, нейтрофильные миелоцит (д) и метамиелоцит (е), палочкоядерный (ж) и сегментоядерный (з) нейтрофилы (отмечены стрелками)

зрелого эозинофила исчезают ядрышки, снижается степень базофилии цитоплазмы и ядерноцитоплазматическое соотношение, происходит сегментация ядра. Для миелоцитов характерна обильная оранжево-красная зернистость, которая образуются в промиелоцитах. В молодых миелоцитах встречаются незрелые гранулы, более темного цвета, чем в зрелых эозинофилах. В цитоплазме зрелых эозинофилов и их предшественников у темно-коричневых и серебристоголубых норок, так же как и у других видов млекопитающих, имеется многочисленные отно-

сительно однородные по форме и размеру оранжево-розовые гранулы. Величина их при созревании эозинофилов у норок этих генотипов если и изменяется, то очень незначительно.

Сапфировые норки (a/a p/p). В гранулоцитах костного мозга у сапфировых норок формируются аномально большие гранулы. Микрофотографии клеточных элементов костного мозга сапфировых норок представлены на рис. 4, а морфометрические параметры гранул при созревании нейтрофилов и эозинофилов – на рис. 5 и 6.

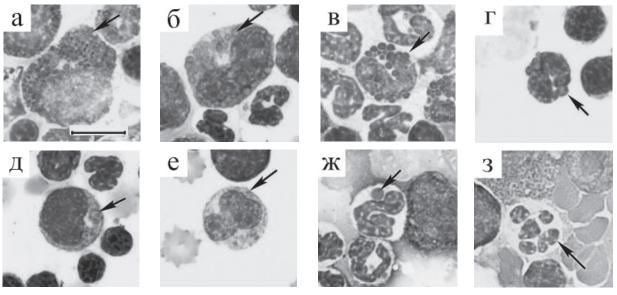


Рис. 4. Костный мозг сапфировой норки:

эозинофильные миелоцит (а) и метамиелоцит (б), палочкоядерный (в) и сегментоядерный (г) эозинофилы, нейтрофильные миелоцит (д) и метамиелоцит (е), палочкоядерный (ж) и сегментоядерный (з) нейтрофилы. В цитоплазме видны «гигантские» гранулы (отмечены стрелками)

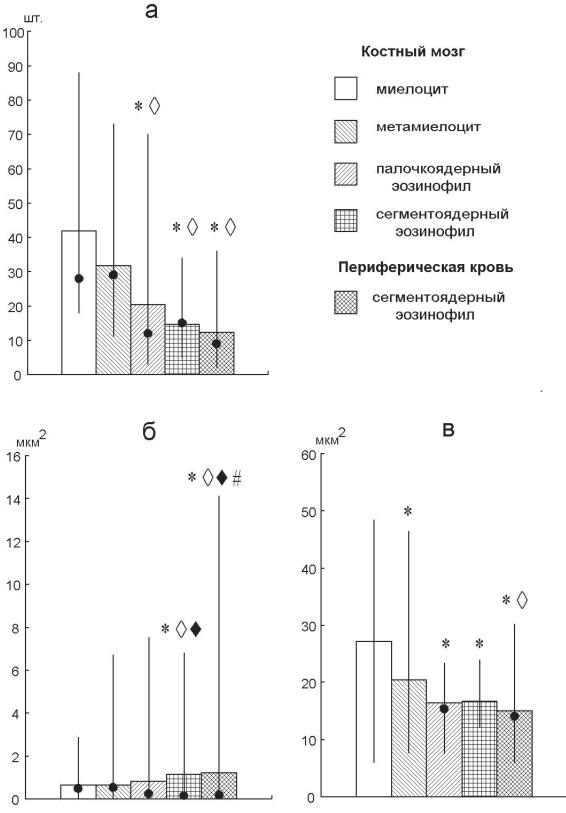


Рис. 5. Количество (a), площадь (б) и суммарная площадь гранул (в) в эозинофилах сапфировых норок:

представлены средние значения (столбики), моды (точки) и границы колебаний. Различия достоверны по сравнению с эозинофильным * – миелоцитом, ◊ – метамиелоцитом, ♦ – палочкоядерным эозинофилом и # – со зрелым эозинофилом костного мозга (критерий Вилкоксона – Манна – Уитни)

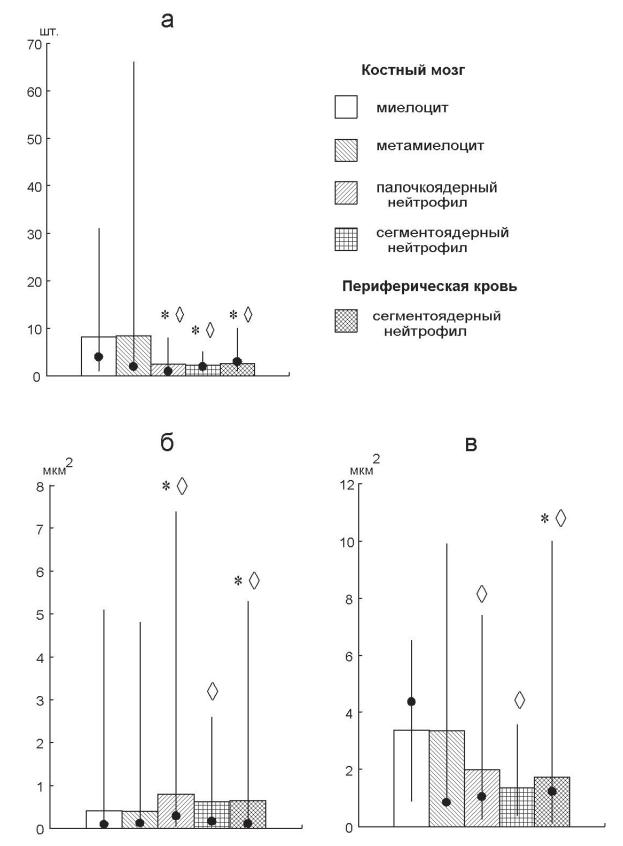


Рис. 6. Количество (а), площадь (б) и суммарная площадь (в) в нейтрофилах сапфировой норки: различия достоверны по сравнению с нейтрофильным * – миелоцитом и \Diamond – метамиелоцитом (критерий Вилкоксона – Манна – Уитни)

Особенно демонстративны изменения количества, величины, формы и структуры гранул, происходящие в эозинофилах (рис. 4, а-г; 5). На ранних стадиях, в частности в миелоцитах, обнаружены сравнительно крупные, почти однородные гранулы, без заметных в световом микроскопе признаков слияния (рис. 4, а). Иногда среди них присутствуют и более мелкие, соизмеримые с нормальными гранулами, характерными для темно-коричневых норок. По-видимому, в процессе гранулогенеза в миелоцитах у сапфировых норок по сравнению со стандартными и серебристо-голубыми, как правило, формируются гранулы большей величины. В последующие стадии выявлено их укрупнение, которое усиливается по мере созревания (рис. 4, б-г). Полученные данные согласуются с электронно-микроскопическими исследованиями, в которых показано, что нарушения нарастают в процессе развития [Davis et al., 1971b].

Помимо образования «гигантских» гранул наблюдается уменьшение их количества (рис. 5, а). В пролиферирующем пуле это может быть связано с распределением между дочерними клетками в ходе митоза, в остальные периоды в метамиелоцитах, палочкоядерных и сегментоядерных эозинофилах за счет слияния гранул в конгломераты. Об объединении отдельных эозинофильных гранул и образовании единой сложной структуры, ограниченной мембраной, свидетельствуют морфологические признаки. В ходе дифференцировки количество гранул уменьшается в 3 или немногим больше раза от 41,9 в эозинофильном миелоците до 14,6 в зрелом эозинофиле костного мозга и до 12,4 в периферической крови (рис. 5, а). Причем различия в более зрелых формах - палочкоядерных и зрелых эозинофилах - достоверны по сравнению с ранними - миелоцитами и метамиелоцитами.

Объединение и слияние гранул, а возможно, и их деструкция приводят к тому, что общая площадь, занимаемая гранулами в зрелых клетках, ниже, чем в молодых (рис. 5, в). В зрелых эозинофилах костного мозга и крови величина одной гранулы достоверно выше, по сравнению с предыдущими стадиями (рис. 5, б). Различия между зрелыми эозинофилами крови и костного мозга также достоверны. Из исследованных нами стадий наиболее крупные гранулы обнаружены в зрелых эозинофилах периферической крови, а относительно мелкие - в миелоцитах. Границы колебаний морфометрических параметров, как правило, особенно велики на ранних этапах развития и в сегментоядерных нейтрофилах крови.

Изменение морфометрических параметров аномальных гранул в процессе созревания нейтрофильных лейкоцитов носит иной, более сложный характер, хотя направленность изменений одинакова (рис. 6). В нейтрофилах нарушение процесса формирования гранул происходит на более ранних стадиях, чем в эозинофилах. Об этом свидетельствует наличие аномальных структур в клеточных элементах митотического пула – миелоцитах (рис. 4, д). В них наблюдаются скопления крупных гранул, повидимому ограниченных мембраной в общую структуру, что не свойственно стандартным и серебристо-голубым норкам. Конгломераты в световом микроскопе имеют сложное строение, они состоят из мелких гранул кирпичнокрасного цвета и менее плотного, светлого матрикса. Электронно-микроскопическими исследованиями подтверждено наличие в лейкоцитах у мутантных алеутских норок неправильной формы «гигантских включений», состоящих из электронно-плотных тел и ламеллярных структур. Патологически измененные гранулы присутствуют наряду с нормальными, имеющими округлую, овальную или гантелеобразную форму [Lutzner et al., 1966].

Наибольшее количество аномальных гранул выявлено на ранних стадиях развития - в миелоцитах и метамиелоцитах (рис. 4, д-е; 6, а). В зрелых элементах – нейтрофилах и палочкоядерных формах - содержание гранул по сравнению с миелоцитами и метамиелоцитами уменьшается, но величина их становится больше (рис. 4, ж-з; 6, б). При созревании от миелоцита до зрелого нейтрофила костного мозга и периферической крови количество гранул соответственно снижается в 3,7 и 3,1 раза, а площадь одной гранулы в среднем увеличивается в 1,5 раза. Различие в содержании гранул в палочкоядерных и зрелых нейтрофилах существенно ниже, а величина отдельной гранулы выше, чем в миелоцитах и метамиелоцитах.

В результате нарушения гранулогенеза в периферическую кровь поступают нейтрофилы с патологически измененными гранулами, состоящими из гомогенного материала, окрашивающегося менее интенсивно, чем на ранних стадиях созревания.

Заключение

Таким образом, в костном мозге у норок исходного типа, стандартных темно-коричневых (генетический символ -+/+), и монорецессивных мутантных серебристо-голубых норок (p/p) выявлены сходные морфологические изменения в процессе созревания от миелоцита до

зрелого нейтрофила и эозинофила. У дирецессивных сапфировых норок (а/ар/р), содержащих в гомозиготном состоянии ген алеутской окраски, наблюдается нарушение гранулогенеза. Дефект заключается в формировании в лейкоцитах гранулоцитарного ряда - нейтрофилах, эозинофилах и базофилах - аномально увеличенных цитоплазматических гранул за счет уменьшения их количества. Укрупнение гранул обнаружено на всех этапах созревания, включая клеточные элементы пролиферирующего пула и в постмитотическом периоде. На светооптическом уровне в части нейтрофилов и во всех эозинофилах наблюдается образование единой структуры, которая состоит из мелких гранул и менее плотного, светлого матрикса. Характер изменений развития аномальных гранул в гранулоцитах - нейтрофилах и эозинофилах – неодинаков. Если в нейтрофилах процесс укрупнения отдельных гранул происходит, как правило, уже в миелоцитах, то в эозинофилах наиболее интенсивно на последующих стадиях развития - в палочкоядерных и зрелых нейтрофилах. Различия в формировании аномальных гранул в нейтрофилах и эозинофилах, по-видимому, объясняются функциональными особенностями этих типов гранулоцитов и, возможно, временем прохождения отдельных стадий в процессе клеточной дифференцировки. Результаты наших исследований и литературные данные свидетельствуют о том, что аномалия лейкоцитов имеет сходство с редким врожденным заболеванием - СЧХ человека и некоторых животных. Норки, гомозиготные по гену алеутского окраса (a/a), в том числе и сапфировые, могут быть использованы в качестве модельных животных как для исследования механизма патологии лизосом, характерной для СЧХ, так и вообще для изучения биологии клеточных органелл.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов Президента РФ НШ-306.2008.4 и НШ-3731.2010.4.

Литература

Алмазов В. А., Зарицкий Ю. А., Мамаев Н. Н. и др. Физиология лейкоцитов человека. М.: Наука, 1979. 232 с.

Беляев Д. К., Исакова Г. К., Назарова Г. Г. Влияние генотипа на развитие норок в раннем эмбриональном периоде // Доклады Академии наук. 1981. Т. 260, № 5. С. 1251–1253.

Бландова З. К., Душкин В. А., Малашенко А. М., Шмидт Е. Ф. Линии лабораторных животных для медико-биологических исследований. М.: Наука, 1983. 191 с.

Дроздов А. А., Дроздова М. В. Заболевания крови. Полный справочник. М.: Эксмо, 2008. 608 с.

Ильина Е. Д., Кузнецов Г. А. Основы генетики и селекции пушных зверей. М.: Колос, 1983. 279 с.

Кисляк Н. С., Ленская Р. В. Клетки крови у детей в норме и патологии. М.: Медицина, 1978. 256 с.

Козинец Г. И., Высоцкий В. В., Погорелов В. М. и др. Кровь и инфекция. М.: Триада-фарм, 2001. 456 с.

Козинец Г. И., Шишканова З. Г., Сарычева Т. Г. и др. Клетки крови и костного мозга. Атлас. М.: Медицинское информационное агентство, 2004. 2003 с.

Колдаева Е. М., Милованов Л. В., Трапезов О. В. Породы пушных зверей и кроликов. М.: Колос, 2003. 240 с.

Пономаренко Д. Г. Влияние иммуномодулятора на морфофункциональные показатели органов иммунной системы норок при алеутской болезни: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ставрополь, 2007. 25 с.

Соболева Т. Н., Владимирская Е. Б. Морфологический состав крови и костного мозга у детей // Вопросы гематологии, онкологии и иммунопатологии в педиатрии. 2004. Т. 3, № 4. С. 65–73.

Справочник по клиническим лабораторным методам / Ред. Е. А. Кост. М.: Медицина, 1975. С. 38–46.

Трапезов О. В., Трапезова Л. И. Воспроизводящаяся коллекция окрасочных генотипов американской норки (Mustela vison Schreber, 1777) на экспериментальной звероферме Института цитологии и генетики СО РАН // Информационный вестник ВОГиС. 2009. Т. 13, № 3. С. 554–570.

Узенбаева Л. Б., Илюха В. А., Тютюнник Н. Н., Голубева А. Г. Особенности морфологии лейкоцитов крови у норок сапфирового окраса // Проблемы экологической физиологии пушных зверей. Петрозаводск, 2004. Вып. 3. С. 46–54.

Узенбаева Л. Б., Голубева А. Г., Илюха В. А., Тютюнник Н. Н. Влияние мутаций, затрагивающих окраску меха, на цитохимические особенности лейкоцитов крови у американской норки (*Mustela vison* Schreber, 1777) // Информационный вестник ВОГиС. 2009. Т. 13, № 3. С. 571–587.

Beautiful Fur Animals – and their colour genetics / Eds. N. N. Ness, E. J. Einarsson, O. Lohi, G. Jorgensen. Glostpup: Scientifur, 1988. 271 p.

Chediak M. Nouvelle anomalie leucocytaire de caractere constitutionnel et familial // Rev. Hematol. 1952. Vol. 7. P. 362–367.

Davis W. C., Spicer S. S., Greene W. B., Padgett G. A. Ultrastructure of bone marrow granulocytes in normal mink and mink with the homolog of the Chediak-Higashi trait of humans. I. Origin of the abnormal granules present in the neutrophils of mink with the C-HS trait of humans // Lab. Invest. 1971a. Vol. 24, N 4. P. 303–317.

Davis W. C., Spicer S. S., Greene W. B., Padgett G. A. Ultrastructure of cells in bone marrow and peripheral blood of normal mink and mink with the homologue of the Chediak-Higashi trait of humans. II. Cytoplasmic granules in eosinophils, basophils, mononuclear cells and platelets // Amer. J. of Pathol. 1971b. Vol. 63, N 3. P. 411–427.

Higashi O. Congenital gigantism of peroxidase granules. The first case ever reported of qualitative abnormality of peroxidase // Tohoku J. Exp. Med. 1954. Vol. 59. P. 315–332.

Kramer J. W., Davis W. C., Prieur D. J. The Chediak-Higashi syndrome of cats // Lab. Invest. 1977. Vol. 36, N 5. P. 554–562.

Leader R. W., Padgett G. A., Gorham J. R. Studies of abnormal leukocyte bodies in the mink // Blood. 1963. Vol. 22, N 4. P. 477–484.

Lutzner M. A., Lowrie C. T., Jordan H. W. Giant granules in leucocyte in beige mouse // J. Hered. 1967. Vol. 58. P. 299–300.

Lutzner M. A., Tierney J. H., Benditt E. P. Giant granules and widespread cytoplasmic inclusions in a genetic syndrome of aleutian mink // Lab. Invest. 1966. Vol. 14, N 12. P. 2063–2079.

Ness N., Lium B., Sjaastad Ø. et al. Norwegian Pearl Fox (Omberg Pearl) with Chediak Higashi Syndrome and its Relationship to other Pearl Mutations // Scientifur. 1985. Vol. 9, N 3. P. 197–199.

Ozaki K. et al. Chediak-Higashi syndrome in rats: light and electron microscopical characterization of abnormal

granules in beige rats // J. Comp. Path. 1994. Vol. 110. P. 369–379.

Padgett G. A., Leader R. W., Gorham J. R. Hereditary abnormal leukocyte granules in mink // Federation Proc. 1963. Vol. 22. P. 428.

Padgett G. A., Leader R. W., Gorham J. R., O'Marry C. C. The familial occurrence of the Chediak-Higashi syndrome in mink and cattle // Genetics. 1964. Vol. 49. P. 505–512.

Ridgway S. H. Reported causes of death of captive killer whales (*Orcinus orca*). // J. Wildl. Dis. 1979. Vol. 15. P. 99–104.

Spritz R.A. Genetic defects in CHS and beige mouse // J. Clin. Immunol. 1998. Vol. 18, N 2. P. 97–105.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Узенбаева Людмила Борисовна

старший научный сотрудник, к. б. н. Институт биологии Карельского научного центра РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910 тел.: (8142) 573107

Кижина Александра Геннадьевна

главный биолог Институт биологии Карельского научного центра РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910

эл. почта: golubewa81@yandex.ru

тел.: (8142) 573107

Илюха Виктор Александрович

зав. лаб. экологической физиологии животных, д. б. н. Институт биологии Карельского научного центра РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия. 185910

эл. почта: ilyukha@krc.karelia.ru

тел.: (8142) 573107

Тютюнник Николай Николаевич

главный научный сотрудник, д. с.-х. н., профессор Институт биологии Карельского научного центра РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910

эл. почта: tyutyunnik@krc.karelia.ru

тел.: (8142) 573107

Uzenbaeva, Lyudmila

Institute of Biology, Karelian Research Center, Russian Academy of Science

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia tel.: (8142) 573107

Kizhina, Alexadra

Institute of Biology, Karelian Research Center, Russian Academy of Science

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: golubewa81@yandex.ru

tel.: (8142) 573107

Ilyukha, Victor

Institute of Biology, Karelian Research Center, Russian Academy of Science

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: ilyukha@krc.karelia.ru

tel.: (8142) 573107

Tyutyunnik, Nikolay

Institute of Biology, Karelian Research Center, Russian Academy of Science

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: tyutyunnik @krc.karelia.ru

tel.: (8142) 573107

УДК 591.542: 591.1: 599.323.4

ВЛИЯНИЕ ПОСТОЯННОГО ОСВЕЩЕНИЯ НА АНТИОКСИДАНТНУЮ СИСТЕМУ КРЫС ЗАВИСИТ ОТ ВОЗРАСТА ЖИВОТНЫХ

Е. А. Хижкин¹, Т. Н. Ильина¹, Т. А. Лотош², В. А. Илюха^{1, 2}, И. А. Виноградова², В. Н. Анисимов³

Исследована активность антиоксидантных ферментов и содержание токоферола в различных органах, а также продолжительность жизни крыс, подвергавшихся воздействию постоянного освещения с месячного и четырнадцатимесячного возраста. Установлено, что влияние постоянного освещения начиная с 14-месячного возраста способно приводить к более позднему «старению» антиоксидантной системы, что, возможно, является одной из причин продления жизни животных. Содержание животных с месячного возраста при постоянном освещении оказывает противоположное воздействие на компоненты АОС и сопровождается сокращением жизни крыс.

Ключевые слова: постоянное освещение, антиоксидантная система, продолжительность жизни.

E. A. Khizhkin, T. N. Ilyina, T. A. Lotosh, V. A. Ilukha, I. A. Vinogradova, V. N. Anisimov. EFFECT OF CONTINUOUS LIGHT ON RATS ANTIOXIDANT SYSTEM IS DEPEND ON ANIMALS AGE

We evaluated the effect of exposure to constant light started at the age of 1 month and at the age of 14 months on the survival, life span and age-related dynamics of activity antioxidant enzymes and level of α -tocopherol in various organs in comparison to the rats maintained at the standard (12 : 12) light/dark regimen. The exposure to constant light started at the age of 14 months delayed aging of enzymatic and non-enzymatic component of antioxidant defence system that, probably, is one of the reasons of prolongation of a life span of animals. Circadian disruption induced by light-at-night started at the age of 1 month accelerates aging.

Key words: light-at-night, antioxidant enzymes, life span.

Введение

Открытие чуть более полувека назад мелатонинсекретирующей роли эпифиза привело к интенсивному изучению физиологических функций этого органа, ранее считавшегося рудиментарным. Установленные для мелатонина уникальные антиоксидантные свойства позво-

лили возвести эпифиз в ранг органов, контролирующих не только формирование различных биологических ритмов, но и процесс старения, по крайней мере, у млекопитающих [Pierpaoli, Bulian, 2001]. Несмотря на то что свет является практически единственным экологическим фактором, обладающим четко выраженной суточной и сезонной периодичностью, физиоло-

¹ Институт биологии Карельского научного центра РАН

²Петрозаводский государственный университет

³ НИИ онкологии им. проф. Н. Н. Петрова Росмедтехнологий

гические механизмы его влияния на организм млекопитающих выяснены слабо [Анисимов, 2008]. Практически одновременно с открытием мелатонина получила свое распространение, а чуть позже и подтверждение свободнорадикальная теория старения Хармана - Эмануэля [Harman, 1956; Эмануэль, 1975]. Два открытия позволили модулировать с помощью различных световых режимов как состояние антиоксидантной системы (АОС), так и влияние на продолжительность жизни. Было обнаружено, что продолжительность жизни животных отрицательно коррелирует с уровнем основного метаболизма и аутоокисляемостью тканей [Dowling, Simmons, 2009], а одним из способов защиты клеток от действия активных форм кислорода является повышение или восстановление активности антиоксидантных ферментов (АОФ), в том числе и в результате их синтеза *de novo* [Gutteridge, 1995].

Однако нерешенным остается вопрос, связанный, прежде всего, с моментом начала воздействия постоянного освещения, вызывающего функциональное «выключение» пинеальной железы. В литературе имеются сведения о том, что эпифиз в определенные возрастные периоды способен запускать внутреннюю «программу» старения организма [Pierpaoli, Bulian, 2001, 2005].

Целью нашего исследования было изучение влияния постоянного освещения, воздействие которого начиналось в возрасте одного (период становления репродуктивной функции) и четырнадцати (время начала снижения синтеза половых гормонов и «старения» многих физиологических функций) месяцев, на активность АОФ – супероксиддисмутазы (СОД) и каталазы, содержание токоферола в органах, а также на продолжительность жизни крыс.

Материалы и методы

Опыт проводили на самцах и самках крыс линии ЛИО, содержавшихся на стандартном рационе вивария со свободным доступом к воде. Были сформированы 3 группы животных: первая содержалась в стандартных условиях освещения в течение всей жизни (12 часов свет/12 часов темнота; LD) и являлась контрольной, вторая и третья – при постоянном освещении с возраста одного месяца (LL-1) и 14 месяцев (LL-14), соответственно.

У крыс первых двух групп (LD и LL-1) образцы тканей печени, почек, сердца отбирали после декапитации в 6, 12, 18 и 24 месяца, у животных третьей группы (LL-14) – в 15, 18, 24 и 30 месяцев. Определение активности фермен-

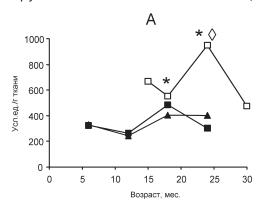
тов проводили спектрофотометрически: СОД по модифицированной адренохромной методике [Misra, Fridovich, 1972], каталазы – по количеству разложенной перекиси водорода [Bears, Sizer, 1952]. Концентрацию токоферола определяли методом ВЭЖХ [Скурихин, Двинская, 1989]. Оценивали различные показатели, характеризующие продолжительность жизни в каждой из групп: среднюю продолжительность жизни (СПЖ), СПЖ последних 10 % крыс и максимальную продолжительность жизни (МПЖ) животных. Полученные данные обрабатывали общепринятыми методами вариационной статистики, сравнение проводили с применением непараметрического критерия Вилкоксона - Манна - Уитни, влияние факторов оценивали с использованием дисперсионного анализа [Коросов, Горбач, 2007]. Работа выполнена с соблюдением международных принципов Хельсинкской декларации о гуманном отношении к животным, принципов гуманности, изложенных в директиве Европейского Сообщества (86/609/EC), «Правил проведения работ с использованием экспериментальных животных», «Биоэтических правил проведения исследований на человеке и животных».

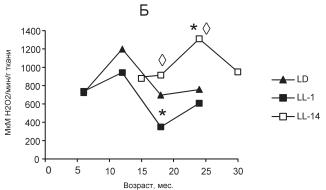
Результаты и обсуждение

Установлено, что с возрастом происходит в разной степени выраженное рассогласование в работе ферментов антиоксидантной системы у крыс первых двух групп. В печени и почках крыс групп LD и LL-1 отмечено снижение активности СОД к 12 месяцам с последующим увеличением к 18-месячному возрасту, тогда как активность каталазы, наоборот, повышалась у 12-месячных крыс и снижалась к 18 месяцам. В отличие от этого, у крыс, содержавшихся при постоянном освещении с 14 месяцев, наблюдалась синхронность изменений активности ферментов - при увеличении активности СОД возрастала и активность каталазы. Для этих ферментов в обоих органах зарегистрирована сезонная цикличность изменений активности. При сохранении этой цикличности у группы LL-14 наблюдалась и более высокая активность обоих ферментов, причем ее максимальные значения отмечались в двухлетнем возрасте, а не в 12 и 18 месяцев, как это происходило в первых двух группах (рис. 1, 2).

В сердечной мышце у крыс, содержавшихся в условиях стандартного и постоянного освещения с месячного возраста, активность СОД снижалась уже к первому году и сохранялась на этом уровне в течение дальнейшей жизни. У крыс, находившихся при постоянном освещении с 14 месяцев, активность этого фермен-

та начиная с 18 месяцев резко увеличивалась и среднее ее значение к 30 месяцам более чем в 7 раз превышало таковое у 15-месячных животных (рис. 3). Активность каталазы в сердце крыс группы LL-1 несколько увеличивалась к 18 месяцам, тогда как ее активность у крыс группы LL-14 повышалась к 24 месяцам.





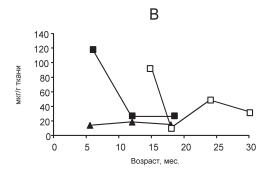


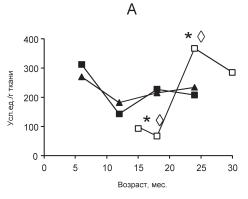
Рис. 1. Возрастные изменения активности СОД (A), каталазы (Б) и содержания токоферола (В) в печени крыс, содержавшихся в различных режимах освещения:

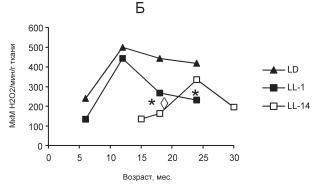
LD – стандартное освещение, LL-1 – постоянное освещение с месячного возраста, LL-14 – постоянное освещение с 14 месяцев; * – различия достоверны по сравнению с животными, содержавшимися при LD, \Diamond – различия достоверны по сравнению с животными, содержавшимися при LL-1

Снижение активности АОФ, свидетельствующее о «старении» АОС, в органах крыс, с 14 месяцев содержавшихся в условиях постоянного освещения, происходило позже (24 месяца), чем у животных, которые находились при

стандартном и постоянном освещении с месячного возраста. Активность как СОД, так и каталазы в большинстве органов 24-месячных крыс группы LL-1 была ниже по сравнению с их активностью у животных того же возраста группы LL-14.

При изучении состояния АОС необходимо не только учитывать изменения, касающиеся антиоксидантных ферментов, но и принимать во внимание ее неферментативный компонент. Было установлено, что содержание токоферола в органах крыс, так же как и активность АОФ, различалось в зависимости от сроков начала экспериментальных воздействий. При этом возрастное снижение концентрации токоферола в органах крыс, находившихся в группах LD и LL-1, наступало раньше, чем у животных LL-14 (рис. 1–3).





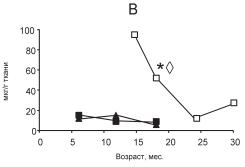


Рис. 2. Возрастные изменения активности СОД (A), каталазы (Б) и содержания токоферола (В) в почках крыс, содержавшихся в различных режимах освещения: усл. обозн. см. на рис. 1

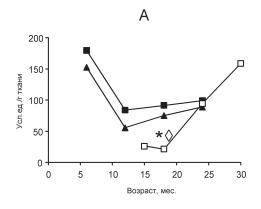
Одним из интересных, на наш взгляд, фактов была обнаруженная сезонность в изменении активности АОФ, с учетом того, что крысы достаточно долгое время разводятся в лабораторных условиях. Влияние сезона на активность СОД наблюдалось в сердце, а каталазы – в печени и почках. Содержание витамина Е под влиянием этого фактора изменялось только в сердце. Кроме того, как и предполагалось, существенное влияние оказывало время начала светового воздействия (табл. 1).

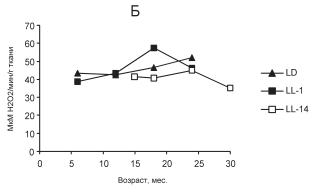
Таблица 1. Оценка влияния различных факторов на активность антиоксидантных ферментов и содержание токоферола

	Факторы								
Oproui	Воз-		Режим	Время нача-					
Органы		Сезон	освеще-	ла светового					
	раст		ния	воздействия					
СОД									
Печень			9,1 %	25,5 %					
	_	-	11,01	26,02					
			0,0016	0,0001					
Сердце		17,6 %							
	_	6,67	-	_					
		0,0025							
Каталаза									
Печень	9,1 %	30,8 %	20,1 %	32,2 %					
	15,2	25,58	33,34	53,47					
	0,0003	0,0001	0,0001	0,0001					
Почки		14,0%							
	_	7,84	-	_					
		0,001							
Витамин Е									
Печень	12,2 %		8,1%						
	8,03	_	5,33	_					
	0,007		0,03						
Почки	11,8 %			24,3 %					
	8,53	-	-	17,59					
	0,005			0,0001					
Сердце	9,4 %	8,1%		21,6 %					
	8,09	7,02	_	18,61					
	0,006	0.01		0,0001					

Примечание. Данные представлены в виде степени влияния, в %, критерия Фишера и уровня значимости. Указаны только достоверно влияющие факторы.

В целом возрастные изменения можно охарактеризовать как рассогласование в работе антиоксидантных ферментов, а также как постепенное снижение уровня антирадикальной защиты неферментативными антиоксидантами в изученных органах. Снижение функциональной активности пинеальной железы с помощью постоянного освещения влияло как на динамику, так и на уровень активности ферментов. Однако изменения в значительной степени зависели от возраста животного, включаемого в эксперимент с постоянным освещением: если применение постоянного освещения с месячного возраста влияло, в основном, лишь на уровень активности, то у крыс группы LL-14, прежде всего, на динамику, а не только на абсолютные значения активности ферментов (рис. 1-3).





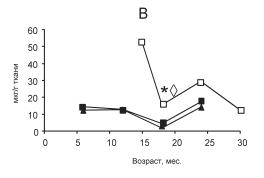


Рис. 3. Возрастные изменения активности СОД (A), каталазы (Б) и содержания токоферола (В) в сердце крыс, содержавшихся в различных режимах освещения: усл. обозн. см. на рис. 1

Полученные данные по активности ферментов согласуются с показателями продолжительности жизни экспериментальных животных. Установлено, что крысы, с одномесячного возраста находившиеся при постоянном освещении, характеризовались более низкой средней (самки - на 22,1 % и самцы - на 3 %) и максимальной продолжительностью жизни (самки – на 18 %, самцы – на 4 %) по сравнению с крысами, находившимися при стандартном освещении (табл. 2). СПЖ самок в группе LL-14 на 4% ниже, тогда как МПЖ на месяц больше, чем у самок крыс при стандартном освещении. Самцы в группе LL-14 имели более высокие показатели продолжительности жизни по сравнению с животными, находившимися в стандартных световых условиях. Показатели продолжительности жизни самцов и самок в группе LL-14 превышают таковые у крыс, со-державшихся в группе LD.

Таблица 2. Влияние различных режимов освещения на продолжительность жизни самцов и самок крыс

Показатели		Световой режим			
		Стандарт- ное осве- щение (LD)	Постоян- ное осве- щение (LL-1)	Постоянное освещение (LL-14)	
Самцы	Количество крыс СПЖ, сут МПЖ, сут СПЖ последних 10 % крыс,	57 766 ± 25,3 1045	50 744 ± 28,0 1005	88 818 ± 18,0 1198	
	СУТ	$994 \pm 9,2$	1002 ± 1,8	1087 ± 8,3	
Самки	Количество крыс СПЖ, сут МПЖ, сут СПЖ последних 10 % крыс,	40 844 ± 33,6 1167	54 658 ± 22,8 956	59 811 ± 20,0 1198	
	СУТ	$1129 \pm 18,9$	921 ± 19,7	1113 ± 24,9	

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о более позднем старении как ферментативного, так и неферментативного компонента антиоксидантной системы крыс, содержавшихся при постоянном освещении с 14 месяцев, по сравнению как с LL-1, так и с LD. Обычно изменения активности антиоксидантных ферментов, вызванные воздействием светового режима, связывают с нарушением синтеза и секреции мелатонина эпифизом [Simonneaux, Ribelayga, 2003]. Для протекторного влияния мелатонина при перекисном окислении липидов возможны как минимум два механизма действия [Меньщикова и др., 2006], включающие непосредственное улавливание активных форм кислорода и/или торможение их генерации в клетке, а также регуляцию экспрессии генов АОФ.

Косвенным подтверждением участия эндогенного мелатонина в наблюдаемых процессах является различная степень выраженности изменений каждого из ферментов, а также органоспецифичность установленных сдвигов активности. Степень изменений активности СОД и каталазы обусловлена не только спецификой антиоксидантных ферментов, но и особенностями взаимодействия мелатонина с активными формами кислорода. Мелатонин может реагировать с перекисью водорода, являющейся субстратом для каталазы, и не реагирует с супероксидным анион-радикалом, являющимся субстратом для СОД [Allegra et al., 2003].

Снижение активности АОФ и содержания витамина Е в исследованных органах крыс, находившихся в условиях постоянного освещения с месячного возраста, хорошо согласуется с со-

кращением времени жизни крыс. Полученные результаты позволяют утверждать, что воздействие постоянного освещения может не только приводить к снижению продолжительности жизни крыс, как было показано paнee [Vinogradova et al., 2009], но и способствовать увеличению выживаемости животных. Фактором, обусловливающим эти различия, как и в ранее проведенных экспериментах на мышах [Pierpaoli, Bulian, 2005], является срок начала экспериментальных воздействий. Удаление эпифиза на разных этапах постнатального онтогенеза (3, 5, 7, 9, 14 и 18 месяцев) приводит как к сокращению, так и к увеличению продолжительности жизни животных [Pierpaoli, Bulian, 2005]. Эпифизэктомия в 14-месячном возрасте значительно увеличивала выживаемость мышей и поддерживала их гормональный и метаболический статус на уровне 5-месячных животных. Авторы считают, что именно в этом возрасте эпифиз запускает «программу» старения организма. Воздействие постоянного освещения с 14 месяцев у крыс, так же как и эпифизэктомия в этом возрасте у мышей [Pierpaoli, Bulian, 2005], оказывает сходное влияние на продолжительность жизни животных. Нами установлено, что у самок крыс, находившихся в группе LL-14, СПЖ, МПЖ и СПЖ последних 10 % животных и у самцов этой группы МПЖ достоверно выше, чем у крыс, содержавшихся при стандартном и постоянном освещении с одного месяца. Средняя и максимальная продолжительность жизни крыс, содержавшихся при постоянном освещении с месячного возраста, были значительно ниже по сравнения с животными других групп.

Заключение

Проведенное исследование является еще одним подтверждением свободнорадикальной теории старения, выдвинутой Д. Харманом [Нагмап, 1956] и Н. М. Эмануэлем [Эмануэль, 1975] более полувека назад. Воздействие подавляющего функциональную активность эпифиза постоянного освещения с возраста 14 месяцев способно приводить к более позднему «старению» ферментативного и неферментативного компонентов антиоксидантной системы крыс, что, возможно, является одной из причин продления жизни животных, а также подтверждает предположение [Pierpaoli, Bulian, 2005] о ключевой роли эпифиза в запуске «программы» старения организма.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 07-04-00546) и Грантов Президента РФ НШ-306.2008.4 и НШ-3731.2010.4.

Литература

Анисимов В. Н. Молекулярные и физиологические механизмы старения: В 2 т. 2-е изд., перераб. и доп. СПб.: Наука, 2008. Т. 1. 481 с.

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

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

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

Эмануэль Н. М. Некоторые молекулярные механизмы и перспективы профилактики старения // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1975. № 4. С. 785–794.

Allegra M., Reiter R. J., Tan D.-X. et al. The chemistry of melatonin's interaction with reactive specie // J. Pineal Res. 2003. Vol. 34. P. 1–10.

Bears R. F., Sizer I. N. A spectral method for measuring the breakdown of hdrogen peroxide by catalase // J. Biol. Chem. 1952. Vol. 195, N 1. P. 133–140.

Dowling D. K., Simmons L. W. Reactive oxygen species as universal constraints in life-history evolution // Proc. R. Soc. 2009. Vol. 276. P. 1737–1745.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Хижник Евгений Александрович

аспирант Институт биологии Карельского научного центра РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910 эл. почта: hizhkin84@mail.ru тел.: (8142) 573107

Ильина Татьяна Николаевна

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

тел.: (8142) 573107

Лотош Татьяна Анатольевна

старший преподаватель кафедры фармакологии, организации и экономики фармации с курсами микробиологии и гигиены мед. фак-та

Петрозаводский государственный университет пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910

эл. почта: tatyanakotosh@yandex.ru тел.: (8142) 769871

Илюха Виктор Александрович

зав. лаб. экологической физиологии животных, д. б. н. Институт биологии Карельского научного центра РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910

эл. почта: llyukha@krc.karelia.ru

тел.: (8142) 573107

Виноградова Ирина Анатольевна

зав. кафедрой фармакологии, организации и экономики фармации с курсами микробиологии и гигиены мед. фак-та, д. м. н.

Петрозаводский государственный университет пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910

эл. почта: iri89569627@yandex.ru

тел.: (8142) 769871

Анисимов Владимир Николаевич

руководитель отдела канцерогенеза и онкогеронтологии, д. м. н. НИИ онкологии им. проф. Н. Н. Петрова Росмедтехнологий Песочный-2, Санкт-Петербург, Россия, 197758 эл. почта: aging@mail.ru

Gutteridge J. M. C. Lipid peroxidation and antioxidants as biomarkers of tissue damage // Clinical Chemistry. 1995. Vol. 41, N 12. P. 1819–1828.

 $\it Harman D.$ Aging: a theory based on free radical and radiation chemistry // J. Gerontol. 1956. Vol. 11, N 2. P. 298–300.

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

Pierpaoli W., Bulian D. The pineal aging and death program. I. Grafting of old pineals in young mice accelerates their aging // J. Anti-Aging. Med. 2001. Vol. 4. N 1, P. 31–37.

Vol. 4, N 1. P. 31–37.

Pierpaoli W., Bulian D. The pineal aging and death program. II. Life prolongation in pre-aging pinealectomized mice // Ann. N.Y. Acad. Sci. 2005. Vol. 1057. P. 133–144.

Simonneaux V., Ribelayga C. Generation of the Melatonin Endocrine Message in Mammals: A Review of the Complex Regulation of Melatonin Synthesis by Norepinephrine, Peptides, and Other Pineal Transmitters // Pharmacol. Rev. 2003. Vol. 55. P. 325–395.

Vinogradova I. A., Anisimov V. N., Bukalev A. V. et al. Circadian disruption induced by light-at-night accelerates aging and promotes tumorigenesis in rat // Aging. 2009. Vol. 1, N 10. P. 855–865.

Khizhkin, Evgeniy

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science 11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: hizhkin84@mail.ru tel.: (8142) 573107

Ilyina, Tatiana

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

Lotish, Tatyana

Petrozávodsk State University 33 Lenina pr., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: tatyanakotosh@yandex.ru tel.: (8142) 769871

llyukha, Victor

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: llyukha@krc.karelia.ru

tel.: (8142) 573107

Vinogradova, Irina

Petrozavodsk State University 33 Lenina pr., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: iri89569627@yandex.ru tel.: (8142) 769871

Anisimov, Vladimir

Department of Carcinogenesis and Oncogerontology N. N. Petrov Research Institute of Oncology Pesochny-2, 197758, St. Petersburg, Russia e-mail: aging@mail.ru

КРАТКОЕ СООБЩЕНИЕ

УДК 543.645.6

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ МЕТОДОВ ОПРЕДЕЛЕНИЯ КОНЦЕНТРАЦИИ БЕЛКА – СПЕКТРОФОТОМЕТРИИ В ДИАПАЗОНЕ 200–220 НМ И ПО БРЕДФОРД

И. В. Суховская, Е. В. Борвинская, Л. П. Смирнов, Н. Н. Немова

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Приведены данные сравнительного анализа двух методов определения концентрации белка в растворе – прямого спектрофотометрического определения в диапазоне длин волн 200–220 нм и по методу Бредфорд. Показано, что экстинкция при 205 нм является наиболее приемлемой для определения общего содержания белков и пептидов вне зависимости от их аминокислотного состава. Предлагается для оценки концентрации низкомолекулярных соединений пептидной природы использовать их оптическую спектрофотометрию в диапазоне 210–220 нм.

Ключевые слова: белки, пептиды, спектрофотометрия, экстинкция, метод Бредфорд, бычий сывороточный альбумин, глутатион.

I. V. Sukhovskaya, E. V. Borvinskaya, L. P. Smirnov, N. N. Nemova. COMPARATIVE ANALYSIS OF THE METHODS FOR DETERMINATION OF PROTEIN CONCENTRATION — SPECTROPHOTOMETRY IN THE 200—220 NM RANGE AND THE BRADFORD PROTEIN ASSAY

Results of the comparative analysis of two methods for determination of protein concentration in a solution – direct spectrophotometry at a wavelength of 200–220 mn, and the Bradford protein assay – are reported. It is shown that the extinction coefficient at 205 nm is the most suitable for total protein and peptide determination irrespective of their amino acid composition. To estimate the concentration of low-molecular peptide compounds we suggest using their optical spectrophotometry in the 210–220 nm region.

Key words: proteins, peptides, spectrophotometry, extinction coefficient, Bradford protein assay, bovine serum albumin, glutathione.

Ключевым моментом большинства исследований в области энзимологии является определение концентрации белка в образце ткани, так как этот показатель необходим для оценки относительной активности различных ферментов, а также косвенно свидетельствует о состоянии белкового метаболизма в целом.

Существует метод прямого спектрофотометрического определения белка, в основе которого лежит проявление в диапазоне длин волн 230–300 нм оптической активности аминокислотами, имеющими в составе молекулы циклические структуры (фенилаланин, триптофан, тирозин, гистидин), а также при образовании дисульфидных связей

между молекулами цистеина. Однако этот метод (определение концентрации белка по экстинкции при 280 нм) обладает значительными ограничениями, обусловленными тем, что его нельзя с равной эффективностью применять для определения разных белков, так как содержание ароматических аминокислот в них широко варьирует. Кроме того, анализ белков осложняет присутствие нуклеиновых кислот, мочевой кислоты и некоторых других соединений, оптически активных в этом диапазоне [Дэвени, Гергей, 1976; Козлов, Слепышева, 2005]. Поэтому прямое спектрофотометрическое определение в вышеуказанных пределах уступает по популярности калориметрическим методам, основанным на измерении интенсивности цветных реакций, развивающихся при взаимодействии белков с тем или иным специфическим реагентом. В настоящее время при определении количества белка в растворе используются, в основном, два калориметрических метода - по Лоури, в котором осуществлена реакция белка с ионами Cu²⁺ в присутствии фосфорномолибденовой кислоты (реактив Фолина) [Lowry et al., 1951], и окраски белка красителем Coomassie G-250, предложенный Мерион Бредфорд [Bradford, 1976]. Диапазон пропорциональной зависимости экстинкции от концентрации белка составляет 10-100 мкг/мл, а по уточненным данным для метода Бредфорд составляет 1-50 мкг/мл [Noble, Bailey, 2009]. Тем не менее метод Бредфорд является доминирующим, поскольку менее «капризен». Но у него есть минусы, один из которых заключается в том, что краситель Кумасси G-250 связывается только с теми белками, которые имеют в своем составе аргинин и в гораздо меньшей степени – лизин, триптофан, тирозин, фенилаланин и гистидин [Compton, Jones, 1985]. Если полипептидная цепь не имеет этих аминокислот, то цветная реакция не развивается. И второй минус – это содержание основного красителя в исходном препарате, которое колеблется в пределах ~60-90 % и может различаться не только у разных производителей, но и зависеть от номера партии, что может привести к ошибкам при определении концентрации белка, если готовить стандартные растворы без учета этого обстоятельства.

Известно, что белки оптически активны не только при 230–300 нм, но и в более коротковолновом диапазоне, что обусловлено химическим строением этих биополимеров [Козлов, Слепышева, 2005], в частности, процесс протонирования пептидной связи оптически акти-

вен при 205 нм [Noble, Bailey, 2009]. Исходя из этого, можно предположить, что диапазон 200–220 нм может быть использован для измерений концентрации белка.

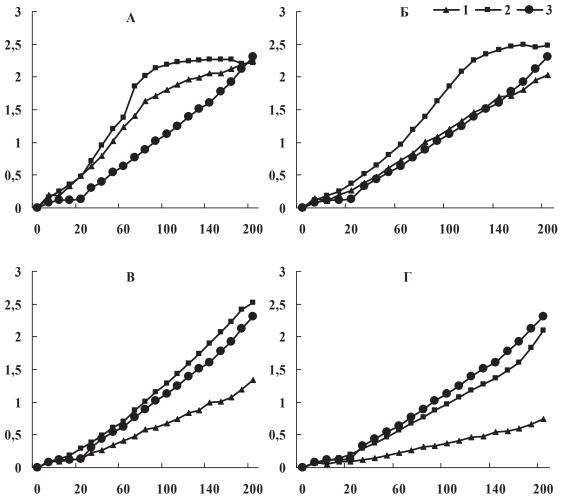
Цель данной работы – изучение возможности использования прямого спектрофотометрического определения концентрации белка по поглощению в области 200–220 нм, в которое входили поиск оптимальных длин волн и концентраций, которые могли бы быть использованы для построения калибровочного графика, выбор параметров спектрофотометрии для работы с неизвестными концентрациями, а также сравнение с калориметрическим методом Бредфорд для обнаружения сходства и различия между этими методами и выявления преимуществ одного метода над другим.

Материал и методы

Для исследования были использованы восстановленный глутатион (GSH) и бычий сывороточный альбумин (БСА). Растворы полипептидов с концентрацией исследуемого вещества в диапазоне 10–200 мкг/мл готовили на 0,125 М фосфатной буферной системе (рН 6,5). Определение концентрации белков проводили на спектрофотометре СФ-2000 («Спектр», СПб.). Оптическую плотность раствора измеряли в диапазоне 200–220 нм в кварцевых кюветах с длиной оптического пути 1 см. Полученные данные использовали для построения калибровочных графиков. Результаты прямого спектрофотометрического определения сравнивали с таковыми, полученными методом Бредфорд.

Результаты и обсуждение

Проведенные нами измерения оптической плотности растворов белка в пределах 10-200 мкг/мл показали активность исследованных полипептидов в диапазоне 200-230 нм, и по их результатам были построены графики. Прирост оптической плотности при 205 нм (рис., А) был наиболее сильным. Диапазон концентраций, при которых изменение экстинкции было пропорциональным, составил 20-70 мкг/мл, при этом показания для GSH и БСА почти совпали и были выше значений для аналогичных концентраций, полученных методом Бредфорд. При увеличении длины волн значения оптической плотности приближаются к таковым, получаемым калориметрическим методом. Так, при 210 нм (рис., Б) обнаружилось совпадение графиков, построенных для GSH и метода Бредфорд, при 215 и 220 нм (рис., В и Г) – для БСА и Бредфорд. Оптическая плотность растворов GSH при 215 и 220 нм была



Измерение концентрации белка методом прямой спектрофотометрии при разных длинах волн и методом Бредфорд (графики построены по усредненным данным из 5 измерений):

А – при 205 нм, Б – при 210 нм, В – при 215 нм, Γ – при 220 нм; 1 – глутатион, 2 – БСА, 3 – БСА (по Бредфорд); по оси абсцисс – концентрация белка (мкг/мл); по оси ординат – оптическая плотность раствора

ниже, чем у БСА и Бредфорд. На рисунке видно, что понижение экстинкции связано с увеличением длины волны от 210 до 220 нм. Интересно отметить, что размах пропорциональной зависимости экстинкции от концентрации пептида был выше, чем при 205 нм, и составлял 20–200 мкг/мл, в то время как для БСА не превысил 140 мг/мл. При 215 и 220 нм показатели оптической плотности растворов БСА совпали с таковыми, полученными методом Бредфорд.

Проведенное нами определение оптической плотности разных концентраций БСА методом Бредфорд на спектрофотометре СФ-2000 по-казало, что пропорциональная зависимость находилась в диапазоне от 20 до 140 мкг/мл, в отличие от данных других авторов [Bradford, 1976; Noble, Bailey, 2009].

При обсуждении полученных результатов стоит еще раз вернуться к вопросу о необходимости учета некоторых отрицательных моментов при использовании метода Бредфорд.

Кроме тех, о которых уже было сказано, на определение белка этим методом могут оказывать влияние технические и конструктивные особенности спектрофотометров, поскольку, например, при изготовлении серии дифракционных решеток очень трудно добиться их абсолютной идентичности. Но самой серьезной проблемой применения метода для оценки суммарного количества белков в экстрактах из клеток остается, на наш взгляд, взаимодействие Кумасси с боковыми цепями строго определенных аминокислот, входящих в состав белковой молекулы. Белки, не несущие в своем составе аргинина и в меньшей степени - циклических аминокислот, остаются вне поля зрения исследователя. Стоит отметить, что со свободным аргинином краситель не взаимодействует. Отсюда следует, что данные определения общей концентрации белка в экстрактах из животных или растительных тканей, полученные методом Бредфорд, будут заведомо заниженными.

В настоящее время в качестве стандарта при количественной оценке суммарного белкового состава чаще всего используется БСА, что, по нашему мнению, не всегда оправданно. В различных руководствах рекомендуется для получения достоверных результатов использовать при построении калибровочных графиков белки, с которыми предстоит работать, либо близкие по составу [Kruger, 1994; Simonian, Smyth, 2006; Noble, Bailey, 2009].

Как нам представляется, прямое спектрофотометрическое определение концентрации растворенных белков в диапазоне длин волн 200-220 нм лишено этого недостатка, поскольку оценивает оптическую активность самой пептидной связи. При 205 нм наблюдалось совпадение калибровочных графиков, построенных по GSH и БСА. Размах линейной зависимости оптической плотности от концентрации белка был не очень широким (20-70 мкг/мл), тем не менее в этих пределах можно надежно определять все белковые компоненты клеточного экстракта и оценка других показателей в пересчете на белок будет соответствовать реальности. Проведенные нами эксперименты показали, что зависимость экстинкции от концентрации для GSH при 210-220 нм имела наибольший прямолинейный отрезок графика. Это положительный момент, который может быть использован для определения концентрации низкомолекулярных соединений пептидной природы, причем это может быть любая длина волны в указанном диапазоне, которая подбирается в зависимости от спектральных характеристик того или иного спектрофотометра.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Суховская Ирина Викторовна

научный сотрудник, к. б. н. Институт биологии Карельского научного центра РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910

эл. почта: suhovska@krc.karelia.ru

тел.: (8142) 571819

Борвинская Екатерина Витальевна

стажер-исследователь Институт биологии Карельского научного центра РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910

эл. почта: katsu@inbox.ru тел.: (8142) 571819

Смирнов Лев Павлович

ведущий научный сотрудник, д. б. н. Институт биологии Карельского научного центра РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910

эл. почта: leo@bio.krc.karelia.ru

тел.: (81422) 571819

Немова Нина Николаевна

директор ИБ КарНЦ РАН, зав. лаб. экологической биохимии, д. б. н., проф., чл.-корр. РАН

Институт биологии Карельского научного центра РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910

эл. почта: nemova@krc.karelia.ru

тел.: (8142) 783615

Данная работа выполнена при поддержке гранта Президента РФ «Ведущие научные школы Российской Федерации» 306.2008.4; программы ОБН РАН «Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга» на 2009–2011 гг.; программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие» на 2009–2011 гг.

Литература

Дэвени Т., Гергей Я. Аминокислоты, пептиды и белки. М.: Мир, 1976. 368 с.

Козлов А. В., Слепышева В. В. Определение белка в сыворотке крови // Terra Medica, приложение «Лабораторная диагностика». 2005. № 3 (8). – Режим доступа: http://www.terramedica.spb.ru/ld3 2005/kozlov.htm.

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

Compton S. J., Jones C. G. Mechanism of dye response and interference in the Bradford protein assay // Anal. Biochem. 1985. Vol. 151. P. 369–374.

Kruger N. J. The Bradford method for protein quantitation // Methods of Enzymology. Basic protein and peptide protocols. Ed. J. M. Walker, Humana Press Inc. Totowa, N. J. 1994. Vol. 32. P. 9–15.

Lowry O. H., Rosenbrough N. J., Farr A. Z., Randall R. J. Protein measurement with the Folin phenol reagent // J. Biol. Chem. 1951. Vol. 193. P. 265–275.

Noble J. E., Bailey M. J. A. Quantitation of proteins // Methods in enzymology. 2009. Vol. 463. P. 73–95.

Simonian M. H., Smyth J. A. Quantitation of proteins // Protocols in Molecular Biology, supplement 76. Ed. J. Wiley & Sons Inc. 2006. P. 10.1A1–10.1A9.

Suhovskaya, Irina

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: suhovska@krc.karelia.ru

tel.: (8142) 571819

Borvinskaya, Ekaterina

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: katsu@inbox.ru

tel.: (8142) 571819

Smirnov, Lev

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: leo@bio.krc.karelia.ru

tel.: (8142) 571819

Nemova, Nina

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia e-mail: nemova@krc.karelia.ru

tel.: (8142) 783615

ХРОНИКА

НАУЧНЫЙ СЕМИНАР «БИОТЕХНОЛОГИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ МОРСКИХ ОРГАНИЗМОВ СЕВЕРНЫХ ТЕРРИТОРИЙ – ПЕРСПЕКТИВЫ СОВМЕСТНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ И СОЗДАНИЯ ТЕХНОЛОГИЙ» (ПЕТРОЗАВОДСК, 10–11 февраля 2010 г.)

С 10 по 11 февраля 2010 г. в Институте биологии Карельского научного центра РАН был проведен российско-норвежский рабочий семинар и круглый стол по теме «Биотехнологический потенциал морских организмов Северных территорий - перспективы совместных исследований и создания технологий», организованный сотрудниками лаборатории экологической биохимии. Состоялся обмен информацией о результатах исследований сторон в области биохимии и физиологии морских организмов Арктики и о возможностях сотрудничества в плане развития инновационных биотехнологий. В работе семинара приняли активное участие более 30 представителей научных организаций России: научные сотрудники лаборатории экологической биохимии, группы молекулярной биохимии и лаборатории экологической физиологии животных ИБ КарНЦ РАН, сотрудники биологического и медицинского факультетов Петрозаводского государственного университета, ПИНРО (г. Мурманск), а также 7 экспертов из центра биотехнологических исследований MabCent-SFI Университета г. Тромсе, Норвегия. Норвежский профессор Тронд Йоргенсен - соруководитель научного комитета семинара, директор центра биотехнологических исследований MabCent-SFI - возглавляет норвежскую государственную программу Marbio по изучению и систематизации молекул и генов морских организмов, населяющих высокие широты. Эксперты и исследователи Центра биотехнологий MabCent-SFI выделили и изучили сотни биомолекул из арктических организмов, которые в потенциале могут быть использованы при лечении различных патологий, например,

раковых заболеваний, для повышения иммунной защиты организма, в пищевой и косметической промышленности. Например, самый дорогой продукт, который сегодня экспортирует Норвегия, – результат проекта Marbio. Это молекула CodUNG, открытая в печени трески. Она обладает способностью обнаруживать и эффективно «чинить» небольшие разрушения в структуре ДНК, в том числе и человека. Цена CodUNG на мировом рынке – около 4 млн евро за грамм.

Одним из основных богатств арктического региона являются биологические ресурсы, которые в отличие от других видов ресурсов воспроизводимы и обеспечивают огромный потенциал для развития биотехнологий. Продукция, получаемая с помощью методов промышленной биотехнологии, имеет выход практически во все отрасли народного хозяйства - медицину и фармакологию, пищевую промышленность, сельское хозяйство, химическое производство и экологию. Несмотря на это, морские организмы арктических регионов остаются практически не изученными, хотя содержат огромный потенциал для исследователей. Привлекательным и перспективным районом исследования в этом направлении является шельф о. Шпицберген, где и планируется проведение большого числа исследований морских гидробионтов высоких широт. До настоящего времени производство биологически активных веществ (БАВ) из морского сырья на Северо-Западе России практически отсутствует, поэтому данное мероприятие можно рассматривать как эффективный шаг в создании нового направления в этом регионе - морской биотехнологии. Кроме того, проведенное и намеченные в дальнейшем мероприятия согласуются с отдельными положениями «Концепции долгосрочного социально-экономического развития РФ до 2020 года», принятой Министерством экономического развития и торговли РФ, и проектом для Правительства РФ «Стратегия развития биотехнологической промышленности Российской Федерации до 2020 года», разработанным Обществом биотехнологов России им. Ю. А. Овчинникова.

В рамках семинара представители MabCent-SFI вместе с директором ИБ КарНЦ РАН провели рабочую встречу с ректором ПетрГУ профессором А. В. Ворониным, председателем КарНЦ РАН чл.-корр. РАН А. Ф. Титовым. Кроме того, желающие смогли познакомиться с городом и посетить несколько культурных мероприятий в г. Петрозаводске.

В результате проведенного мероприятия между ИБ КарНЦ РАН и MabCent-SFI UiT наме-

чены пути взаимодействия и сотрудничества по обмену опытом, проведению стажировок молодых ученых в университете г. Тромсе, организации совместных конференций и школ для молодежи, обсуждены перспективы организации совместных исследовательских проектов и экспедиций. Было принято решение об организации и проведении в период с 6 по 9 сентября 2010 года в г. Петрозаводске Международного научно-практического семинара с элементами научной школы для молодых ученых «Биологические ресурсы Арктики и Субарктики - потенциал для биотехнологий: исследования и инновации» с привлечением специалистов из различных российских, норвежских и других международных научных и производственных организаций к обсуждению затронутых проблем.

Секретарь семинара С. А. Мурзина

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

НИНА НИКОЛАЕВНА НЕМОВА (к 60-летию со дня рождения)

Нина Николаевна Немова - хорошо известный и признанный в стране и за рубежом исследователь в области экологической биохимии. Основное научное направление - изучение фундаментальных и прикладных аспектов биохимии, биологии развития, токсикологии и экологии водных организмов, механизмов их адаптаций с использованием сравнительноэволюционного и экологического подходов. Благодаря многолетним исследованиям в этой области Нина Николаевна и руководимый ею коллектив внесли большой вклад в разработку принципов и методов эколого-биохимического тестирования и мониторинга природных сред и обитающих в них видов. Разработана концепция комплексной биохимической системы, которая может с успехом использоваться для оценки различных отклонений в физиологическом состоянии организмов, возникающих под влиянием тех или иных неблагоприятных факторов внешней среды, в том числе антропогенных. Полученные материалы многократно апробированы и широко представлены в научных изданиях, используются в учебных пособиях и при чтении лекций по общей и экологической биохимии и экологии в вузах страны.

По результатам исследований Н. Н. Немовой опубликовано в различных отечественных и международных изданиях самостоятельно и в соавторстве более 400 научных работ, в том числе 5 монографий в академическом издательстве «Наука» («Биохимическая индикация состояния рыб», 2004; «Биохимическая индикация накопления ртути у рыб», 2005; «Внутриклеточная Са²+-зависимая протеолитическая система животных», 2006; «Молекулярные механизмы апоптоза лейкозной клетки», 2006; «Лизосомы и лизосомальные ферменты рыб», 2008), 2 монографии в Карельском НЦ РАН



(«Внутриклеточные протеолитические ферменты рыб», 1994 и «Перспективы использования фуллеренов в терапии болезней органов дыхания», 2009) и 3 учебных пособия («Введение в экологическую биохимию», 1996; «Введение в энзимологию», 2004; «Протеолитические ферменты», 2005). Она – соавтор патента «Штамм бактерии Aeromonas sobria – продуцент протективного антигена» (SU183948A1 23.01.1995). Эта разработка имеет важное практическое значение в борьбе с опасным заболеванием рыб при их искусственном воспроизводстве.

Исследования, проводимые Н. Н. Немовой, постоянно поддерживаются грантами российских научных фондов и организаций и входят составной частью во многие крупные федеральные программы (ФЦНТП «Исследования и разработки по приоритетным направлениям развития науки и техники на 2002–2006 годы», ФЦП «Исследования и разработки по приоритетным направлениям научно-технологического комплекса России на 2007–2012 годы»); РФФИ, Программы фундаментальных исследований Президиума РАН («Биологическое разнообра-

зие» (2009–2011 гг.), «Фундаментальные науки – медицине») и Программы фундаментальных исследований ОБН РАН («Биологические ресурсы России: фундаментальные основы рационального использования», «Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга»), а также международные проекты.

Наряду с активной научно-исследовательской работой Н. Н. Немова уделяет большое внимание подготовке кадров высшей квалификации: под ее руководством защищено 11 кандидатских и 4 докторских диссертации. С 1992 г. Н. Н. Немова читает лекции в Петрозаводском государственном университете, а с 1999 г. возглавляет там же кафедру молекулярной биологии, биологической и органической химии эколого-биологического факультета этого вуза. Научная школа по экологической биохимии, возглавляемая ею с 2003 г., входит в число ведущих научных школ России, получающих государственную поддержку в форме гранта Президента РФ.

Научную и педагогическую деятельность Н. Н. Немова успешно сочетает с большой научно-организационной работой. С 1996 г. она является директором ИБ КарНЦ РАН и председателем Ученого совета института, членом Президиума КарНЦ РАН, членом бюро научного совета по ихтиологии и гидробиологии РАН, проблемной комиссии «Эволюционная и экологическая физиология» научного совета РАН по физиологическим наукам, с 2002 г. осуществляет руководство лабораторией экологической биохимии. Входит в состав Редакционных советов и редколлегий таких изданий, как энциклопедия «Карелия», журналы «Биология внутренних вод» и «Прикладная биохимия и микробиология», «Труды Карельского научного центра РАН», «Ученые записки Петрозаводского государственного университета».

Научная, научно-организационная и педагогическая деятельность Н. Н. Немовой неоднократно отмечалась наградами различного уровня. Ей присвоено почетное звание «Заслужендеятель науки Республики Карелия» (2000 г.), почетное звание «Заслуженный деятель науки Российской Федерации» (2003 г.), она награждена Почетной грамотой Совета Министров Республики Карелия (1993 г.), Почетной грамотой РАН и Профсоюза работников РАН (2000 г.), Почетной грамотой РАН (2010 г.), Почетной грамотой Минпромнауки РФ (2003 г.), Почетной грамотой Министерства образования Российской Федерации (2000 г.), Почетными грамотами Карельского научного центра РАН (1996, 2000, 2010 гг.), орденом Дружбы (2010 г.).

Искренне поздравляем Нину Николаевну с юбилейной датой со дня рождения и 40-летием научной деятельности. Желаем ей крепкого здоровья, реализации всех творческих замыслов, талантливых учеников и новых последователей.

А. Ф. Титов, О. Н. Лебедева

СПИСОК ОСНОВНЫХ НАУЧНЫХ ТРУДОВ Н. Н. НЕМОВОЙ

1996. Введение в экологическую биохимию. Петрозаводск: ПетрГУ. (Совместно с И. А. Болотниковым.)

2004. Биохимическая индикация состояния рыб. М.: Наука. (Совместно с Р. У. Высоцкой.)

Введение в энзимологию. Петрозаводск: КарНЦ РАН. **2005.** Биохимическая индикация накопления ртути у рыб. М.: Наука.

Протеолитические ферменты. Петрозаводск: КарНЦ РАН. (Совместно с Л. А. Бондаревой.)

Корреляция активности внутриклеточных кальцийзависимых протеиназ и содержание холестерина в мембранах мидий *Mytilus edulis* Белого моря при изменении солености среды // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. Т. 140, № 10. (Совместно с Е. И. Кяйвяряйнен, З. А. Нефедовой, Л. А. Бондаревой, Н. Н. Алексеевой.)

Некоторые показатели липидного обмена самок разновозрастной ряпушки (*Coregonus Albula* L.) в период нагула из оз. Самозеро (Карелия) и оз. Ковдор (Мурманская область) // Вопросы ихтиологии. Т. 45, № 5. (Совместно с З. А. Нефедовой, Т. Р. Руоколайнен, О. Б. Васильевой, Н. А. Кашулиным.)

Влияние различных факторов среды на низкомолекулярные пептиды рыб (обзор) // Экология. № 1. (Совместно с Л. П. Смирновым, И. В. Суховской.)

2006. Внутриклеточная Са²⁺-зависимая протеолитическая система животных. М.: Наука. (Совместно с Л. А. Бондаревой, Е. И. Кяйвяряйнен.)

Молекулярные механизмы апоптоза лейкозной клетки. М.: Наука. (Совместно с Т. О. Волковой.)

Различные пептиды как субстраты аминопептидаз икры лосося в эмбриогенезе // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. Т. 9. (Совместно с Е. И. Кяйвяряйнен, Т. Бартом, Я. Бартовой.)

The role of lipids in the acclimation to salinity in euryhaline mussels *Mytilus edulis* L. in the White Sea // Chemistry and physics of lipids. Vol. 143. (Совместно с N. N. Fokina, Z. A. Nefedova, T. R. Ruokolainen.)

2007. Участие опухолевого супрессора p53 в индукции эритроидной дифференцировки клеток линии K562 // Цитология. Т. 49, № 9. (Совместно с Т. О. Волковой, Н. С. Зыкиной.)

Активность ферментов внутриклеточного протеолиза у сигов из водоемов региона медно-никелевого производства // Известия КГТУ. Калининград. № 11. (Совместно с М. Ю. Крупновой, Н. А. Кашулиным.)

Особенности состава тканевых липидов сигов (*Coregonus lavaretus* L.), обитающих в водоемах с разной антропогенной нагрузкой // Вопросы ихтиологии. Т. 47, № 1. (Совместно с З. А. Нефедовой, Т. Р. Руоколайнен, О. Б. Васильевой, Ю. Н. Шаровой.)

Липидный статус и характер питания молоди лососевых в год, предшествующий миграции в море, как факторы, определяющие их будущую

смолтификацию // Вопросы ихтиологии. Т. 47, № 3. (Совместно с Д. С. Павловым, П. И. Кирилловым, Е. А. Кирилловой, З. А. Нефедовой, О. Б. Васильевой.)

Показатели энергетического обмена у молоди атлантического лосося Salmo salar, обитающей в главном русле и притоке реки Варзуга (Кольский полуостров) // Вопросы ихтиологии. № 6. (Совместно с Д. С. Павловым, О. В. Мещеряковой, А. Е. Веселовым, А. И. Лупандиным.)

Cell mechanisms for apoptosis induction in K562 human erythroleukemia cell line treated with quinoline-N-oxides derivatives // Biochemistry (Supplement Series B: Biomedical chemistry). Vol. 1. (Совместно с Т. O. Volkova, N. C. Zykina, I. E. Malycheva.)

Влияние нитростирильных производных хинолин-1-оксида на чувствительность эритролейкемических клеток K562 к неспецифическому лизису лейкоцитами человека // Цитология. Т. 49, № 9. (Совместно с Т. О. Волковой.)

Модулирующая роль липидов и их жирных кислот в адаптивной функции мидий *Mytilus edulis* L. Белого моря при изменении солености // Журнал эволюционной физиологии и биохимии. Т. 43. (Совместно с Н. Н. Фокиной, З. А. Нефедовой, В. В. Халаманом.)

Участие опухолевого супрессора р53 в индукции эритроидной дифференцировки клеток линии К562 // Цитология. Т. 49, № 9. (Совместно с Т. О. Волковой, Н. С. Зыкиной.)

Biochemical Markers of Pollution Effect in the Fish From Water Ecosystems of Karelia (Russia) // Toxicol Letters. Vol. 172.

2008. Лизосомы и лизосомальные ферменты рыб. М.: Наука. (Совместно с Р. У. Высоцкой.)

Внутриклеточные Са $^{2+}$ -зависимые протеиназы животных // Proceedings of the national Academy of sciences of Belarus. Medicine series. № 1. (Совместно с Л. А. Бондаревой, Е. И. Кяйвяряйнен, Н. П. Токаревой.)

Липидный статус сеголеток атлантического лосося *Salmo salar* из разных микробиотов р. Варзуга // Вопросы ихтиологии. Т. 48, № 5. (Совместно с Д. С. Павловым, З. А. Нефедовой, А. Е. Веселовым, Т. Р. Руоколайнен, О. Б. Васильевой, П. О. Рипатти.)

Функциональное перераспределение активности каспаз в клетках K562, индуцированных к дифференцировке и апоптозу производными тиазофосфола // Биомедицинская химия. Т. 54, № 6. (Совместно с Т. О. Волковой.)

Problem of Proteolytic Enzyme Evolution // Biochemistry. Suppl. Series B: Biomedical Chemistry. Vol. 2. (Совместно с L. A. Bondareva.)

Молекулярная эволюция внутриклеточных Сазависимых протеиназ // Биоорганическая химия. Т. 34, № 3. (Совместно с Л. А. Бондаревой.)

2009. Медицинские нанотехнологии. Перспективы использования фуллеренов в терапии болезней органов дыхания. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. (Совместно с С. В. Ширинкиным, Т. О. Волковой.)

Динамика содержания липидов в процессе раннего развития пресноводного лосося *Salmo Salar* L. // Онтогенез. Т. 40, № 3. С. 208–214. (Совместно с С. А. Мурзиной, З. А. Нефедовой, Т. Р. Руоколайнен, О. Б. Васильевой.)

Влияние солености и кислотности на активность ферментов осморегуляции и протеолиза молоди стерляди (*Acipenser ruthenus*) // Известия КГТУ (Калининград). № 15. С. 18–23. (Совместно с М. Ю. Крупновой, Е. И. Кяйвяряйнен, Г. Г. Серпуниным.)

Содержание тиреоидных гормонов и активность лизосомальных протеиназ у вуалевых песцов (*Alopex Lagopus* Linnaeus 1758) в условиях промышленной доместикации // Информационный вестник ВОГИС. Т. 13, № 3. С. 624–639. (Совместно с Н. Л. Рендаковым, Н. Н. Тютюнником, Л. Н. Сироткиной, М. Ю. Крупновой.)

Physiological-biochemical properties of blue mussel *Mytilus edulis* adaptation to oil contamination // Environmental Monitoring and Assessment. Vol. 155. P. 581–591. (Совместно с І. N. Bakhmet, N. N. Fokina, Z. A. Nefedova.)

Экология водорослей-макрофитов карельской акватории Белого моря как объектов марикультуры // Уч. зап. ПетрГУ. № 9 (103). С. 17–27. (Совместно с Г. А. Шкляревич.)

2010. Липидный статус сеголетков микижи *Parasalmo mykiss* и кижуча *Oncorhynchus kisutch* // Вопросы ихтиологии. Т. 50, № 1. С. 120–129. (Совместно с Д. С. Павловым, З. А. Нефедовой, Т. Р. Руоколайнен, О. Б. Васильевой, П. И. Кирилловым, Е. А. Кирилловой.)

Влияние экологических условий обитания люмпена пятнистого Leptoclinus maculates на липидный состав печени и мышц // Экология. Т. 41, № 1. С. 51–54. (Совместно с С. А. Мурзиной, З. А. Нефедовой, Стиг-Фальк-Петерсен.)

ВСЕВОЛОД ПЕТРОВИЧ ДАДЫКИН (к 100-летию со дня рождения)

В 2010 г. исполняется 100 лет со дня рождения незаурядного человека, большого ученого, воспитавшего талантливых учеников, прекрасного организатора науки Всеволода Петровича Дадыкина. Он был светлым, привлекательным, энергичным, доброжелательным и принципиальным человеком. Творческое наследие В. П. Дадыкина составляет около 200 научных работ, многие из которых получили достойное признание как в нашей стране, так и за рубежом. Всеволод Петрович Дадыкин вошел в историю науки как выдающийся физиолог растений, исследователь особенностей адаптации растений в условиях Севера, как один из основоположников и организаторов исследований в области космического растениеводства.

В. П. Дадыкин родился 16 апреля 1910 г. в г. Вильно (Литва) в семье преподавателей гимназии Петра Осиповича Рабиновича и Глафиры Ивановны Дадыкиной. Детство провел в г. Вильно и в г. Архангельске, в 1924 г. семья переехала в Москву, где и заканчивал школу. В 1931 г. после окончания Тимирязевской сельскохозяйственной академии был направлен на работу на Дальний Восток в бухту Нагаево в период строительства г. Магадана. В 1934 г. В. П. Дадыкин уже со своей семьей возвращается в Москву и поступает на работу в Комитет Севера ВЦИК, в 1935-1937 гг. участвует в составе Индигирской экспедиции Главсевморпути, которая занималась разработкой освоения Северного морского пути. В этой экспедиции и определился основной научный интерес обоснование земледелия в условиях Крайнего Севера и Субарктики. В начале 1938 г. В. П. Дадыкин поступает в аспирантуру Всесоюзного института растениеводства (ВИР), а в начале 1941 г. по результатам исследований он успешно защищает кандидатскую диссертацию «Изменения органомерзлотных свойств почв Кольского полуострова и эффективности минеральных удобрений на этих почвах в связи с их окультуриванием». Затем он переезжает в

Якутию и поступает на работу на вновь организованную в 1941 г. мерзлотную станцию, которую возглавил П. И. Мельников. В. П. Дадыкин начинает планомерные исследования температуры почвы как одного из важных факторов, определяющих эффективность использования удобрений в северных регионах. На основании этих исследований в дальнейшем была доказана ошибочность теории физиологической сухости холодных почв, предложенной Шимпером (1898), и выдвинуты представления о ведущей роли в условиях Крайнего Севера низкой температуры почвы. Это направление на много лет оказалось актуальным для физиологических лабораторий северных биологических институтов Кольского, Карельского и Коми научных центров АН СССР.

Работу прерывает Великая Отечественная война, и с 23 сентября 1941 г. по 15 июля 1946 г. он находится в действующей армии: маршевой батальон МГВК, саперный батальон, строевая дивизия, и в декабре 1942 г. он получает тяжелое осколочное ранение грудной клетки на Калининском фронте. С этим осколком он продолжает участвовать в военных действиях, а затем и живет. За участие в военных действиях В. П. Дадыкин получает Орден «Красной звезды» (1944) и медали «За взятие Берлина», «За освобождение Варшавы», «За победу над Германией».

В июле 1946 г., после демобилизации, В. П. Дадыкин возвращается уже в Институт мерзлотоведения АН СССР, где продолжает исследования по взаимодействию почв и растительности в условиях распространения мерзлотных почвогрунтов. По результатам исследования в 1952 г. он защищает докторскую диссертацию и публикует монографию «Особенности поведения растений на холодных почвах», за которую в 1952 г. получает премию им. К. А. Тимирязева. В этой работе впервые в России систематизируются представления о биологии и эколого-физиологических особен-

ностях растений, произрастающих на мерзлотных почвогрунтах. Обобщая физиологические исследования на Севере (1958), В. П. Дадыкин поднимает вопрос о необходимости расширения этих работ, в том числе и с продвижением в субарктические районы, важности создания и современного оснащения стационаров в типичных полярных тундрах, а также об организации изучения физиологических особенностей растений по единой методике на географических посевах «по меридиану – с Крайнего Севера и до далекого Юга». В этот период, с 1947 г., в составе Якутской базы АН СССР создавались лаборатории, ставшие основой будущих НИИ, а в 1951 г. открылся Институт биологии, его возглавил д. б. н. В. П. Дадыкин, который одновременно был заместителем, а затем и председателем Президиума ЯФ АН СССР. В 1955 г. он передает руководство Института новому директору - известному генетику Я. Л. Глембоцкому. Это был беспрецедентный и смелый шаг, так как руководить коллективом молодого института доверили «опальному» ученому. Августовская сессия ВАСХНИЛ 1948 г. заклеймила его как одного из крупных менделистов-морганистов, и чтобы избежать репрессий, он переехал в Якутию и сумел продолжить свои исследования.

В 1962 г. Президиум АН СССР предложил В. П. Дадыкину возглавить карельскую науку, и с 1960 по 1962 г. он являлся председателем Президиума Карельского филиала АН СССР. Это был этап формирования структуры научных подразделений. Так, в 1961 г. был организован Институт геологии, шло дальнейшее развитие материальной базы, подготовка научных кадров, большой объем фундаментальных и прикладных исследований. В Институте биологии в лаборатории физиологии и экологии растений Карельского филиала АН СССР под руководством В. П. Дадыкина формируется активная группа исследователей (Е. В. Потаевич, Е. А. Акулова, Б. Н. Грушевский, Е. П. Нечаева, Б. А. Красноярский, А. И. Груздев, С. А. Черноморский, Р. П. Иванова, Д. Закрыжевский, А. С. Семененко и многочисленные студенты ПГУ) и разворачиваются разноплановые исследования особенностей спектральных характеристик растений в условиях Севера. Интерес к этому направлению, как пишет сам В. П. Дадыкин (1959), был обусловлен выдающимися работами Г. А. Тихова (1947, 1949) по проблеме наличия жизни на других планетах, положившими начало новой науке - астроботанике. Решая вопрос о наличии растительности на Марсе, Г. А. Тихов получил спектры отражения определенных участков поверхности Марса и сопоставил их со спектрами отражений зеленой растительности. Оказалось, что наиболее близок к марсианскому климату климат арктических и субарктических районов Земли. Это обстоятельство обусловило постановку исследований оптических свойств растений в географическом разрезе от южных и до самых северных регионов нашей страны. Это направление потребовало новых методических разработок, и под руководством В. П. Дадыкина (1962) был создан уникальный прибор, который позволял получать спектральные характеристики зеленых листьев в течение 20 секунд и работать в полевых условиях. Разработка конструкции и рабочих чертежей была осуществлена сотрудниками Института биофизики АН СССР А. П. Андрейцевым и М. И. Мекшенковым, а изготовлен прибор в Карельском филиале АН СССР при участии инженера Б. Н. Грушевского. Работы с его использованием были выполнены на различных видах растений и в разных климатических зонах вплоть до Памира. Выявлены пути хроматической адаптации наземных растений, установлены закономерности изменения оптических свойств растений под влиянием внешних условий и показана ведущая роль К-ДК света для жизнедеятельности растений в условиях Севера. Сформированная исследовательская группа продолжает работать по данной тематике, а В. П. Дадыкин уезжает в Москву, где его приглашают возглавить новое в России направление исследований, связанное с космическим растениеводством. Мечты основателей космонавтики К. Э. Циолковского и Ф. А. Цандера о необходимости использования высших растений для обеспечения дыхания и питания людей в длительных внеземных полетах стали претворяться в жизнь под руководством С. П. Королева. В 1962 г. Главный конструктор наметил целую программу ботанических и агротехнических исследований в космосе. Он писал: «Надо бы начать разработку "Оранжереи по Циолковскому", с наращиваемыми постепенно звеньями или блоками, и надо начинать работать над космическими урожаями». Эксперименты по воздействию факторов космического полета на растительные объекты начались в 1960 г. на втором космическом корабле-спутнике, когда совершили полет и впервые успешно возвратились на Землю традесканция, хлорелла, семена различных сортов лука, гороха, пшеницы, кукурузы. С марта 1964 г. начался «космический период» в исследовательской работе В. П. Дадыкина. В Москве была создана организация п/я 3452 (будущий Институт медико-биологических проблем ИМБП), где под руководством С. П. Королева начались системные исследования по культивированию высших растений в закрытых системах по программе освоения космоса. Всеволод Петрович работал до 1970 г. Это была разработка растениеводческого блока использования высших растений в качестве одного из звеньев системы жизнеобеспечения на космических кораблях при длительных полетах. Наряду с удачами были и сложные не решаемые на данном этапе исследования вопросы, связанные, прежде всего, с отсутствием гравитации, которая управляет потоками вещества и энергии в растениях на Земле. Полученные различия физиолого-биохимических процессов у растений в условиях невесомости дали основание В. П. Дадыкину предположить формирование нового научного направления в физиологии растений - космической физиологии растений.

В марте 1970 г. В. П. Дадыкин уходит на педагогическую работу и по конкурсу избирается заведующим кафедрой ботаники и физиологии растений Московского Лесотехнического института (МЛИ), где и проработал до последних

дней жизни. Многоплановый интерес к проблемам физиологии растений сразу привлек к профессору В. П. Дадыкину множество студентов и аспирантов. Благодаря широкой известности в области физиологии растений В. П. Дадыкину удалось убедить членов ВАК СССР о присвоении аспирантам по лесной физиологии растений ученой степени кандидата биологических наук (вместо сельскохозяйственных). Работа Всеволода Петровича по линии Академии наук включала и членство в Доме ученых АН СССР, где он активно руководил секцией биологических проблем, являлся членом Совета и членом Президиума ДУ.

Всеволод Петрович скоропостижно скончался в день своего рождения 16 апреля 1976 г. Умер он от осколка снаряда, который он носил в сердце со времен войны: в один момент осколок сдвинулся, и сердце остановилось. Ему было 66 лет. Похоронен на Химкинском кладбище г. Москвы.

Е. Ф. Марковская

МАРИНА ИВАНОВНА СЫСОЕВА (к 50-летию со дня рождения)

Сысоева Марина Ивановна родилась 20 апреля 1960 г. в Петрозаводске в семье преподавателей Карельского государственного педагогического института И. Н. Хариной и И. О. Сысоева. В 1982 г. после окончания «с отличием» физико-математического факультета Петрозаводского государственного университета по специальности «математика» она поступила на работу в Институт биологии КФ АН СССР, в лабораторию моделирования биологических процессов. Работа в филиале началась еще в студенческие годы, в отделе матметодов, где под руководством Ю. Л. Павлова была выполнена дипломная работа. В биологической лаборатории, куда пришла Марина Ивановна, под руководством великого энтузиаста профессора В. К. Курца и при активной поддержке профессора С. Н. Дроздова собрались для совместной работы физики, математики и биологи. М. И. Сысоева включилась в направление, связанное с использованием математических методов и методологии исследования в области экологической физиологии растений. Для математика с «красным дипломом» в лаборатории, где вся работа начинается с выращивания растительного материала, это был хороший «урок». Марина Ивановна легко и с удовольствием при участии опытных биологов Л. А. Обшатко и Л. А. Кучко осваивала многочисленные биологические методы, а совместно с уже опытными математиками и физиками Э. Г. Поповым и А. В. Талановым – методы моделирования - многофакторный планируемый эксперимент и различные методы многомерной статистики. Большую роль в ее становлении, особенно на первых этапах, сыграл В. Н. Харин, который к этому времени был основным консультантом биологов КарНЦ по различным аспектам применения математических методов для обработки биологических данных.

В лаборатории шла активная исследовательская работа, работал научный семинар, шел процесс взаимного образования и обмена



информацией между физиками, математиками и физиологами растений. Все это создавало творческую атмосферу, в которой шла подготовка будущих кандидатов и докторов биологических наук. Почти сразу Марина Ивановна примкнула к биологическому направлению, связанному с исследованиями онтогенеза растений, возглавляемому профессором Е. Ф. Марковской. КФАН в это время активно сотрудничал с Вычислительным центром АН СССР. Возможность консультаций у академика Ю. М. Свирежева, участие в семинарах этого центра – все это сыграло большую роль в становлении и подготовке молодого специалиста. Это сотрудничество продолжалось около трех лет и завершилось успешной защитой кандидатской диссертации «Влияние факторов внешней среды на рост и развитие растений огурца на ранних этапах онтогенеза: многомерный подход» (1991 г.). Освоенный метод многофакторного планируемого эксперимента позволил значительно ускорить исследовательскую работу и получение экспериментальных результатов. Интерес от поведения растений в области оптимальных условий, где в основном работал весь коллектив лаборатории моделирования биологических процессов, стал смещаться в область суб- и супероптимальных условий, где с моделями практически не работали. Этот

переход привел Марину Ивановну к необходимости более активного освоения методов многомерной статистики, с применением которых в физиологии растений не только в России, но и мире были лишь единичные работы. Диапазон экспериментальных условий расширился, и в исследование были включены температуры из зоны теплового и холодового закаливания, а также градиентные температурные условия. В. К. Курец в период его работы в Иркутске активно сотрудничал с С. И. Радченко – основоположником исследования роли температурных градиентов в жизни растений, и это направление также разрабатывалось в лаборатории. Однако с участием Марины Ивановны его удалось совместить с современной прикладной проблемой термопериодизма, и на данном этапе работы она внесла большой вклад в разработку этого направления с двух сторон: теоретически - на основании анализа современной западной литературы и практически – разработкой новых методологических подходов при постановке опытов и обработке результатов. Это позволило подготовить и успешно защитить в ГНЦ ВИР им. Н. И. Вавилова докторскую диссертацию «Феноменология онтогенетических реакций растений на суточные переменные температуры» (2003 г.). С подготовкой этой работы в Институте биологии не только появился новый молодой доктор биологических наук, но и доброжелательный грамотный консультант по различным направлениям использования математических методов в биологии. Консультации и совместная обработка данных с ихтиологами, биохимиками и учеными других направлений стало нормой научной жизни исследователя.

Спектр активности д. б. н. М. И. Сысоевой очень широк. Она является членом международного общества растениеводов (ISHS), Европейского общества биологов растений (FESPB), в рамках которых принимает участие в работе международных конгрессов, совещаний и семинаров в различных странах. Ее хорошо знают коллеги из Финляндии, Норвегии, Дании и Канады, с которыми она ведет активную переписку и обмен научной информацией.

М. И. Сысоева осуществляет научное руководство фундаментальными исследованиями по разделу госбюджетных тем, является руководителем фундаментальных исследований по грантам РФФИ, руководителем международных проектов. Ею опубликовано, в том числе и в соавторстве, более 180 научных работ и получен патент на изобретение.

В настоящее время под руководством М. И. Сысоевой выполняются две аспирантские работы, она читает спецкурсы «Системный ана-

лиз в биологии» и «Термопериодизм у растений» для студентов эколого-биологического факультета ПетрГУ, осуществляет руководство курсовыми и дипломными работами студентов.

М. И. Сысоева ежегодно участвует в организации и проведении научных конференций и семинаров, является ответственным секретарем редакции Трудов КарНЦ РАН (серия «Экспериментальная биология»), членом Ученого совета ИБ КарНЦ РАН, секретарем Карельского отделения Общества физиологов растений России, в течение нескольких лет входила в состав диссертационного совета К 002.035.01 при Институте биологии КарНЦ РАН.

М. И. Сысоева награждена Почетной грамотой РАН и профсоюзов работников РАН (2006 г.) и Почетной грамотой Президиума КарНЦ РАН (2007, 2010 гг.).

От всей души желаем юбиляру крепкого здоровья, неиссякаемого энтузиазма, новых творческих успехов и удачи.

Е. Ф. Марковская

СПИСОК ОСНОВНЫХ НАУЧНЫХ ТРУДОВ М. И. СЫСОЕВОЙ

1985. Исследование гетерогенности растительного материала при помощи метода главных компонент (на примере огурца) // С.-х. биология. \mathbb{N}° 7. С. 51–55. (Совместно с Е. Ф. Марковской, В. Н. Хариным, В. К. Курцом.)

1991. Накопление массы сухого вещества в органах огурца в зависимости от суточной температуры // Физиология и биохимия культ. растений. Т. 23, № 3. С. 274–281. (Совместно с Е. Ф. Марковской.)

Изменение температурной зависимости дифференциации апикальной меристемы в онтогенезе индетерминантного вида // Онтогенез. Т. 22, N^2 4. С. 634–639. (Совместно с Е. Ф. Марковской, Н. В. Василевской.)

1992. Термопериодизм у культурных растений // Журн. общей биол. Т. 53, № 1. С. 108–117. (Совместно с Е. Ф. Марковской.)

1996. Thermoperiodicity of crop plants and strategies for climate control // Journal of Agricult. Science. Vol. 127. P. 425–431. (Совместно с Е. F. Markovskaya, V. A. Bezdenezhnykh.)

1997. Optimal temperature drop for the growth and development of young cucumber plants // Plant Growth Regulation. Vol. 6. P. 1–5. (Совместно с Е. F. Markovskaya, T. G. Kharkina.)

1999. Temperature drop, dry matter accumulation and cold resistance of young cucumber plants // Plant Growth Regulation. Vol. 28. P. 89–94. (Совместно с Е. F. Markovskaya, T. G. Kharkina, E. G. Sherudilo.)

2000. A method for quantifying the effect of temperature treatments on plant quality // Journal of Agricultural Science. Vol. 134. P. 221–226. (Совместно с Т. G. Kharkina.)

Влияние кратковременного снижения ночной температуры на рост и холодостойкость растений огурца // Физиология растений. Т. 47, № 4. С. 511–515. (Совместно с Е. Ф. Марковской, Т. Г. Харькиной, Е. Г. Шерудило.)

Термопериодизм у растений: история изучения и современное состояние // Усп. соврем. биологии. Т. 120, № 4. С. 361–370. (Совместно с Е. Ф. Марковской.)

2001. A new approach to the analysis of the effects of day and night temperatures on plant growth and morphogenesis // Biotronics. Vol. 30. P. 93–102. (Совместно с Т. G. Kharkina, E. F. Markovskaya.)

Современные подходы к выращиванию растений в условиях защищенного грунта (обзор) // С.-х. биология. № 3. С. 96–98. (Совместно с Е. Ф. Марковской, Т. Г. Харькиной.)

Температурная регуляция скорости развития растений огурца в онтогенезе // Вестник Башкирского университета. № 2 (1). С. 164–165. (Совместно с Е. Ф. Марковской.)

Современное состояние проблемы воздействия кратковременного снижения температуры на рост растений // Усп. соврем. биологии. Т. 121, \mathbb{N}^2 2. С. 172–179. (Совместно с Е. Ф. Марковской, Т. Г. Некрасовой.)

2002. Скорость развития проростков растений разных фотопериодических групп (сои, пшеницы и огурца) в условиях различных термо- и фотопериодов // Физиология и биохимия культ. растений. Т. 34, \mathbb{N}^2 4. С. 311–316. (Совместно с Е. Ф. Марковской, Т. Г. Харькиной.)

Температурные характеристики нетто-фотосинтеза *Oxiria digyna* (*Polygonaceae*) // Ботан. журн. Т. 87, № 5. С. 110–114. (Совместно с В. К. Курцом, Э. Г. Поповым, С. Н. Дроздовым.)

2003. Influence of long-term and short-term temperature drops on acclimation and de-acclimation in cucumber cold resistance // Acta Horticulturae. Vol. 618. P. 233–236. (Совместно с Е. F. Markovskaya, E. G. Sherudilo.)

Особенности и закономерности распределения сухой массы по органам растений огурца (обзор) // С.-х. биология. № 5. С. 18–22. (Совместно с Е.Ф. Марковской.)

К вопросу о формализации температурной зависимости скорости развития растений // Онтогенез. Т. 34, № 2. С. 132–136. (Совместно с Е. Ф. Марковской.)

Влияние термопериода на рост и развитие огурца // Онтогенез. Т. 34, № 2. С. 154–159. (Совместно с Т. Г. Харькиной, Е. Ф. Марковской.)

Temperature controls the rate of development in short-day and long-day plants during vegetative stage of ontogenesis // Acta Horticulturae (ISHS). Vol. 624. P. 243–247. (Совместно с Е. F. Markovskaya, T. G. Kharkina.)

2004. Роль суточного температурного градиента в онтогенезе растений. М.: Наука. 119 с. (Совместно с Е. Ф. Марковской.)

Day and night temperature optimization for plant quality based on regression models // Acta Horticulturae. Vol. 654. P. 55–62. (Совместно с Е. F. Markovskaya.)

2005. Влияние ежесуточных кратковременных снижений температуры и фотопериода на процессы дифференцировки апикальных меристем у *Cucumis sativus* L. // Онтогенез. Т. 36, № 5. С. 394. (Совместно с И. И. Слободяник, Н. В. Василевской, Е. Г. Шерудило.)

Temperature drop as a tool for cold tolerance increment in plants // Plant Growth Regulation. Vol. 46. P. 189–191. (Совместно с Е. G. Sherudilo, E. F. Markovskaya, L. A. Obshatko, E. M. Matveyeva.)

Host-parasite relationships between potato plants and potato cyst-forming nematode *Globodera*

rostochiensis under short-term impact of low hardening temperatures // Russian Journal of Nematology. Р. 154. (Совместно с Е. М. Matveyeva, Е. G. Sherudilo, Е. F. Markovskaya.)

2006. Фототермальная модель развития растений // Онтогенез. Т. 37, № 1. С. 20–26. (Совместно с Е. Ф. Марковской.)

2007. Влияние ежесуточных кратковременных снижений температуры на процессы органообразования у *Cucumis sativus* L. в условиях разных фотопериодов // Известия РАН. Сер. Биологическая. \mathbb{N}^2 6. С. 765–767. (Совместно с И. И. Слободяник, Е. Г. Шерудило, Н. В. Василевской.)

Cucumber seed germination: effect and aftereffect of temperature treatments // Seed Science and Biotechnology. Vol. 1, N 2. P. 25–31. (Совместно с Е. F. Markovskaya, E. G. Sherudilo.)

Дифференциальная экспрессия генов в растении огурца в ответ на многократные кратковременные низкотемпературные воздействия // Физиология растений. Т. 54, № 5. С. 686–691. (Совместно с Е. Ф. Марковской, Е. Г. Шерудило, Л. В. Топчиевой.)

Суточные температурные градиенты и процессы органогенеза в апикальной меристеме у *Cucumis sativus* L. // Онтогенез. Т. 38, № 1. С. 12–20. (Совместно с Е. Ф. Марковской, Н. В. Василевской.)

Temperature-dependent reactions of host-parasite relationships in system «potato – potato cyst-forming nematode» // Russian Journal of Plant Nematology. Vol. 15, N 2. P. 172. (Совместно с Е. М. Matveeva, E. P. leshko, E. G. Sherudilo.)

2008. Влияние круглосуточного освещения на процессы жизнедеятельности растений // Усп. соврем. биологии. Т. 128, № 6. С. 609–620. (Совместно с Е. Ф. Марковской.)

Effect of temperature drop and photoperiod on cold resistance in young cucumber plants – involvement of phytochrome В // Plant Stress. Vol. 2, N 1. P. 84–88. (Совместно с G. Patil Grete, E. G. Sherudilo, Torre Sissel, E. F. Markovskaya, Moe Roar.)

Феномен ежесуточного кратковременного влияния низких закаливающих температур на жизнедеятельность растения // Онтогенез. Т. 39, № 5. С. 323—332. (Совместно с Е. Ф. Марковской, Е. Г. Шерудило.)

Cold resistance formation in potato plants infected by cyst-forming nematode under low temperature // Physiologia Plantarum. Vol. 133, N 3. (Совместно с E. G. Sherudilo, E. M. Matveeva, E. F. Markovskaya.)

Effect of temperature drop on growth, cold resistance and chlorophyll fluorescence of young cucumber plants under different photoperiods // Physiologia Plantarum. Vol. 133, N 3. (Совместно с Е. А. Spiridonova, E. G. Sherudilo, T. G. Shibaeva.)

2009. Способ предпосадочной обработки клубней семенного картофеля // Бюллетень Федеральной службы по интеллектуальной собственности, патентам и товарным знакам. № 4. 5 с. (Совместно с Е. М. Матвеевой, Е. Г. Шерудило, Е. Ф. Марковской.)

2010. Pre-sowing seed treatment with temperature drop influences plant growth and flowering of marigold and pansy // Journal of Horticultural Science & Biotechnology. Vol. 85. P. 238–240. (Совместно с Е. F. Markovskaya, E. G. Sherudilo, T. G. Shibaeva.)

Роль углеводов в реакции теплолюбивых растений на кратковременные и длительные низкотемпературные воздействия // Физиология растений. Т. 57, № 4. (Совместно с Е. Ф. Марковской, Е. Г. Шерудило, Н. А. Галибиной.)

СТАНИСЛАВ НИКОЛАЕВИЧ ДРОЗДОВ (к 80-летию со дня рождения)

2 июня 2010 г. исполнилось 80 лет со дня рождения известного ученого физиолога растений, эколога, доктора биологических наук, профессора, заслуженного деятеля науки Республики Карелия и Российской Федерации Станислава Николаевича Дроздова.

С. Н. Дроздов родился в 1930 г. в семье ученого биолога-растениевода в г. Ставрополе Кавказском. В 1954 г. окончил с красным дипломом Ленинградский сельскохозяйственный институт (ЛСХИ) по специальности «ученый агроном». Еще студентом он проявил склонность к научной работе, и по окончании института его направили на учебу в аспирантуру ЛСХИ, которую он проходил под руководством профессора В. А. Новикова. В 1957 г. молодой ученый успешно защитил кандидатскую диссертацию, и некоторое время он работает на кафедре агрохимии ЛСХИ. В 1958 г. С. Н. Дроздов переезжает в Петрозаводск и приступает к работе в лаборатории экологической физиологии растений Института биологии Карельского филиала АН СССР в должности младшего научного сотрудника. В 1958-1960 гг. его первые научные работы были опубликованы в «Докладах АН СССР» и «Ботаническом журнале».

Незаурядные научные способности и организаторский талант Станислава Николаевича были по достоинству оценены. В 1960 г. он утвержден в должности заведующего лабораторией, а в 1961 г. назначен директором Института биологии, который в дальнейшем бессменно возглавлял на протяжении 35 лет.

Тематика научных работ лаборатории в те годы была связана с изучением различных сторон минерального питания растений (в 60-е годы в стране была принята программа химизации сельскохозяйственного производства, и данное направление считалось одним из приоритетных для физиологии растений). Тщательная теоретическая и экспериментальная проработка позволила увидеть в минеральном питании мощное орудие регулирования об-



мена веществ у растений и их продуктивности. Были выяснены возможности и условия применения азотных, фосфорных и калийных удобрений в растениеводстве. Важным для сельского хозяйства республики результатом этих работ явилась разработка научно обоснованной системы минерального питания растений (С. Н. Дроздов, З. Ф. Сычева), в том числе и так называемой «северной дозы». Ее опытная проверка проведена на картофеле в Олонецком и Пряжинском районах при непосредственном участии С. Н. Дроздова, а затем и внедрена практически во всех хозяйствах республики. Как было доказано, внесение полного минерального удобрения в определенном соотношении и дозе гарантирует в климатических условиях северного региона получение стабильных урожаев сельскохозяйственных культур. Параллельно с этим лаборатория занималась вопросами устойчивости активно вегетирующих растений (виды и сорта картофеля, многолетние травы,

тепличные культуры) к заморозкам. Это потребовало разработки методики проведения искусственных заморозков и создания на территории Агробиологической станции специальной экспериментальной базы, включающей вегетационный домик и камеры с регулированием условий среды. Единомышленником и коллегой Станислава Николаевича, начиная с этих работ и на протяжении многих лет, был доктор биологических наук, профессор В. К. Курец. По результатам этих исследований С. Н. Дроздов успешно защитил в 1971 г. в диссертационном совете Всесоюзного института растениеводства им. Н. И. Вавилова (г. Ленинград) докторскую диссертацию на тему «Эколого-физиологические исследования устойчивости полевых культур к заморозкам», а несколько позднее была издана монография «Эколого-физиологические аспекты устойчивости растений к заморозкам» (С. Н. Дроздов, З. Ф. Сычева, Н. П. Будыкина, В. К. Курец. Л.: Наука, 1976).

Новым шагом в развитии научных исследований лаборатории стало изучение действия абиотических факторов среды (низкие и высокие температуры, световые условия) на терморезистентность и различные структурные и функциональные показатели клеток и тканей растений, а также изучение возможности управления ростом, развитием, формированием продуктивности и устойчивости растений при неблагоприятных внешних условиях с помощью физиологически активных веществ. Эти работы во многом предвосхитили становление современных исследований по адаптации и стресс-устойчивости растений к действию неблагоприятных факторов внешней среды.

По результатам многолетних исследований С. Н. Дроздовым (совместно с В. К. Курцом и А. Ф. Титовым) была выдвинута гипотеза «зонального» влияния температуры на устойчивость активно вегетирующих растений, а затем экспериментально подтверждена на различных видах и сортах растений. В 90-е годы научный интерес С. Н. Дроздова обращен к изучению эколого-физиологической характеристики растений, определению границ температурных зон и свето-температурных зависимостей оптимума составляющих CO₂-обмена у растений культурной и дикой флоры. Используемый при этом системный подход с постановкой многофакторных экспериментов в регулируемых условиях внешней среды позволил перейти от качественной к количественной характеристике CO₂ -газообмена сортов (генотипов).

Авторитет лаборатории был неоднократно признан на всероссийском уровне. Так, в 1996 г. коллектив лаборатории, возглавляемой Станиславом Николаевичем, официально признан ведущей научной школой по экологической физиологии растений в стране. Исследования по изучению эффективности СО₂-обмена интактных растений в зависимости от условий среды отмечены в 1995 г. премией имени И. И. Гунара (С. Н. Дроздов, В. К. Курец, А. В.Таланов, Л. А. Обшатко и Э. Г. Попов), а сами научные работы С. Н. Дроздова широко известны в нашей стране и за рубежом. В целом за годы исследований им опубликовано (самостоятельно и в соавторстве) более 450 научных работ, включая 3 монографии. Значительная часть его научных трудов опубликована в таких авторитетных журналах, как «Доклады Академии наук», «Доклады РАСХН», «Физиология растений», «Агрохимия», «Ботанический журнал», «Сельскохозяйственная биология», «Вестник PACXH», «Journal of Experimental Botany» и др. Добавим к этому, что он соавтор около десятка авторских свидетельств на изобретение и более 20 практических рекомендаций сельскохозяйственного профиля. Трижды (1994-1997 гг., 1997–2000 гг. и 2000–2003 гг.) был удостоен Государственной научной стипендии для выдающихся ученых России. В 1994 г. избран действительным членом Международной Академии наук экологии и безопасности жизнедеятельности (МАНЭБ).

На протяжении многих лет С. Н. Дроздов активно участвует в пропаганде научных знаний, занимается подготовкой молодых ученых. Под его руководством 20 человек стали кандидатами наук и 4 – докторами наук.

Как директор Института биологии С. Н. Дроздов основной задачей учреждения считал становление и развитие в Карелии разноплановых биологических исследований. Его широкий научный кругозор, глубокое понимание задач, стоящих перед биологической наукой, определяющим образом сказались на формировании и выборе многих направлений исследований института. Появились и получили свое развитие такие новые перспективные фундаментальные научные направления, как экологическая биохимия и биофизика, экологическая физиология растений и животных, биология развития и изучение биоразнообразия, палеонтологические аспекты эволюции, исследование генезиса и структуры почв, биология развития, а также прикладные исследования, связанные с разработкой научных основ рационального использования природных биологических ресурсов и их охраной. Много внимания он уделял созданию стационаров и развитию экспериментальной базы института, а также подготовке научных кадров. За годы его руководства в институте существенно выросло число публикаций в центральных журналах и зарубежных изданиях, увеличилось количество издаваемых монографий. Исследования многих сотрудников института получили поддержку в форме грантов различных научных фондов и организаций. Работа института неоднократно обсуждалась на бюро Отделения общей биологии (ООБ) АН СССР и неизменно получала высокую оценку.

Немало сделано Станиславом Николаевичем Дроздовым для укрепления авторитета науки и биологической науки в частности в республике. Руководством республики он был назначен председателем Совета по координации научных исследований в области сельского хозяйства. Его активная позиция позволила поднять и обсудить на республиканском уровне такие актуальные вопросы, как пути развития сельского хозяйства Карелии, оценка экологической ситуации в регионе и перспективы ее развития, концепция создания сети особо охраняемых природных территорий и конкретные предложения по ее развитию, стратегия развития Института биологии и др.

В разные годы Станислав Николаевич являлся членом целого ряда научных советов, различных научных обществ. С 1961 по 1996 г. являлся членом Президиума КарНЦ РАН и членом бюро ООБ АН СССР, многие годы был членом координационных Советов по биологии и экологии при ООБ АН СССР, входил в состав не-

скольких специализированных диссертационных советов.

С. Н. Дроздова всегда отличала активная гражданская позиция, которую он полновесно представлял, участвуя в общественной жизни республики. Он неоднократно избирался председателем общества «Знание» Карельского филиала АН CCCP 1972 гг.), председателем общества «Знание» г. Петрозаводска (1970-1982 гг.), членом горкома КПСС (1977-1982 гг.), депутатом городского Совета депутатов трудящихся (1977-1982 гг.), председателем Карельского отделения Общества физиологов растений (1988-2007 гг.), председателем Карельского отделения Всероссийского общества охраны природы (1988-1996 гг.), членом Верховного Совета Карельской АССР (1985-1990 гг.), где возглавлял комиссию по охране природы.

Многолетняя и плодотворная работа С. Н. Дроздова получила высокую оценку со стороны государства. Он награжден орденами «Дружбы народов» и «Знак почета», рядом медалей. Ему присвоено звание «Заслуженный изобретатель СССР».

Коллеги, ученики, друзья сердечно поздравляют Станислава Николаевича с ЮБИЛЕЕМ. От души желают ему крепкого здоровья, счастья, благополучия и неубывающего интереса к жизни.

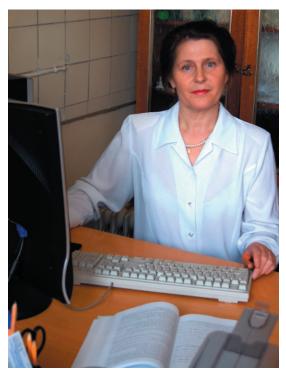
А. Ф. Титов, Н. П. Будыкина

НАДЕЖДА ПЕТРОВНА ЧЕРНОБРОВКИНА (к 60-летию со дня рождения)

Коллектив Института леса Карельского научного центра РАН, коллеги физиологи растений и лесовосстановители поздравляют **Надежду Петровну Чернобровкину** с юбилеем – 60-летием со дня рождения!

Чернобровкина Надежда Петровна 1950 г. рождения, в 1967 г. с золотой медалью окончила Козловскую среднюю школу Тверской (тогда Калининской) области, в 1972 г. - с отличием Тверской (тогда Калининский) государственный университет, химико-биологический факультет. В 1972-1976 гг. обучалась в очной аспирантуре Института леса Карельского филиала АН СССР (ныне КарНЦ РАН). В 1978 г. успешно защитила кандидатскую диссертацию на тему «Физиолого-биохимические особенности покоя семян и почек березы карельской». К своему 50-летнему юбилею (2000 г.) защитила докторскую диссертацию - «Экофизиологическая характеристика использования азота сосной обыкновенной». С 1976 г. по настоящее время работает в Институте леса КарНЦ РАН, имеет звание старшего научного сотрудника (1995) и доцента по специальности «физиология и биохимия растений» (2003). Научный стаж – 33 года. Ею опубликовано более 90 научных работ, получен патент на изобретение.

Н. П. Чернобровкина является высококвалифицированным физиологом растений. Основное направление научной деятельности – экофизиология и биохимия растений, изучение вопросов лесовосстановления, минерального питания, функциональной активности азота и бора, адаптационных механизмов у хвойных растений. На протяжении многих лет объектом ее исследований является сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). На примере сосны была представлена экофизиологическая характеристика закономерностей использования азота и бора хвойными растениями в посадках и естественных древостоях в зависимости от физиологического состояния растения и действия



факторов внешней среды. Показаны особенности транспорта, распределения и реутилизации азота в дереве; выявлены закономерности сезонной ритмичности поступления азота, изменения азотного и углеводного статусов в корнях сосны различного возраста. Исследовано влияние азотного питания на фотосинтез и дыхание этого древесного растения при различных температурах внешней среды. Проанализирована взаимосвязь азотного обеспечения, азотного статуса и роста у сосны. Определены состояние и перспективы развития методов диагностики ее азотного питания. Показаны особенности использования внесенного в почву азота в лесном питомнике и хвойном лесу. Определены пути повышения коэффициента использования азота хвойным растением и снижения потерь азотных удобрений в лесных насаждениях. Выявлены отличительные особенности использования азота сосной в сравнении с другими древесными и травянистыми растениями, которые обеспечивают хвойным высокую адаптационную способность к неблагоприятным условиям среды.

Впервые исследована локализация бора в органах хвойного растения в связи с его физиологическим состоянием и обеспеченностью элементами минерального питания. Выявлены особенности изменения уровня метаболитов азотного и липидного обменов у сосны обыкновенной на ранних этапах онтогенеза в зависимости от обеспеченности бором. По результатам исследования ростовой активности сеянцев сосны, содержания азотных и липидных соединений в хвое определены особенности ответной реакции хвойного растения на оптимальный, дефицитный и токсичный уровни обеспеченности бором. Определены оптимальные дозы борной кислоты для внесения в посевных отделениях лесных питомников Карелии. Выявлены оптимальные уровни бора в органах сеянцев для их роста при различных условиях минерального питания. Разработан способ биологической очистки почв от тяжелых металлов при использовании борной кислоты и растений-фиторемедиантов (Taraxacum officinale Wigg.).

За время работы в Институте леса Н. П. Чернобровкина окончила курсы повышения квалификации в области использования изотопных методов в биологии в ТСХА (1986). Она осуществляет научное руководство разделов и тем НИР РАН в области физиологии и биохимии минерального питания древесных растений, является руководителем исследований, проводимых по договорам о научном сотрудничестве между Институтом леса и Институтами биологии и геологии КарНЦ РАН, проводит совместные исследования с Институтом физиологии растений им. К. А. Тимирязева (Москва).

Н. П. Чернобровкина большое внимание уделяет продолжению повышения своего профессионального уровня. В 2008 г. в Петрозаводском учебно-методическом центре «Оракул» ею был получен сертификат по владению финским языком. Знание языка она успешно использует при осуществлении научных контактов с учеными Института леса Финляндии (г. Йоенсуу).

На протяжении многих лет Н. П. Чернобровкина занимается преподавательской работой и подготовкой кадров. Под ее руководством выполнены и успешно защищены кандидатская диссертация и 11 дипломных работ. Она читает спецкурс по минеральному питанию и мембранному транспорту ионов у растений для студентов эколого-биологического факультета Петрозаводского государственного универси-

тета. Несколько лет была членом диссертационного совета по защите кандидатских диссертаций по специальности «физиология и биохимия растений» при Институте биологии КарНЦ РАН, выступала оппонентом 5 кандидатских диссертаций.

За комплекс научно-исследовательских работ Н. П. Чернобровкина удостоена премии Сороса (1995), за активную научную, научно-организационную и педагогическую деятельность награждена Почетной грамотой РАН (2000), Почетными грамотами КарНЦ РАН.

Н. П. Чернобровкина отличается высоким чувством ответственности за выполняемую работу, она активна в научных исследованиях и доброжелательна в отношениях с людьми, пользуется уважением в коллективе. От всей души желаем ей доброго здоровья, дальнейших творческих успехов, большого счастья.

Л. Л. Новицкая, А. И. Соколов

СПИСОК ОСНОВНЫХ НАУЧНЫХ ТРУДОВ Н. П. ЧЕРНОБРОВКИНОЙ

1975. Покой, рост и их природные регуляторы роста в почках и семенах карельской березы // Физиология растений. Т. 22, вып. 5. С. 1013–1020. (Совместно с В. И. Кефели, Р. П. Ивановой.)

1978. Исследование аминокислотного состава семян и почек березы карельской в осенне-зимне-весенний период // Лесоведение. № 4. С. 47–52. (Совместно с Р. П. Ивановой.)

1981. Содержание 2,4-Д в растениях после обработки молодняков // Лесоведение. № 4. С. 68–73. (Совместно с М. К. Ильиновой, И. Ю. Ивонисом, Л. В. Кялиной, Е. В. Хохлиной.)

1984. Эмбриогенез и качество семян в культурах лиственницы сибирской // Лесоведение. № 2. С. 84–88. (Совместно с В. В. Трениным.)

1988. Аминокислотный состав ксилемного сока сосны в связи с интенсивностью роста // Лесоведение. № 3. С. 66–69. (Совместно с М. Ф. Макаревским.)

Динамика форм азота в органах сосны обыкновенной различной интенсивности роста // Лесоведение. № 6. С. 76–79. (Совместно с Л. Н. Успенской.)

Влияние удаления почек на рост и обеспечение азотистыми веществами органов сосны обыкновенной // Физиология растений. № 6. С. 1123–1132. (Совместно с М. Ф. Макаревским, Л. Н. Успенской.)

1989. Пищевая активность дождевых червей и содержание аминокислот в темно-серой лесной почве // Почвоведение. № 5. С. 44–51. (Совместно с Б. Р. Стригановой, Л. С. Козловской, И. В. Кудряшевой.)

1990. Подкормка сеянцев сосны микроэлементами в питомниках Карелии: Методические указания Института леса КНЦ РАН. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 14 с. (Совместно с Л. Н. Успенской, Р. В. Леонтьевой, Э. С. Васильевой.)

1991. Метаболизм сосны в связи с интенсивностью роста. Петрозаводск: КарНЦ АН СССР. 162 с. (Совместно с В. В. Габуковой, И. Ю. Ивонисом, В. А. Козловым, В. К. Болондинским, Г. И. Софроновой.)

Методические указания по системам применения удобрений на лесохозяйственных объектах. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 46 с. (Совместно с Н. И. Казимировым, В. М. Медведевой, Р. М. Морозовой, С. М. Синькевичем, Н. Г. Федорец.)

1992. Role of roots and mycorrhiza in the nitrogen (¹⁵N) assimilation by Pinus sylvestris // Root ecology and its practical application: International Society of root research. 3 Symposium. Viena, 1991. Klagenfurt, P. 593–59. (Совместно с V. V. Gabukova.)

Влияние подкормок макро- и микроэлементами на рост сеянцев сосны в Карелии // Лесоведение. \mathbb{N}^2 5. С. 10–18. (Совместно с В. В. Габуковой, Л. Н. Успенской.)

1993. Распределение ¹⁵N в органах сеянцев сосны // Лесоведение. № 4. С. 31–40. (Совместно с В. В. Габуковой, Л. Н. Успенской, Т. А. Кокуновой.)

1994. Усвоение и распределение азота по органам у 15-летней сосны обыкновенной // Физиология растений. Т. 41, № 3. С. 338–343.

1998. Определение дозы азотных удобрений при подкормке сеянцев сосны обыкновенной в Карелии // Лесоведение. № 3. С. 49–57. (Совместно с 3. Г. Евстигнеевой, Е. А. Громыко, Л. Н. Успенской, Н. И. Шабалиной.)

Metabolic characteristics of growing and dormant Scotch pine roots in the course of tree development // Plant and Soil. Vol. 200, N 1. P. 357–367. (Совместно с Т. A. Shulyakovskaya.)

2001. Экофизиологическая характеристика использования азота сосной обыкновенной. СПб: Наука. 175 с.

2002. Скорость водного потока в стволе сосны обыкновенной при затоплении корней и разной концентрации CO_2 в почвенном воздухе // Лесоведение. № 1. С. 18–23. (Совместно с Е. В. Робонен, С. В. Колосовой.)

Влияние микроэлементов и гибберсиба на рост и семеношение сосны обыкновенной // Лесоведение. \mathbb{N}^2 3. С. 79–84. (Совместно с И. Ю. Ивонисом.)

2006. Preparing substratsof sewage sludge and wood wasts to grow up coniferous plants seedlings with the closed root system // Scient articles ecology. Part

1. Information express ISBN 954-9368-16-5. Bulgaria. P. 126-138. (Совместно с Е. V. Robonen, R. I. Ajukaev, M. I. Zaitseva, S. A. Stepanov.)

Использование плавленого фосфорно-магниевого удобрения ПФМУ-2 при выращивании сеянцев хвойных пород с закрытой корневой системой // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. № 6 (48). С. 34–38. (Совместно с Е. В. Робонен, М. И. Зайцевой, Г. А. Лебедевой, Г. А. Озеровой.)

2007. Влияние обеспеченности бором на рост сеянцев сосны обыкновенной // Лесоведение. № 5. С. 69–76. (Совместно с Е. В. Робонен, С. А. Иготти, О. С. Дорофеевой, И. Д. Шенгелиа.)

2008. Жирнокислотный состав суммарных липидов хвои сеянцев сосны обыкновенной в связи с обеспеченностью бором // Физиология растений. Т. 55, № 3. С. 404–411. (Совместно с О. С. Дорофеевой, М. К. Ильиновой, Е. В. Робонен, А. Г. Верещагиным.)

Устойчивость сеянцев сосны обыкновенной к снежному шютте как интегральный показатель функциональной диагностики обеспеченности бором // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. № 6 (63). С. 16–21. (Совместно с Е. Е. Ялынской.)

2009. Влияние азота, бора и люпина узколистного на рост и минеральное питание сеянцев сосны обыкновенной // Лесоведение. № 1. С. 25–32. (Совместно с Е. С. Холопцевой.)

Аминокислотный состав хвои сеянцев сосны обыкновенной в связи с обеспеченностью бором // Издательство МГУЛ – Лесной вестник. № 3 (66). С. 56–62. (Совместно с О. С. Дорофеевой, Е. В. Робонен.)

2010. Использование порубочных остатков для приготовления торфяных субстратов при выращивании сеянцев сосны обыкновенной с закрытой корневой системой // Издательство МГУЛ – Лесной вестник. № 1 (70). С. 4–8. (Совместно с М. И. Зайцевой, Е. В. Робонен.)

Способ биологической очистки почв от тяжелых металлов. Патент РФ на изобретение \mathbb{N}^2 2342822. 2010. (Совместно с Е. Е. Ялынской, Е. В. Робонен.)

РЕЦЕНЗИИ И БИБЛИОГРАФИЯ

Методы компьютерного моделирования для исследования полимеров и биополимеров / Отв. ред. В. А. Иванов, А. Л. Рабинович, А. Р. Хохлов. М.: Книжный дом «ЛИБРОКОМ», 2009. 696 с., цв. вкл.

Настоящее издание осуществлено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 08-03-07031, 09-03-02002-э д).

Настоящая книга знакомит читателя с актуальными проблемами и основными направлениями исследований в области компьютерного моделирования полимерных и биополимерных систем. Она содержит описание основных методов и алгоритмов компьютерного моделирования, дает общий обзор их развития. Большое внимание уделено изложению общих принципов реализации полной схемы так называемого мультимасштабного моделирования. Обсуждаются методы моделирования на разных (микроскопических, мезоскопических и макроскопических) пространственных и времен-

ных масштабах: квантово-химические методы, атомистическая и огрубленная молекулярная динамика, метод Монте-Карло, метод стохастической динамики, теоретико-полевые методы самосогласованного среднего поля, функционала плотности, нелинейных интегральных уравнений теории жидкостей, феноменологические методы решения уравнений в сплошных средах, полуэмпирические методы расчета физических свойств полимеров на основе вкладов отдельных атомов и (или) атомных групп и др. Приведены примеры изучения свойств различных молекулярных систем с помощью компьютерного эксперимента. Книга предназначена для специалистов в области физико-химии молекулярных систем, в частности полимеров и биополимеров, использующих в работе методы компьютерного моделирования, а также для студентов и аспирантов - физиков, химиков, биологов, специализирующихся в соответствующих областях науки; книга может быть использована для начального знакомства с этой областью исследований, а также для справочных целей.

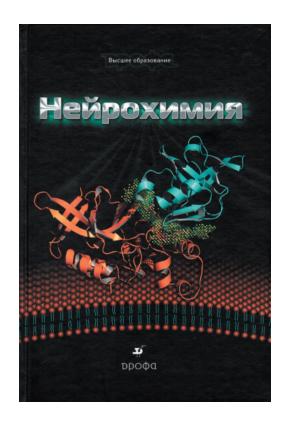


Нейрохимия: Учеб. пособие для вузов / А. А. Болдырев, Н. Д. Ещенко, В. А. Илюха, Е. И. Кяйвяряйнен; науч. ред. Ю. А. Владимиров. М.: Дрофа, 2010. 398, [2] с.: ил.

Пособие представляет собой первое в отечественной учебной литературе систематическое изложение вопросов современной нейрохимии

В книге рассмотрены вопросы мембранной организации нервной ткани, особенности энергетического обмена мозга, роль сигнальных молекул в анализе и передаче информации на уровне нейрональных клеток, общие принципы интеграции метаболизма мозга. Рассмотрены патологии нервной системы, приводящие к развитию нейродегенеративных процессов при болезни Альцгеймера, паркинсонизме, ишемическом поражении мозга. Материал представлен в трех разделах: «Структура нервной ткани», «Молекулярная нейрохимия» и «Функциональная нейрохимия». Отмечены имена ученых, которые внесли наиболее весомый вклад в развитие нейрохимии.

Для студентов вузов, специализирующихся в области биохимии, фармакологии, физиологии и психологии.



ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

(требования к работам, представляемым к публикации в «Трудах Карельского научного центра Российской академии наук»)

«Труды Карельского научного центра Российской академии наук» (далее – Труды КарНЦ РАН) публикуют результаты завершенных оригинальных исследований в различных областях современной науки: теоретические и обзорные статьи, сообщения, материалы о научных мероприятиях (симпозиумах, конференциях и др.), персоналии (юбилеи и даты, потери науки), статьи по истории науки. Представляемые работы должны содержать новые, ранее не публиковавшиеся данные.

Статьи проходят обязательное рецензирование. Решение о публикации принимается редакционной коллегией серии или тематического выпуска Трудов КарНЦ РАН после рецензирования, с учетом научной значимости и актуальности представленных материалов. Редколлегии серий и отдельных выпусков Трудов КарНЦ РАН оставляют за собой право возвращать без регистрации рукописи, не отвечающие настоящим правилам.

При получении редакцией рукопись регистрируется (в случае выполнения авторами основных правил ее оформления) и направляется на отзыв рецензентам. Отзыв состоит из ответов на типовые вопросы «Анкеты» и может содержать дополнительные расширенные комментарии. Кроме того, рецензент может вносить замечания и правки в текст рукописи. Авторам высылается электронная версия «Анкеты» и комментарии рецензентов. Доработанный экземпляр автор должен вернуть в редакцию вместе с первоначальным экземпляром и ответом на все вопросы рецензента не позднее, чем через месяц после получения рецензии. Перед сдачей в печать авторам высылается распечатанная версия статьи, которая вычитывается, подписывается авторами и возвращается в редакцию.

Почтовый адрес редакции: 185910, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, КарНЦ РАН, редакция Трудов КарНЦ РАН. Телефон: (8142) 780109.

Содержание номеров Трудов КарНЦ РАН и другая полезная информация, включая настоящие Правила, доступна на сайте http://transactions.krc.karelia.ru.

ПРАВИЛА ОФОРМЛЕНИЯ РУКОПИСИ

Статьи публикуются на русском или английском языках. Рукописи должны быть тщательно выверены и отредактированы авторами.

Статьи должны быть подписаны всеми авторами.

Объем рукописи (включая таблицы, список литературы, подписи к рисункам, рисунки) не должен превышать: для обзорных статей – 30 страниц, для оригинальных – 25, для сообщений – 15, для хроники и рецензий – 5–6. Объем рисунков не должен превышать 1/4 объема статьи. Рукописи большего объема (в исключительных случаях) принимаются при достаточном обосновании по согласованию с ответственным редактором.

Рукописи присылаются в электронном виде, а также в двух экземплярах, напечатанных на одной стороне листа формата А4 в одну колонку через 1,5 интервала (12 пунктов шрифта типа Times New Roman). Размер полей: сверху, снизу -2,5 см, справа, слева -2,5 см. Все страницы, включая список литературы и подписи к рисункам, должны иметь сплошную нумерацию в нижнем правом углу. Страницы с рисунками не нумеруются.

ОБЩИЙ ПОРЯДОК РАСПОЛОЖЕНИЯ ЧАСТЕЙ СТАТЬИ

Элементы статьи должны располагаться в следующем порядке: УДК к у р с и в о м на первой странице, в левом верхнем углу; заглавие статьи на русском языке з а главными б у к в а м и полужирным шрифтом; полное название организации — место работы каждого автора в именительном падеже на русском языке к у р с и в о м (если авторов несколько и работают они в разных учреждениях, то следует отметить арабскими цифрами соответствие фамилий авторов учреждениям, в которых они работают; если все авторы статьи работают в одном учреждении, можно не указывать место работы каждого автора отдельно); аннотация на русском языке; ключевые слова на русском языке; инициалы, фамилии всех авторов на английском языке полужирным шрифтом; аннотация на английском языке; ключевые слова на английском языке; текст статьи (статьи экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: ВВЕДЕНИЕ. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ. ВЫВОДЫ. ЛИТЕРАТУРА); благодарности; литература (с новой страницы); таблицы (на отдельном листе); подписи к рисункам (на отдельном листе).

На отдельном листе дополнительные сведения об авторах: фамилия, имя, отчество всех авторов полностью на русском и английском языках; полный почтовый адрес каждой организации (страна, город) на русском и английском языках; должности авторов; адрес электронной почты для каждого автора; телефон для контактов с авторами статьи (можно один на всех авторов).

ЗАГЛАВИЕ СТАТЬИ должно точно отражать содержание статьи* и содержать не более 8–10 значащих слов. АННОТАЦИЯ должна быть лишена вводных фраз, содержать только главную информацию статьи, не превышать объем – 15 строк.

Отдельной строкой приводится перечень КЛЮЧЕВЫХ СЛОВ. Ключевые слова или словосочетания отделяются друг от друга запятой, в конце фразы ставится точка.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ должны содержать сведения об объекте исследования с обязательным указанием латинских названий и сводок, по которым они приводятся, авторов классификаций и пр. Транскрипция географических названий должна соответствовать атласу последнего года издания. Единицы физических величин приводятся по Международной системе СИ. Желательна статистическая обработка всех количественных данных. Необходимо возможно точнее обозначать местонахождения (в идеале – с точным указанием географических координат).

ИЗЛОЖЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ должно заключаться не в пересказе содержания таблиц и графиков, а в выявлении следующих из них закономерностей. Автор должен сравнить полученную им информацию с имеющейся в литературе и показать, в чем заключается ее новизна. Для фаунистических и флористических работ следует указывать место хранения коллекционных образцов. Если в статье приводятся сведения о новых для исследованной территории таксонах, то желательно и процитировать этикетку. Следует ссылаться на табличный и иллюстративный материал так: на рисунки, фотографии и таблицы в тексте (рис. 1, рис. 2, табл. 1, табл. 2 и т. д.), фотографии, помещаемые на вклейках (рис. I, рис. II). Обсуждение завершается формулировкой основного вывода, которая должна содержать конкретный ответ на вопрос, поставленный во Введении. Ссылки на литературу в тексте даются фамилиями, например: Карху, 1990 (один автор); Раменская, Андреева, 1982 (два автора); Крутов и др., 2008 (три автора или более), и заключаются в квадратные скобки. При перечислении нескольких источников работы располагаются в хронологическом порядке, например: [Иванов, Топоров, 1965; Успенский, 1982; Erwin et al., 1989; Рыбаков, 1994; Longman, 2001].

ТАБЛИЦЫ нумеруются в порядке упоминания их в тексте, каждая таблица имеет свой заголовок. На полях рукописи (слева) карандашом указываются места расположения таблиц при первом упоминании их в тексте. Диаграммы и графики не должны дублировать таблицы. Материал таблиц должен быть понятен без дополнительного обращения к тексту. Все сокращения, использованные в таблице, должны быть пояснены в Примечании, расположенном под ней. При повторении цифр в столбцах нужно их повторять, при повторении слов – в столбцах ставить кавычки. Таблицы могут быть книжной или альбомной ориентации (при соблюдении вышеуказанных параметров страницы).

РИСУНКИ представляются отдельными файлами с расширением TIFF (*.TIF), или JPG (не встраивать в Word). Графические материалы должны быть снабжены распечатками с указанием желательного размера рисунка в книге, пожеланий и требований к конкретным иллюстрациям. На каждый рисунок должна быть как минимум одна ссылка в тексте. Иллюстрации объектов, исследованных с помощью фотосъемки, микроскопа (оптического, электронного трансмиссионного и сканирующего), должны сопровождаться масштабными линейками, причем в подрисуночных подписях надо указать длину линейки. Приводить данные о кратности увеличения необязательно, поскольку при публикации рисунков размеры изменятся. Крупномасштабные карты желательно приводить с координатной сеткой, обозначениями населенных пунктов и/или названиями физико-географических объектов и разной фактурой для воды и суши. В углу карты желательна врезка с мелкомасштабной картой, где был бы указан участок, увеличенный в крупном масштабе в виде основной карты.

ПОДПИСИ К РИСУНКАМ должны содержать достаточно полную информацию, для того чтобы приводимые данные могли быть понятны без обращения к тексту (если эта информация уже не дана в другой иллюстрации). Аббревиации расшифровываются в подрисуночных подписях.

ЛАТИНСКИЕ НАЗВАНИЯ. В расширенных латинских названиях таксонов не ставится запятая между фамилией авторов и годом, чтобы была понятна разница между полным названием таксона и ссылкой на публикацию в списке литературы. Названия таксонов рода и вида печатаются курсивом. Вписывать латинские названия в текст от руки недопустимо. Для флористических, фаунистических и таксономических работ при первом упоминании в тексте и таблицах приводится русское название вида (если такое название имеется) и полностью – латинское, с автором и, желательно, с годом, например: водяной ослик (Asellus aquaticus (L. 1758). В дальнейшем можно употреблять только русское название или сокращенное латинское без фамилии автора и года опубликования, например, для брюхоногого моллюска Margarites groenlandicus (Gmelin 1790) – M. groenlandicus или для подвида M. g. umbilicalis.

СОКРАЩЕНИЯ. Разрешаются лишь общепринятые сокращения — названия мер, физических, химических и математических величин и терминов и т. п. Все сокращения должны быть расшифрованы, за исключением небольшого числа общеупотребительных.

^{*} Названия видов приводятся на латинском языке КУРСИВОМ, в скобках указываются высшие таксоны (семейства), к которым относятся объекты исследования.

БЛАГОДАРНОСТИ. В этой рубрике выражается признательность частным лицам, сотрудникам учреждений и фондам, оказавшим содействие в проведении исследований и подготовке статьи, а также указываются источники финансирования работы.

ЛИТЕРАТУРА. Пристатейные ссылки и/или списки пристатейной литературы следует оформлять по ГОСТ Р 7.0.5-2008. Библиографическая ссылка. Общие требования и правила составления (http://www.bookchamber.ru/GOST_P_7.0.5.-2008). Списокработ представляется в алфавитном порядке. Все ссылки даются на языке оригинала (названия на японском, китайском и других языках, использующих нелатинский шрифт, пишутся в русской транскрипции). Сначала приводится список работ на русском языке и на языках с близким алфавитом (украинский, болгарский и др.), а затем — работы на языках с латинским алфавитом. В списке литературы между инициалами ставится пробел.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ 1-Й СТРАНИЦЫ

УДК 631.53.027.32: 635.63

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ РЕЖИМОВ ПРЕДПОСЕВНОГО ЗАКАЛИВАНИЯ СЕМЯН НА ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ ОГУРЦА

Е. Г. Шерудило¹, М. И. Сысоева¹, Г. Н. Алексейчук², Е. Ф. Марковская¹

Аннотация на русском языке

Ключевые слова: Cucumis sativus L., кратковременное снижение температуры, устойчивость.

E. G. Sherudilo, M. I. Sysoeva, G. N. Alekseichuk, E. F. Markovskaya. EFFECTS OF DIFFERENT REGIMES OF SEED HARDENING ON COLD RESISTANCE IN CUCUMBER PLANTS

Аннотация на английском языке

Key words: Cucumis sativus L., temperature drop, resistance.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ТАБЛИЦЫ

Таблица 2

Частота встречаемости видов нематод в исследованных биотопах

Биотоп (площадка)	Кол-во видов	Встречаемость видов нематод в 5 повторностях				
		100 %	80 %	60 %	40 %	20 %
1H	26	8	4	1	5	8
2H	13	2	1	1	0	9
3H	34	13	6	3	6	6
4H	28	10	5	2	2	9
5H	37	4	10	4	7	12

Примечание. Здесь и в табл. 3–4: Биотоп 1H – территория, заливаемая в сильные приливы; 2H – постоянно заливаемый луг; 3H – редко заливаемый луг; 4H – незаливаемая территория; 5H – периодически заливаемый луг.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ПОДПИСИ К РИСУНКУ

Рис. 1. Северный точильщик (Hadrobregmus confuses Kraaz.)

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ СПИСКА ЛИТЕРАТУРЫ

Ссылки на книги

Воль ϕ Г. Н. Дисперсия оптического вращения и круговой дихроизм в органической химии / ред. Г. Снатцке. М.: Мир, 1970. С. 348–350.

Илиел Э. Стереохимия соединений углерода / пер. с англ. М.: Мир, 1965. 210 с.

Несис К. Н. Океанические головоногие моллюски: распространение, жизненные формы, эволюция. М.: Наука, 1985. 285 с.

Knorre D. G., Laric O. L. Theory and practice in affinity techniques / Eds. P. V. Sundaram, F. L. Eckstein. N. Y., San Francisco: Acad. Press, 1978. P. 169–188.

¹ Институт биологии Карельского научного центра РАН

² Институт экспериментальной ботаники НАН Республики Беларусь им. В. Ф. Купревича

Ссылки на статьи

Викторов Г. А. Межвидовая конкуренция и сосуществование экологических гомологов у паразитических перепончатокрылых // Журн. общ. биол. 1970. Т. 31, № 2. С. 247–255.

Grove D. J., Loisides L., Nott J. Satiation amount, frequency of feeding and emptying rate in *Salmo gairdneri* // J. Fish. Biol. 1978. Vol. 12, N 4, P. 507–516.

Ссылки на материалы конференций

Марьинских Д. М. Разработка ландшафтного плана как необходимое условие устойчивого развития города (на примере Тюмени) // Экология ландшафта и планирование землепользования: тезисы докл. Всерос. конф. (Иркутск, 11–12 сент. 2000 г.). Новосибирск, 2000. С. 125–128.

Ссылки на авторефераты диссертаций

Шефтель Б. И. Экологические аспекты пространственно-временных межвидовых взаимоотношений землероек Средней Сибири: автореф. дис. ...канд. биол. наук. М., 1985. 23 с.

Ссылки на диссертации

Шефтель Б. И. Экологические аспекты пространственно-временных межвидовых взаимоотношений землероек Средней Сибири: дис. ...канд. биол. наук. М., 1985. С. 21–46.

Ссылки на патенты

Патент РФ № 2000130511/28, 04.12.2000.

Еськов Д. Н., Серегин А. Г. Оптико-электронный аппарат // Патент России № 2122745. 1998. Бюл. № 33.

Ссылки на архивные материалы

Гребенщиков Я. П. К небольшому курсу по библиографии : материалы и заметки, 26 февр. – 10 марта 1924 г. // ОР РНБ. Ф. 41. Ед. хр. 45. Л. 1–10.

Ссылки на Интернет-ресурсы

Паринов С. И., Ляпунов В. М., Пузырев Р. Л. Система Соционет как платформа для разработки научных информационных ресурсов и онлайновых сервисов // Электрон. б-ки. 2003. Т. 6, вып. 1. URL: http://www.elbib.ru/index.phtml?page=elbib/rus/journal/2003/part1/PLP/ (дата обращения: 25.11.2006).

Ссылки на электронные ресурсы на CD-ROM

Государственная Дума, 1999-2003 [Электронный ресурс]: электронная энциклопедия/Аппарат Гос. Думы Федер. Собрания Рос. Федерации. М., 2004. 1 CD-ROM.

CONTENTS

V. K. Bolondinskiy. RESEARCH OF DEPENDENCE OF PHOTOSYNTHESIS ON THE INTENSITY OF SOLAR RADIATION, AIR TEMPERATURE AND HUMIDITY IN KARELIAN (CURLY) AND SILVER BIRCH PLANTS	3
L. I. Gruzdeva, E. M. Matveeva, T. E. Kovalenko, A. A. Suschuk. EVALUATION OF SAPROPEL INFLUENCE ON SOIL NEMATODE FAUNA AND CROP PRODUCTIVITY	10
S. N. Drozdov, E. S. Kholoptseva, E. G. Popov, V. K. Kurets. THE SYSTEMS APPROACH AND MODELING IN ECOPHYSIOLOGICAL STUDIES	17
E. N. Ikkonen. THE INTENSIVITY OF ${\rm CO_2}$ PRODUCTION IN UNDISTURBED AND DRAINED PEAT OF A MESOOLIGOTROPHIC MIRE	22
N. M. Kaznina, A. F. Titov, G. F. Laidinen, Yu. V. Batova. CADMIUM EFFECT ON SOME PHYSIOLOGICAL PARAMETERS OF BARLEY PLANTS DEPENDING ON THEIR AGE	27
E. F. Markovskaya, M. I. Sysoeva, E. G. Sherudilo. HINTS FOR PREPARING SEEDLINGS OF FLOWERING ORNAMENTAL PLANTS FOR URBAN LANDSCAPING IN THE NORTH	32
M. I. Sysoeva, V. V. Lavrova, E. F. Markovskaya, E. M. Matveeva, E. G. Sherudilo. EFFECT OF DAILY SHORT-TERM TEMPERATURE DROPS ON THE FUNCTIONAL CONDITION OF THE POTATO PLANT PHOTOSYNTHETIC APPARATUS INVASION BY PHYTOPARASITE NEMATODE	41
A. F. Titov, S. A. Frolova, V. V. Talanova. EFFECT OF LOW DAMAGING AND HARDENING TEMPERATURES ON THE ACTIVITY OF PROTEOLYTIC ENZYMES AND PROTEINASE INHIBITORS IN CUCUMBER LEAVES	47
L. B. Uzenbaeva, A. G. Kizhina, V. A. Ilukha, N. N. Tyutyunnik. MUTANT MINKS AS A MODEL IN BIOMEDICAL INVESTIGATIONS	52
E. A. Khizhkin, T. N. Ilyina, T. A. Lotosh, V. A. Ilukha, I. A. Vinogradova, V. N. Anisimov. EFFECT OF CONTINUOUS LIGHT ON RATS ANTIOXIDANT SYSTEM IS DEPEND ON ANIMALS AGE	62
BRIEF COMMUNICATION	
I. V. Sukhovskaya, E. V. Borvinskaya, L. P. Smirnov, N. N. Nemova. COMPARATIVE ANALYSIS OF THE METHODS FOR DETERMINATION OF PROTEIN CONCENTRATION – SPECTROPHOTOMETRY IN THE 200–220 NM RANGE AND THE BRADFORD PROTEIN ASSAY	68
CHRONICLE	
S. A. Murzina. Seminar «Biotechnology potential of marine organisms in Northern territories – perspectives for joint research and know-how development» (Petrozavodsk, February 10–11, 2010)	72
DATES AND ANNIVERSARIES	
A. F. Titov, O. N. Lebedeva. Nina Nemova (on the 60 th anniversary)	74
E. F. Markovskaya. Vsevolod Dadykin (on the 100 th anniversary)	77
E. F. Markovskaya. Marina Sysoeva (on the 50 th anniversary)	80
A. F. Titov, N. P. Budykina. Stanislav Drozdov (on the 80 th anniversary)	83
L. L. Novitskaya, A. I. Sokolov. Nadezhda Chernobrovkina (on the 60 th anniversary)	86
REVIEWS AND BIBLIOGRAPHY	89
INSTRUCTION FOR AUTHORS	91

Научное издание

Труды Карельского научного центра Российской академии наук

№ 2, 2010 Серия ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ БИОЛОГИЯ

Печатается по решению Президиума Карельского научного центра РАН

> Редактор Л. В. Кабанова Оригинал-макет Т. Н. Люрина

Подписано в печать 21.06.2010. Формат 60х84¹/₈. Гарнитура Pragmatica. Печать офсетная. Уч.-изд. л. 8,7. Усл. печ. л. 11,1 Тираж 500 экз. Изд. № 112. Заказ 888

Карельский научный центр РАН Редакционно-издательский отдел 185003, г. Петрозаводск, пр. А. Невского, 50