

**ВЛИЯНИЕ ГИПОТЕРМИИ НА АНТИОКСИДАНТНУЮ СИСТЕМУ РАСТЕНИЙ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ****Influence of hypothermia on winter wheat antioxidant system****Н.А. Олениченко, Н.В. Загоскина**Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, г. Москва  
E-mail: [phenolic@ippras.ru](mailto:phenolic@ippras.ru)

Гипотермия приводит к значительным изменениям в метаболизме клеток, что сопровождается увеличением образования в них активных форм кислорода, и, как следствие, повреждением клеточных структур, одним из показателей которого является активация реакций перекисного окисления липидов (ПОЛ). Поэтому важную роль в защите тканей от окислительного стресса играет антиоксидантная система, включающая как высокомолекулярные, так и низкомолекулярные антиоксиданты. К последним относятся фенольные соединения (ФС), образование которых свойственно каждой растительной клетке. Их вклад в общую антиоксидантную систему до сих пор слабо изучен. В связи с этим мы исследовали изменения в содержании растворимых ФС, интенсивности ПОЛ и активности растворимой пероксидазы (ПО) в листьях и узлах кущения растений озимой пшеницы (сорт Московская 39), подвергнутых низкотемпературному воздействию.

Показано, что в листьях контрольных растений озимой пшеницы содержание ФС и интенсивность ПОЛ были заметно выше, чем в узлах кущения (почти в шесть и два раза соответственно), а активность растворимой ПО ниже (в 2.5 раза). При действии низких температур накопление ФС как в листьях, так и в узлах кущения возрастало в 2.6 и 1.9 раз соответственно. Интенсивность ПОЛ увеличивалась (в 3.1 и 5.6 раз соответственно), тогда как активность растворимой ПО уменьшалась (в 1.5 и 1.9 раз для листьев и узлов кущения соответственно). Таким образом, в изученных органах наблюдается обратная корреляция между содержанием ФС и интенсивностью ПОЛ с одной стороны, и активностью растворимой ПО, с другой. Это позволяет сделать предположение о совместном участии пероксидазы и фенольных соединений, как компонентов единой антиоксидантной системы, в регуляции процессов перекисного окисления. ФС являются субстратами для вакуолярной ПО, и, в то же время в высоких концентрациях они способны ингибировать данный фермент, что отражается, в свою очередь, на интенсивности ПОЛ.

**УЧАСТИЕ ФЕНОЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ  
В РЕАКЦИИ ПРОРОСТКОВ ПШЕНИЦЫ НА ТЕПЛОВОЙ ШОК****The participation of phenolic compounds  
in wheat seedlings heat shock reaction**

Л.Н. Олюнина, А.П. Веселов, В.П. Французова, Ю.А. Ильинская  
Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского,  
г. Нижний Новгород  
E-mail: *kfr@bio.unn.ru*

Характерной реакцией высших растений на действие биотических и абиотических стрессоров является накопление фенольных соединений (ФС) в клеточных и внеклеточных (апопласт) компартаментах. Установлено, что в растениях, способных адаптироваться к действию стрессора, наблюдается более значительное возрастание содержания фенольных соединений по сравнению с растениями, характеризующимися низкой резистентностью и, соответственно, слабой адаптивной реакцией.

Целью данной работы являлось сравнение влияния разных доз теплового шока на содержание фракции растворимых ФС у проростков пшеницы, выращенных в различных световых условиях. Изучали динамику первичных изменений в содержании суммы растворимых ФС в ходе гипертермического воздействия, экспонируя этиолированные (выращенные в темноте) и зеленые (14-часовой фотопериод) 5-дневные проростки пшеницы при 42 или 44 °С. Пробы отбирали через 5-150 мин после смены температурного режима; контролем служили проростки, не подвергнутые тепловому шоку. Суммарное содержание растворимых ФС определяли с реактивом Фолина-Дениса в этанольных экстрактах побегов и корней исследуемых проростков. Количество ФС рассчитывали по калибровочному графику, построенному для растворов *p*-кумаровой кислоты.

Выявлено, что для исследуемых побегов проростков пшеницы характерна слабая зависимость накопления ФС от условий освещенности; разница в содержании растворимых ФС в побегах зеленых и этиолированных проростков составляла 25-30 %. В корнях эти различия были более существенными. Предполагается, что определяющим в формировании фенольного пула проростков на ранней стадии онтогенеза является транспорт ФС из зерновок; свет влияет на приток фенольных метаболитов, активируя их поступление в большей мере в корень, чем в надземные органы.

В ответ на смену температуры (с 22 до 42 °С) в побегах зеленых проростков зафиксирован быстрый подъем содержания растворимых ФС. Однако отмеченное отклонение в накопления ФС было кратковременным и к 60 мин теплового шока уровень раствори-

мых фенолов возвращался к контрольному значению. Увеличение силы температурного воздействия до 44 °С индуцировало вторую волну повышения количества данных соединений, которое сохранялось в течение всего эксперимента. Аналогичная динамика выявлена у побегов этиолированных проростков, однако максимумы термоиндуцированных изменений в содержании ФС у этих растений были несколько выше.

Изменения, вызванные действием теплового шока на содержание растворимых ФС в корневой системе исследуемых проростков, оказались неоднозначными. У этиолированных проростков обнаружено накопление во все анализируемые временные точки; у зеленых – короткий подъем и дальнейшее снижение по мере увеличения продолжительности прогрева, начиная с 90-минутного ТШ (42 °С) и через 30 мин (44 °С). Последнее, как показал анализ, совпадало по времени с термозависимой активацией секреции ФС в среду выращивания исследуемых проростков пшеницы.

Фенольные соединения, входя в состав экзометаболитов корней, могут действовать как аллелопатические агенты, оказывая стимулирующее или ингибирующее воздействие на соседние растения; влиять на развитие почвенной микрофлоры, участвовать в формировании ризобиального симбиоза и т.д.

Таким образом, способность растений секретировать ФС и активацию этой способности в ходе развития стресс-реакции следует считать частью сложной системы защиты растений. Вероятно, на раннем этапе ювенильной стадии развития растений основной вклад в обеспечение и изменение содержания фракции растворимых ФС принадлежит системе, контролирующей приток ФС из зерновки и их выход во внешнюю среду. Данная система более эффективна у проростков пшеницы, произрастающих в оптимальных условиях освещенности, что позволяет предполагать большую их защищенность при действии неблагоприятных экологических факторов.

#### **СПЕЦИФИКА РЕАГИРОВАНИЯ ПРОРОСТКОВ ОГУРЦА И ПШЕНИЦЫ НА ЗАСОЛЕНИЕ СРЕДЫ**

##### **Specificity of cucumber and wheat spouts reaction on the salting**

**З.А. Омарова**

Дагестанский государственный университет, г. Махачкала  
E-mail: z\_abakarova@mail.ru

Изучение общих и специфических особенностей реакции растений на засоление среды (фактора, часто сопутствующего растениям в онтогенезе при орошении или нерациональном внесении удобрений) имеет значение как для управления процессами роста, морфо-

генеза и продуктивности, так и выбора показателей для оценки устойчивости видов и сортов. Целью нашей работы было сравнительное изучение реакции растений *Triticum aestivum* и *Cucumis sativum* (с. Феникс) на засоление среды на ранних этапах развития. Состояние проростков (П) оценивали по следующим показателям – выживаемости, приросту линейных размеров и биомассы (сырой и сухой) интактных структур. По этим данным рассчитывали коэффициент полярности (КП) – отношение биомассы надземной части П к биомассе корней. Однодневные П на 15 сут. помещали для культивирования в 30 мМ раствора NaCl в сочетании с разными условиями освещения в следующих режимах: постоянное культивирование П в условиях естественной смены дня и ночи [ЕД] в дистиллированной воде (контроль) и р-ре NaCl (режимы I и II соответственно), а также при чередовании условий: III – 5 сут. в [H<sub>2</sub>O + ЕД] → 5 сут. в [NaCl + ЕД] → 5 сут. в [H<sub>2</sub>O + ЕД]; IV – 5 сут. [NaCl + ЕД] → 10 сут. в [H<sub>2</sub>O + ЕД]; V – 5 сут. в [H<sub>2</sub>O + темнота (Т)] → 5 сут. в [NaCl + ЕД] → 5 сут. в [H<sub>2</sub>O + ЕД]; VI – 5 сут. в [NaCl + ЕД] → 5 сут. в [NaCl + Т] → 5 сут. в [H<sub>2</sub>O + ЕД].

Проростки огурца и пшеницы проявляют специфику в реакции на содержание в среде 30 мМ NaCl (режимы II-V), коррелирующие с экологическими особенностями объектов. Так, выживаемость П более чувствительного к засолению огурца на восьмые сутки культивирования в режиме II составила 20 %, у солетолерантной пшеницы – 100 %. В режиме IV у пшеницы полностью снимается эффект засоления 30 мМ NaCl на показатели учета у П, а у огурца – частично. На прирост линейных размеров, а также сырой и сухой биомассы П при культивировании в режимах II-V влияет и состояние П (возраст, этиоляция). У пшеницы на 15 сут. культивирования в режиме II, несмотря на угнетение прироста корней в длину, их биомасса, а также показатели прироста линейных размеров и биомассы надземных структур (колеоптиль, первый и второй листья), а следовательно, и КП наряду с выживаемостью П практически не отличаются от контрольных (I). В режимах IV и V стимулируется накопление сухой, и, особенно, сырой биомассы корней у П пшеницы, тогда как реакция надземных структур отличается значительной инерцией. Величина КП при этом соответственно снижается. Самыми чувствительными к воздействию 30 мМ NaCl оказались П пшеницы, культивируемые в режиме III. У огурца при культивировании в 30 мМ NaCl в условиях режимов III и IV отмечено увеличение сырой и, в меньшей степени, сухой биомассы П по сравнению с контролем в основном за счет стимуляции прироста биомассы гипокотила («суккулентизация»). При этом, в отличие от пшеницы, у П огурца не отмечено выраженного угнетения прироста в длину главного корня и увеличения сырой и сухой биомас-

сы корней относительно контрольных значений. Об угнетении прироста биомассы корней по сравнению с приростом биомассы гипокоты свидетельствует также повышение величины КП в этих вариантах. Следует отметить, что прирост в длину и «суккулентизация» надземной части для П огурца не являются показателями их большей толерантности. Наоборот, наряду с вариабельностью этого состояния, эти показатели прямо коррелируют с чувствительностью объекта, что было показано нами ранее на трех сортах огурца (2002). По комплексу признаков (выживаемость, прирост и КП) для П огурца позитивным оказался только режим IV. Возможность использования значений величины КП для оценки реакции растений на засоление среды необходимо конкретизировать с использованием других объектов и диапазонов уровней засоления.

**РОЛЬ ИОНОВ  $Na^+$ ,  $K^+$ ,  $Cl^-$  И САХАРОВ  
В РЕГУЛЯЦИИ ОСМОТИЧЕСКОГО ДАВЛЕНИЯ У РАСТЕНИЙ  
РОДА *ARTEMISIA* ПРИ ХЛОРИДНОМ ЗАСОЛЕНИИ СРЕДЫ**

**Role of  $Na^+$ ,  $K^+$ ,  $Cl^-$ , mono-, di- and trisaccharides in osmotic adjustment  
in plants of *Artemisia* genus under high salinity**

Ю.В. Орлова<sup>1</sup>, Н.А. Мясоедов<sup>2</sup>, Е.Б. Кириченко<sup>1</sup>, Ю.В. Балнокин<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, г. Москва

E-mail: [ou-v@mail.ru](mailto:ou-v@mail.ru); [evkir@list.ru](mailto:evkir@list.ru)

<sup>2</sup> Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, г. Москва

E-mail: [balnokin@yandex.ru](mailto:balnokin@yandex.ru)

В условиях почвенного засоления водный гомеостаз в клетках растений поддерживается за счет накопления ионов в вакуолях и биосинтеза низкомолекулярных органических соединений в цитоплазме, так называемых осмолитов, несущих кроме осморегуляторной, также и протекторную функцию.

Было охарактеризовано три вида полыней, *Artemisia lercheana* (морфологические формы *nutans* и *errecta*), *Artemisia pauciflora* и *Artemisia salsoloides* в отношении их ионного и водного статуса при различном уровне засоления питательной среды хлористым натрием. Исследовано содержание ионов  $Na^+$ ,  $K^+$  и  $Cl^-$ , воды, а также сахаров (раффинозы, сахарозы, глюкозы, сорбозы, фруктозы) и полиспиртов (маннита, глицерина) в корнях и листьях растений в зависимости от концентрации  $NaCl$  в среде. Содержание  $Na^+$ ,  $K^+$  определяли методом пламенной абсорбционной спектроскопии, содержание  $Cl^-$  путем титрования ртутью, а содержание сахаров и полиспиртов с помощью жидкостной хроматографии.

Исследования проводили на растениях, выращенных в оранжерее в песчаной культуре на питательном растворе (Robinson, Downton 1985), содержащем NaCl.

По мере повышения концентрации соли в среде в диапазоне от 0 до 500 мМ для *A. lerceana* и *A. pauciflora* и от 0 до 100 мМ для *A. salsoloides* содержание  $\text{Na}^+$  и  $\text{Cl}^-$  в корнях и листьях в расчете на внутриклеточную воду возрастало, а содержание  $\text{K}^+$  снижалось или поддерживалось на постоянном уровне. При этом содержание  $\text{K}^+$  и  $\text{Cl}^-$  в листьях всегда было выше, чем в корнях. Ионы  $\text{Na}^+$  обнаружили тенденцию, особенно у *A. salsoloides*, к более заметному накоплению в корнях, чем в листьях. У двух видов полыней (*A. lerceana* и *A. pauciflora*) содержание воды в органах при повышении наружной концентрации NaCl не только не снижалось, но имело тенденцию к повышению, тогда как у *A. salsoloides* повышение наружной концентрации соли приводило к потере воды органами. В целом корни были лучше оводнены, чем листья.

Измерение содержания сахаров и полиспиртов в органах показало, что в них в осмотически значимых количествах содержатся раффиноза и сахароза. При этом по мере повышения наружной концентрации соли в корнях возрастало содержание раффинозы.

Проведенные исследования показали, что регуляция осмотического давления в клетках полыни осуществляется как за счет сахаров, так и ионов  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  и  $\text{Cl}^-$ . Благодаря градиентному распределению  $\text{K}^+$  и  $\text{Cl}^-$  по органам (в листьях больше, чем в корнях) вдоль вертикальной оси растения поддерживается градиент водного потенциала, что позволяет этим видам регулировать содержание воды в системе целого растения.

Работа поддержана грантом Российского фонда фундаментальных исследований № 06-04-48319.

## ВЛИЯНИЕ ВОДНОГО СТРЕССА НА УСТОЙЧИВОСТЬ СОРТОВ ЯЧМЕНЯ

### Influence of the water stress on barley sorts stability

Л.В. Осипова, Н.Т. Ниловская

Всероссийский научно-исследовательский институт агрохимии

им. Д.Н. Прянишникова, г. Москва

E-mail: seregina@timacad.ru

Устойчивость зерновых культур реализуется на различных уровнях организации сорта, что обеспечивает его выживание при действии экстремальных факторов. Адаптационные реакции генотипа на популяционном уровне носят индуцибельный характер, т.е. в

норме отсутствуют, а проявляются лишь в ответ на повреждающее воздействие.

В серии вегетационных экспериментов, проведенных в условиях фитотрона, в популяциях ячменя сортов Владимир, Нур, Зазерский 85 выделялись морфофизиологические типы, отличающиеся по скорости роста и развития на первых этапах развития растений.

В критический период онтогенеза, когда формируется генеративная сфера, смоделировали почвенную засуху, продолжающуюся до наступления влажности устойчивого завядания растений.

В результате проведенных исследований установлено, что существует внутрисортное разнообразие растений, составляющих сортовые популяции по признаку засухоустойчивости, которое проявлялось при действии стресса. Отмечено, что растения с низкой относительной скоростью роста на первых этапах органогенеза, отличались большей устойчивостью к засухе в критический период онтогенеза. Наблюдалось сортовое различие по степени депрессии цветковых зачатков в выделенных морфотипах. Метод выделения физиологических морфотипов из сортовых популяций может быть использован для получения информации о свойствах генотипов и отбора селекционно-ценных растений, которые наиболее адаптированы к действию стрессов.

#### СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ АСПЕКТЫ ФОРМИРОВАНИЯ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ К Cd СТРЕССУ

##### Structural and functional aspects of Cd stress tolerance formation in plants

Н.Г. Осмоловская, Е.М. Лукашева, О.Н. Кузина, З.К. Кудряшева  
Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург  
E-mail: [natalia@no2704.spb.edu](mailto:natalia@no2704.spb.edu)

Кадмий относится к числу наиболее токсичных тяжелых металлов (ТМ), действие которых вызывает у растений развитие стрессового ответа, интегральным выражением которого является торможение ростовых процессов. Формирование устойчивости растений к действию Cd может быть сопряжено с работой механизмов, предотвращающих его поступление в клетки, либо обеспечивающих устойчивый гомеостаз  $Cd^{2+}$  на уровне цитозоля за счет эффективного внутриклеточного хелатирования ионов  $Cd^{2+}$  и/или их активного секвестирования в вакуоль. Многие исследования сосредоточены на установлении роли фитохелатинов в детоксикации ТМ, однако среди лигандов, хелатирующих металлы, важная роль

отводится также органическим кислотам. Растениям фасоли свойственна интенсивная аккумуляция кислот цикла ДТК, что представляет определенный интерес при анализе устойчивости этих растений к действию Cd. Объектами исследования служили 21-дневные растения фасоли спаржевой *Phaseolus vulgaris L.* сорта Сакса без волокна 615, выращиваемые на питательном растворе (ПР) с концентрациями основных минеральных ионов 2,5 мг-экв/л. Действие Cd в концентрациях 10 и 30  $\mu\text{M}$  изучали как на фоне ПР, так и при дополнительном внесении Ca, цитрата или ЭДТА. Продолжительность опытов – семь дней. Результаты исследования показали высокую чувствительность фасоли к действию Cd на фоне ПР, что проявлялось в торможении роста и снижении веса сырой биомассы корней до 58, а надземной части – до 46 % от контроля уже при 10  $\mu\text{M}$  Cd в среде. Потемнение и ослизнение корней, снижение тургора растений, хлороз и засыхание нижних листьев соответствовали признакам, рассматриваемым как элемент веерного ответа растений при Cd стрессе. Было установлено, что подавляющая часть поступившего Cd накапливается у фасоли в корневой системе, где концентрация Cd достигала 700-3500 мкг/кг сухой биомассы и была в 20-50 раз выше, чем в надземных органах, причем более 95 % Cd в корнях находится в водонерастворимой форме. Использование гистохимического метода позволило установить неравномерность распределения Cd по тканям корня и его большую приуроченность к апопласту. В клетках коры значительная часть Cd локализована в клеточных стенках, тогда как в целом основная его масса сосредоточена в зоне эндодермы и сосудах корня, преимущественно во флоэме. Таким образом, корневая система фасоли выполняет барьерную функцию, ограничивая поступление Cd в надземные органы. При повышении уровня  $\text{Ca}^{2+}$  в среде с 1.25 до 11.25 мМ содержание Cd в корнях снижалось в три-шесть раз, и  $\text{CaCl}_2$  был более эффективен в качестве протектора, чем  $\text{CaSO}_4$ , что выразилось в более интенсивном снижении аккумуляции Cd в клетках коры и усилении его аккумуляции в тканях стелы. В то же время уровни Cd в надземной части растения несколько возрастали под влиянием Ca, особенно в нижних листьях, и ослабление ингибирования роста растений не наблюдалось. Отмеченные факты, с одной стороны, свидетельствуют в пользу конкурентных отношений ионов  $\text{Cd}^{2+}$  и  $\text{Ca}^{2+}$  за сайты связывания при поступлении  $\text{Cd}^{2+}$  в клетки корней при постулируемом участии  $\text{Ca}^{2+}$  каналов, а с другой – указывают на возможность вытеснения Cd кальцием из клеточных стенок, особенно наружных клеток коры, и участия Ca в перераспределении  $\text{Cd}^{2+}$  из клеток ксилемы во флоэму на уровне базальной части корня. Повышение содержания  $\text{Ca}^{2+}$  в среде предотвращало (но не устраняло) «утечку»  $\text{K}^+$  из корней,

достигавшую при 30  $\mu\text{M}$  Cd 75 % от содержания  $\text{K}^+$  в контрольных растениях. Внесение в среду с 10  $\mu\text{M}$  Cd цитрата и ЭДТА в концентрации 2.5 мг-экв/л снимало внешние проявления фитотоксичности Cd и полностью устраняло ингибирование роста растений, однако механизмы, лежащие в основе наблюдаемой устойчивости, оказались различны. Синтетический хелатор ЭДТА в 10 раз снижал поступление Cd в корни и в три – его накопление в нижних листьях, что могло быть обусловлено как блокированием ЭДТА  $\text{Cd}^{2+}$  проводящих  $\text{Ca}^{2+}$  каналов, так и формированием устойчивых экзогенных комплексов Cd-ЭДТА, слабо доступных для растения. Цитрат, являющийся нативным хелатором металлов в растениях, снижал аккумуляцию Cd в корнях лишь на 10 %, что указывает на поддержание притока Cd в растения и вероятное формирование эндогенных комплексов Cd-цитрат, способствующих детоксикации Cd в растениях и повышению устойчивости к нему растений фасоли. Трехсуточная постообработка растений ПР  $\pm$  соли Ca, ЭДТА или цитрат после двух суток экспозиции на ПР с Cd не изменяла характера тканевой локализации Cd, но привела к снижению его содержания в корнях. При этом выход Cd из корней не усиливался Ca, но увеличивался в присутствии цитрата и особенно ЭДТА, что сопровождалось повышением доли водорастворимой формы Cd в корне. Заключается, что комплексообразование Cd на уровне корня при участии органических кислот может служить одним из возможных механизмов формирования Cd устойчивости у растений фасоли.

**УЧАСТИЕ ИОНОВ КАЛЬЦИЯ И СВОБОДНЫХ ЖИРНЫХ КИСЛОТ  
В ИЗМЕНЕНИИ ПРОНИЦАЕМОСТИ МИТОХОНДРИАЛЬНЫХ МЕМБРАН  
ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ НИЗКОТЕМПЕРАТУРНОМ  
И ОКИСЛИТЕЛЬНОМ СТРЕССАХ**

**The participation of calcium ions and free fatty acids in modification  
of winter wheat mitochondrial membranes permeability  
under low-temperature and oxidative stresses**

**Н.С. Павловская, О.В. Савинова, О.И. Грабельных, Т.П. Побежимова,  
Н.А. Королева, В.К. Войников**  
Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, г. Иркутск  
E-mail: [pavnatser@mail.ru](mailto:pavnatser@mail.ru)

В последнее время изменение проницаемости митохондриальных мембран привлекает большое внимание в связи с тем, что разобщение окислительного фосфорилирования и набухание матрикса митохондрий являются событиями, предшествующими от-

крытию в митохондриях высокопроницаемой поры («*Permeability transition pore*», РТР), высвобождению цитохрома *c* и инициации программируемой клеточной смерти (ПКС). В связи с этим было изучено участие ионов кальция и свободных жирных кислот в изменении проницаемости митохондриальных мембран при низкотемпературном и окислительном стрессах. Работа проводилась на изолированных митохондриях проростков озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). В качестве ингибитора митохондриальной поры был использован циклоспорин А (1-4 мкМ), эффект которого выступает диагностическим признаком классической РТР, а индукторами служили ионы кальция (0.2-6 мМ) и насыщенные (пальмитиновая и стеариновая) и ненасыщенные (линолевая и линоленовая) жирные кислоты (10-50 мкМ).

Показано, что скорость дыхания и набухание митохондрий озимой пшеницы из не подвергнутых стрессовым воздействиям проростков являются чувствительными к действию циклоспорина А, наиболее ярко это проявлялось при использовании малата в качестве субстрата окисления. Действие ионов  $\text{Ca}^{2+}$  и пальмитиновой кислоты (С 16:0), как индукторов митохондриальной поры, также было наиболее выражено при окислении малата – субстрата комплекса I дыхательной цепи. Мы наблюдали усиление процессов дыхания и набухания и под действием насыщенной стеариновой кислоты (С 18:0) и ненасыщенных – линолевой (С 18:2) и линоленовой (С 18:3) кислот. Однако, в отличие от чувствительности действия насыщенных кислот к циклоспорину А, эффект ненасыщенных кислот был циклоспорин А-нечувствительным. Холодовая обработка проростков, как кратковременная – холодовой шок (ХШ) ( $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$ , один час), так и длительная – холодовое закаливание (ХЗ) ( $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ , семь суток), приводила к снижению чувствительности процессов дыхания и набухания митохондрий к циклоспорину А. Ионы  $\text{Ca}^{2+}$  увеличивали циклоспорин А-нечувствительную скорость нефосфорилирующего дыхания и степень набухания митохондрий, эффект действия ионов кальция становился более выраженным при окислении сукцината после ХШ и при окислении НАДН после ХЗ. Следует отметить, что эффект индукторов митохондриальной поры (ионов  $\text{Ca}^{2+}$  и пальмитиновой кислоты) был значительно выражен в митохондриях из проростков, подвергнутых ХШ. Последующий за ХШ и ХЗ окислительный стресс, вызываемый обработкой проростков  $0.5\text{ мМ Н}_2\text{О}_2$  в течение 4 час, приводил к появлению чувствительности митохондрий озимой пшеницы к циклоспорину А, однако процессы дыхания и набухания митохондрий не индуцировались инкубацией с ионами  $\text{Ca}^{2+}$  и насыщенными жирными кислотами. В то же время наблюдали циклоспорин А-чувствительную индукцию этих процессов в присутствии ненасыщенной линолевой

кислоты, что указывает на различие в механизмах открытия поры холодовым и окислительным стрессами.

Ингибиторный анализ показал, что индуцируемый холодовым воздействием и окислительным стрессом, а также действием ионов  $\text{Ca}^{2+}$  и жирных кислот процесс набухания митохондрий озимой пшеницы ингибируется предварительной инкубацией органелл с 1 мкМ карбоксиатрактилазидом, который блокирует АДФ/АТФ-антипортер, являющийся компонентом митохондриальной поры, а также 0.5 % БСА, связывающим свободные жирные кислоты. Эти данные указывают на участие АДФ/АТФ-антипортера и свободных жирных кислот в изменении проницаемости митохондриальных мембран озимой пшеницы.

Полученные данные позволяют предполагать, что в нормальных условиях и при окислительном стрессе в проростках озимой пшеницы функционирует циклоспорин А-чувствительная митохондриальная пора, в то время как при низкотемпературном стрессе – циклоспорин А-нечувствительная пора.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Президента РФ для государственной поддержки ведущих научных школ РФ (НШ-4812.2006.4), гранта РФФИ №05-04-97231\_p\_байкал\_a, Фонда содействия отечественной науке и молодежного проекта СО РАН № 115.

#### ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ ЛИСТА ОГУРЦА НА ЛОКАЛЬНЫЕ ХОЛОДОВЫЕ СТРЕССЫ

##### Electrophysiological responses of cucumber leaf to local low-temperature stresses

Л.А. Паничкин, М.С. Красавина<sup>1</sup>, Г.А. Прудников<sup>1</sup>, А.А. Захарин  
Российский государственный аграрный университет им. К.А. Тимирязева,  
г. Москва

<sup>1</sup> Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, г. Москва  
E-mail: [panichkin@timacad.ru](mailto:panichkin@timacad.ru)

Оценку динамики стрессового состояния растений и выхода из него могут дать электрофизиологические методы, адекватно характеризующие функциональное состояние мембран. Достоинство электрофизиологических методов в том, что они дают возможность осуществлять прижизненную характеристику биологических объектов в условиях стресса и адаптации к нему, изучать динамику процессов.

Регистрация изменений стационарного уровня разности электрических потенциалов (РЭП) и скорости движения цитоплазмы у нителлы позволили охарактеризовать реакцию клетки на плазмо-

литический стресс (Гунар, Кудасова, 1968). Во многих работах исследованы изменения электрических потенциалов клеток, тканей и органов растений на действие различных биотических и физических стрессовых факторов.

С использованием электрофизиологических методов выявлены генотипические особенности растений. Так, показаны сортовые особенности ответных биоэлектрических реакций (БЭР) озимой пшеницы на импульсное и постепенное снижение температуры (Гунар и др., 1972). По скорости реполяризации биоэлектрической реакции семядольных листьев на холодовой стресс оценивали холодоустойчивость гибридов огурца (Черницкий, Паничкин, 1994).

В.Г. Ретивин и В.А. Опритов (1992) выявили электрофизиологическим методом различия в холодоустойчивости закаленных и незакаленных к холоду двухнедельных растений огурца. Используя термоохлаждающий столик с электронной приставкой, автоматически поддерживающей заданный температурный режим, С.А. Стадник и Г.А. Боберский (1988) зарегистрировали различия в параметрах БЭР у листьев древесных культур разной холодоустойчивости (береза и платан).

Аналогичным, несколько модернизированным методом, с использованием термоохлаждающего столика ТОС-II нами выявлены сортовые особенности БЭР огурца и разновозрастных листьев табака на холодовой стресс (Паничкин и др. 2006). Однако низкая скорость восстановления исходной температуры листа после выключения термостолика затрудняла регистрацию изменений РЭП на повторные холодовые стрессы. Для изучения БЭР листа огурца на повторяющиеся холодовые стрессы метод был усовершенствован.

Объектом служили двухнедельные растения гибрида огурца *Cucumis sativus* L. Емеля. Растения выращивали в водной культуре на 0.5 нормы питательной смеси Кнопа при температуре 23-25 °С под лампой ДРЛФ-200 при световом периоде 15 час. Биоэлектрическую активность регистрировали с помощью лабораторных хлорсеребряных электродов ЭВЛ-1М1 с переходными насадками, заполненными водопроводной водой. Индифферентный электрод контактировал с питательным раствором, отводящий – с верхней стороной листа. Контакт осуществлялся через увлажненный хлопковый фитиль. Регистрировали РЭП между корневой системой и охлаждаемым участком листа. Обратимый холодовой стресс создавали кратковременным включением на 105 сек. термоохлаждающего столика ТОС-II, локально охлаждающего на 12 °С участок листа. Затем менялась полярность включения термостолика на 45 сек. и он переводился в режим нагрева, что позволяло быстро восстанавливать исходную температуру. Предварительно, с использова-

нием микротермистора, записывали изменение температуры листа на стандартное охлаждение и нагрев. В качестве высокоомного входного устройства при регистрации РЭП на холодовой стресс применяли рН-МЕТР 5170 (Венгрия), запись температуры и БЭР проводили на самопишущем двухкоординатном милливольтметре НЗ07/1 (Россия). В ответ на снижение температуры через 12-15 сек. наблюдалась деполяризация охлаждаемого участка листа амплитудой 100-140 мВ. Скорость изменения РЭП и амплитуда БЭР зависели от времени «успокоения» растения после подведения к листу отводящего электрода. Ранее было установлено, что само прикосновение влажного фитилька электрода к листу вызывает БЭР с длительностью рефрактерного периода реакции 30-40 мин. (Паничкин, Черницкий, 1991). Поэтому запись БЭР на холодовой стресс начинали через 60 мин. после контакта электрода с листом. Если время «успокоения» увеличивали до 3.5 час., параметры БЭР значительно менялись: наряду с деполяризацией охлаждаемого участка листа, регистрировали несколько спайков потенциалов действия амплитудой 70-130 мВ. Интервалы между стрессовыми воздействиями составляли 30 или 40 мин.

Общей закономерностью БЭР на серию холодовых стрессов (до 12) было сокращение времени восстановления исходной РЭП, увеличение амплитуды БЭР, появление спайков потенциалов действия. В первых трех БЭР изменялась «площадь регулирования» в сторону ее уменьшения, что свидетельствовало об акклимации тканей листа на стресс.

**РАЗРУШЕНИЕ ФЕРРИТИНА  
В ХЛОРОПЛАСТАХ СОСУДИСТОЙ ПАРЕНХИМЫ ЛИСТА  
*MESEMBRYANTHEMUM CRYSTALLINUM* ПРИ ЗАСОЛЕНИИ**

**Ferritin destruction in chloroplasts of leaf vascular parenchyma  
*Mesembryanthemum crystallinum* under salinity**

**Н.В. Парамонова**

Институт физиологии растений им. К.А.Тимирязева РАН, г. Москва  
E-mail: [paranva@mail.ru](mailto:paranva@mail.ru)

Потенциальная токсичность Fe связана с его способностью переходить из окисленной формы ( $Fe^{3+}$ ) в восстановленную ( $Fe^{2+}$ ) и обратно. Одним из способов детоксикации избытка Fe, свойственного всем живым организмам, включая растения, является образование железосодержащего белка негеминовой природы – ферритина. При электронно-микроскопическом исследовании в хлоропласт-

тах листа хрустальной травки в условиях засоления отмечались значительные количества ферритина. Возрастало не только количество молекул ферритина, но и содержание в них Fe, так как размер Fe-содержащих ядер увеличивался в два-три раза по сравнению с контролем [1]. Впервые также показано, что структура ферритина в хлоропластах паренхимы сосудов видоизменялась: помимо укрупнения ядер отмечалась их выраженная способность к агрегации с образованием более крупных частиц повышенной контрастности, между Fe-содержащими ядрами ферритина появлялись гомогенный электронно-плотный материал и небольшие везикулы. Слипание ядер ферритина становится возможным вследствие деградации белковой оболочки, покрывающей Fe-содержащие ядра в молекулах ферритина. В обычном ферритине окружающая его белковая оболочка не позволяет Fe-содержащему ядру соединиться с ядрами других молекул. Необычный тип ферритина, наблюдаемый в хлоропластах и в вакуолях паренхимных клеток сосудов, обладал чертами, сходными с фитосидерином – аналогом продукта разрушения ферритина у животных (гемосидерином). Инициация процессов трансформации ферритина в фитосидерин происходила в хлоропластах, а его дальнейшая реструктуризация – в вакуоли, которая содержит гидролитические ферменты и выполняет в растении функцию лизосомы. Анализ срезов без контрастирования указывал на то, что фитосидерин, так же, как и ферритин, имел темную окраску в хлоропластах и вакуолях на фоне слабо окрашенных структур клетки. Высказывается предположение о том, что частичное разрушение молекул ферритина и превращение его в фитосидерин не связано с высвобождением Fe из ядра для участия в метаболических процессах клетки. В условиях, когда Fe активно используется в метаболических процессах, ферритин не разрушается, а происходит последовательная эвакуация Fe из его ядер. Fe высвобождается из ядра через поры в белковой оболочке, которые образуются в местах соединения трех субъединиц белка оболочки ферритина. В процессе прохождения железа через поры  $Fe^{+3}$  восстанавливается до  $Fe^{+2}$ , которое посредством хелатов доставляется к местам запроса. При постепенном использовании атомов Fe из ядра ферритин вначале теряет окраску, а затем исчезает.

Предполагается, что превращение ферритина в нерастворимый и гидрофобный Fe-белковый комплекс – фитосидерин, может быть эффективным способом выведения активного Fe в вакуоль и снижения, тем самым, интенсивности окислительного стресса. На нерастворимость фитосидерина указывал тот факт, что он не вымывается в процессе подготовки материала и хорошо виден в вакуоли и хлоропластах. Фитосидерин так же, как и ферритин, выводит Fe из клеточного метаболизма и не является токсичным для расте-

ний.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума Российской академии наук «Молекулярная и клеточная биология» и Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 07-04-00241).

### ОСОБЕННОСТИ ТЕСТИРОВАНИЯ НА МОРОЗОСТОЙКОСТЬ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ КРИОЛИТОЗОНЫ

#### Peculiarities of freezing tolerance testing of the cryolithic zone woody plants

А.А. Перк, В.А. Алексеев, Т.Д. Татарина, А.Г. Пономарев, В.В. Бубякина  
Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск  
E-mail: [aaperk@mail.ru](mailto:aaperk@mail.ru)

При изучении молекулярных механизмов, обеспечивающих рост и развитие растений в условиях криолитозоны (экстремальный длительный зимний холод до  $-60-64$  °C в сочетании с высокими летними температурами до  $+35-38$  °C на многолетнемерзлых грунтах), важным является выявление динамики экспрессии белков, ответственных за такую адаптацию. Вместе с тем необходимо использовать параллельные критерии оценки термоустойчивости растений с применением интегральных методов. Полученная таким образом информация, в свою очередь, может быть применена для целенаправленного поиска толерантных к низким температурам экотипов растений, обладающих повышенной жизнеспособностью и урожайностью в зонах рискованного земледелия, а также белков-маркеров морозостойкости, пригодных для идентификации таких растений без длительного по времени тестирования в климатикамерах.

Среди целого набора диагностических методик своей относительной простотой и экспрессивностью выделяется кондуктометрический метод, позволяющий давать комплексную оценку устойчивости организмов. При использовании данного метода основным критерием служит электропроводность вытяжек из тканей и органов растений, связанная прямой зависимостью с общим содержанием электролитов и проницаемостью для них клеток. Чем сильнее десорбция, тем большего размера повреждения, в том числе в результате действия холодного фактора. Метод отличается высокой чувствительностью и дает возможность определять минимальные повреждения, которые другими, например, биохимическими методами, сразу не улавливаются.

Проведенное нами ранее этим методом изучение черной смородины и некоторых других видов плодово-ягодных культур в условиях Якутии показали, что в зимний период происходит резкое

снижение уровня выхода электролитов у адаптированных образцов растений, причем, наблюдается четкая корреляция с полевой морозостойкостью различных сортов. По данным пламенной фотометрии основной вклад в баланс электролитов вносят ионы легкоподвижных щелочных металлов, особенно, калия.

В этой связи интересным является тестирование на морозостойкость основных лесообразующих пород Якутии: лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi*), сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*), а также березы плосколистной (*Betula platyphylla*).

Отбор проб растений (побеги, хвоя) проводили из разных мест в окрестностях г. Якутск в течение зимнего периода. Изучалось варьирование продолжительности экстракции, отношения массы и длины растительных проб (побегов) к объему вытяжки, возраста побегов, уровня техногенной загрязненности мест отбора проб, а также проводилось тестирование степени повреждения образцов при кратковременном воздействии жидкого азота. Динамику выхода электролитов фиксировали в течение 24 час при константных значениях температуры. В качестве главного показателя использовали коэффициент морозостойкости, выражаемый отношением сопротивления (электропроводности) нативной вытяжки при определенном времени экстракции (в стандартном случае – 24 час) к сопротивлению (электропроводности) фиксированных кипячением образцов.

Динамика изменения электрического сопротивления вытяжек у всех исследованных растений хорошо описывается степенной функцией  $y_i = Ax_i^{-k}$  ( $r = 0.95-0.99$ ), где  $y_i$  – показатель сопротивления вытяжки в момент времени  $x_i$ ,  $A$  – константа начального сопротивления вытяжки,  $x_i$  – время измерения,  $k$  – относительная скорость выхода электролитов. Величина  $k$  по абсолютному значению варьировала от 0.18 до 0.32. Выявлено, что наиболее высокий коэффициент морозостойкости в течение зимних месяцев имели хвойные породы (по однолетним органам): сосна (побеги) – 0.62-0.69, сосна (хвоя) – 0.67-0.68, лиственница (побеги) – 0.53-0.63. Несколько меньшее значение коэффициента морозостойкости обнаружено у березы – 0.48-0.61. Повышенная адаптационная способность хвойных растений к условиям криолитозоны отражается в их абсолютном преобладании в сложении сибирской тайги, в которой они по распространению занимают более 98 % всех древесных пород. При этом вечнозеленые растения сосны, в отличие от сбрасывающей хвою лиственницы, в зимний период выдерживают более значительные холодовые нагрузки на свои вегетативные органы, что находит свое отражение в показателях их морозостойкости, особенно, хвой.

Данный метод может найти широкое практическое использо-

вание в лесоведении и лесоводстве для определения морозо- и других типов устойчивости растений.

### ГУМИНОВЫЕ ФРАКЦИИ САПРОПЕЛЕЙ И ИХ ВЛИЯНИЕ НА РОСТ *LEMNA MINOR* L.

#### Humic fractions of sapropels and their influence on *Lemna minor* L. growth

А.А. Перк, А.А. Попов

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск  
E-mail: aaperk@mail.ru

Биологическая активность сапропелей (донных органических отложений) во многом связана с присутствием в них гуминовых кислот, алифатический характер которых, в отличие от хорошо изученных гуминовых соединений бурого угля, торфа и почв, дает повод назвать их особыми «сапропелевыми» кислотами. Данные вещества характеризуются также высокомолекулярностью, переменным составом и полифункциональностью, определяемыми условиями их образования. Поэтому особый интерес представляют исследования полидисперсности гуминовых веществ сапропелей, коммерческие препараты которых находят все большее применение в качестве стимуляторов роста и развития растений в сельском хозяйстве.

Гуминовые вещества были получены с использованием щелочного гидролиза (0.2 н NaOH) сапропеля оз. Большая Чабыда (в 20 км от г. Якутск) при нагревании, с последующим отделением гумата натрия от сапропелевой массы центрифугированием. Методом колоночной гель-хроматографии на сефадексе G-100 и сефариле G-300 (элюент – дистиллированная вода с рН 7.0, скорость элюции 10 мл/ч) в препарате удастся выделить не менее трех гуминовых фракций, имеющих типичные кривые поглощения в УФ- и видимой области спектра и характеризующимися молекулярными массами в 10-100 тыс. D. Средне (II)- и особенно высокомолекулярная (I) фракции превалируют по объему над низкомолекулярной (III). В результате многократного хроматографирования было проведено накопление отдельных лиофилизированных фракций в количестве 20-50 мг для дальнейшего изучения их биологической активности при разных концентрациях действующего вещества (0.0001-0.01 %).

В качестве тест-объекта использовали ряску малую (*Lemna minor* L.). Она обладает быстрым ростом, простотой строения, легко образует генетически однородные линии. Кроме того, в естественной водной среде обитания этого растения постоянно присутствуют органические соединения, в том числе гуминовые вещества донных

отложений. Рабочий клон выделен нами из местных озерных популяций в пригороде г. Якутск и поддерживался на 0.5 н средах Гельригеля или Хогланда-Снайдерса в условиях искусственного освещения. Для эксперимента бралось по три листеца (материнское и два не отделившихся дочерних растения) приблизительно одинаковой величины. Объем стаканчика – 40 мл, повторность трехкратная. На 12-е сутки растения вынимали, обсушивали на фильтровальной бумаге и определяли сырую массу каждой повторности (всех листецов), количество и внешний вид растений. Основным показателем служило изменение времени удвоения численности ряски в исследуемых растворах по отношению к контрольному (дистиллированной воде), выраженное в процентах  $Dt(\%) = (1 - (\ln(N_k) - \ln(N)) / (\ln(N_0) - \ln(N))) 100 \%$ , где  $N$  – исходное количество растений,  $N_k$  – количество растений в контроле,  $N_0$  – количество растений в опыте при одинаковой длительности наблюдений.

Использовали тестовые концентрации гуминовых фракций в 0.0001, 0.001 и 0.01 %, что укладывается в основной стимулирующий диапазон суммарного препарата. Средняя сырая масса повторностей контроля на конец опыта составила 17.5 мг. Все гуминовые фракции к этому моменту при тестируемых концентрациях показали значительный стимулирующий эффект (кроме высокомолекулярной фракции I при 0.0001 и 0.001 %). Сырая масса достигала для I фракции при 0.01 %-ной концентрации – 35.9 мг/повторность и была в пределах 25.5-54.2 мг для всех концентраций фракции II и 31.4-53.2 мг фракции III.  $Dt$  изменялась схожим образом и составляла для I фракции (при 0.0001, 0.001 и 0.01 %-ной концентрации соответственно) – 3.4, 15.0 и 24.5 % превышения удвоения численности над контролем, II фракции – 15.0, 13.0 и 40.6 %, III фракция – 25.8, 40.6 и 31.2 %. Таким образом, на тест-объекте *L. minor* показана более высокая биологическая активность средне(II)- и особенно низкомолекулярной (III) фракций натриевых гуматов мерзлотных сапропелей при разных их концентрациях по сравнению с высокомолекулярной компонентой (I). Эти отличия в стимулирующем эффекте отдельных фракций могут быть обусловлены большим числом функционально-активных групп у первых и, соответственно, большей конкурентноспособностью их за клеточные рецепторы, связанные с ростовыми процессами, по сравнению с I фракцией.

Выявленные закономерности могут быть использованы для поиска технологических приемов, направленных на получение большего процента низкомолекулярных фракций гуматов при создании экологически чистых и более эффективных биопрепаратов на основе сапропелей.

**МОЛЕКУЛЯРНО-БИОЛОГИЧЕСКАЯ ФОРМУЛА  
МОРОЗОСТОЙКОСТИ ОЗИМОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ****The molecular-biological formula of winter soft wheat (*Triticum aestivum* L.)  
frost-resistance**

В.К. Плотников, А.И. Насонов, Н.А. Кузембаева, Г.И. Букреева, В.И. Каленич  
Краснодарский научно-исследовательский институт сельского хозяйства  
им. П.П. Лукьяненко, г. Краснодар  
E-mail: [molbiokniish@mail.ru](mailto:molbiokniish@mail.ru)

Низкотемпературная адаптация растений является сложным биохимическим процессом, связанным, в первую очередь, с изменением интенсивности синтеза белка в целом и с изменением качественного состава белков в клетках растений. Дифференциальная стабильность молекул РНК в живой клетке является одним из центральных молекулярных механизмов регуляции синтеза белка. Ранее нами была описана простая система *in vitro*, адекватно отражающая относительную стабильность РНК в живой клетке (система ompr) и состоящая фактически из трех компонентов: РНК +  $Mg^{++}$  + вода. Известно, что РНК в клетке находится в виде магниевой соли и содержит 2-6 % катионов  $Mg^{++}$ . Если РНК выделять из растительной ткани в присутствии катионов  $Mg^{++}$  и в условиях, способствующих их частичному сохранению в составе молекул РНК, то распад последних в системе ompr происходит аналогично процессам *in vivo* и отражает особенности взаимодействия «генотип-среда» (Плотников, 2003). Катионы  $Mg^{++}$  являются существенным компонентом белоксинтезирующей системы живой клетки, они играют значительную роль в образовании рибосом и полирибосом, в формировании структуры всех видов РНК. Эффективный процесс синтеза белка, а также эффективный процесс распада РНК как *in vivo*, так и *in vitro* невозможны в отсутствие  $Mg^{++}$ . Препарат РНК получали фенольно-детергентным методом с переосаждением РНК концентрированным раствором LiCl, мочевиной (конечная концентрация 4М каждого компонента). Состав буфера для экстракции РНК: 0.2 М Трис-HCl, pH 8.5, 50 мМ  $MgCl_2$ , 0.25 М сахараза, необходимая для удаления крахмальных гранул; в присутствии которых РНК из зерна очистить невозможно. ДДС- $Na_2$  добавляли в буфер сразу для выделения РНК из проростков или после удаления крахмала кратковременным центрифугированием в случае зерна. Осаждение РНК этиловым спиртом проводили без добавления ацетата калия, который эффективно удаляет основную массу катионов  $Mg^{++}$  из молекул РНК. Высокая концентрация Триса обеспечи-

вала защиту РНК от РНКаз и полноту осаждения РНК этиловым спиртом. Полученный препарат РНК активно транслировался в бесклеточной системе синтеза белка. Методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии нами была установлена широкая вариабельность содержания катионов  $Mg^{++}$ , относительно прочно связанных с РНК проростков пшеницы, как в зависимости от генотипа, так и от условий окружающей среды (температура, освещенность; действие биологически активных веществ); в частности, под влиянием закалывающей температуры ( $4\text{ }^{\circ}C$ ) количество катионов  $Mg^{++}$  в проростках сортоспецифически снижается. Выявлена обратно-пропорциональная зависимость между содержанием  $Mg^{++}$  в РНК и морозостойкостью сортов. Дальнейшие исследования показали, что аналогичная закономерность наблюдается при анализе золы проростков или исходного зрелого зерна пшеницы. По нашим данным содержание  $Mg^{++}$  в золе коррелирует с содержанием  $Mg^{++}$  в РНК зрелого зерна. Сравнительные исследования зрелого зерна нескольких десятков сортов озимой мягкой пшеницы селекции Краснодарского НИИСХ, а также селекции других селекционных центров России, ряда зарубежных сортов показали, что содержание катионов  $Mg^{++}$  в РНК зрелого зерна отрицательно связано с морозостойкостью сортов. Предполагается, что это неспецифическая реакция на стресс, молекулярный механизм которой осуществляется через влияние катионов  $Mg^{++}$  на дифференциальную стабильность мРНК и рРНК зрелого зерна, определяющих энергию прорастания зерна и особенности всего онтогенеза растения. В экспериментах по исследованию влияния ингибитора транскрипции актиномицина Д установлено, что относительно долгоживущие рРНК этилированных проростков обогащены катионами  $Mg^{++}$ , но при этом снижается стабильность мРНК. Предполагается, что катионы  $Mg^{++}$  стимулируют укорочение терминальной поли-А-последовательности, определяющей стабильность и трансляционную активность мРНК, через усиление прочности определенных структур (например, шпилька в 3'-нетранслируемой области мРНК), участвующих в деаденилировании молекулы мРНК. Таким образом, представленные экспериментальные данные позволяют полагать, что морозостойкость озимой мягкой пшеницы прямо пропорциональна периоду полужизни мРНК, но обратно пропорциональна периоду полужизни рРНК и содержанию катионов  $Mg^{++}$  в РНК. Биологический смысл инверсии стабильности мРНК и рРНК еще предстоит понять.

**СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЛИПИДНОГО МАТРИКСА МЕРИСТЕМ  
ПОЧЕК ХВОЙНЫХ ПРИ АДАПТАЦИИ К НИЗКИМ ТЕМПЕРАТУРАМ****Seasonal dynamics of buds meristem coniferous lipids matrix  
at adaptation to low temperatures****В.А. Поваляева, Е.В. Алаудинова, П.В. Миронов**Сибирский государственный технологический университет, г. Красноярск  
E-mail: [vp1981@list.ru](mailto:vp1981@list.ru)

При адаптации к низкой температуре снижение скорости физиологических процессов в разной степени компенсируется повышением числа функциональных единиц или интенсификацией их деятельности. Известно, что биологические мембраны являются адаптивными мишенями, ответственными при действии низких температур за структурно-функциональные модификации клеток, а устойчивость мембран приспособленных растений связана с качественными и количественными изменениями в составе их липидов [1].

Сведения о мембранных липидах меристематических тканей почек основных лесообразующих хвойных пород Сибири в литературе практически отсутствуют, поэтому целью нашей работы явилось изучение сезонных изменений комплекса клеточных мембран меристем почек сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) и ели сибирской (*Picea obovata*), реализующих различные механизмы низкотемпературной адаптации.

В ходе исследования было установлено, что адаптация растений сопровождалась изменением содержания разных групп полярных липидов. Интенсивно синтезировались фосфолипиды, для которых характерны наличие заряженных групп и высокая водоудерживающая способность. Методом тонкослойной хроматографии фосфолипиды были разделены на шесть компонентов: фосфатидная кислота (ФК), фосфатидилэтаноламин (ФЭ), фосфатидилглицерин (ФГ), фосфатидилхолин (ФХ), фосфатидилинозит (ФИ), фосфатидилсерин (ФС).

Преобладающими компонентами в обеих породах в течение всего периода исследования были ФХ и ФЭ (более 60 % от суммы липидов). Осенью, в период покоя, когда интенсивность метаболизма сосны и ели снижалась, количество ФХ и ФЭ возрастало, а в период подготовки к распусканию хвои резко снижалось. Среди фосфолипидов как в сосне, так и в ели ФИ были обнаружены в весенне-летний период, что, вероятно, связано с их ролью специфического липидного окружения ферментов, активизирующихся в период вегетации. Своеобразную динамику имели ФС, их содержание в период вынужденного покоя увеличивалось, достигая максимального

в ноябре для обеих пород, после чего происходило снижение, причем у сосны оно было интенсивнее. В марте наблюдалось достаточно высокое содержание ФК, которые являются промежуточным продуктом и отражают особенности обмена фосфолипидов.

Во фракции гликолипидов было обнаружено шесть компонентов, из них идентифицированы: моногалактозилдиглицериды (МГДГ), гликозиды стерина (ГС), керамидолигогексозиды (КДЛГ), дигалактозилдиглицериды (ДГДГ), сульфохиновозилдиглицериды (СХДГ). Большую часть массы гликолипидов в разные периоды составляли ДГДГ, МГДГ и ГС. Динамика МГДГ и ДГДГ имела сходство, причем в сосне после снижения в осенне-зимнее время содержание несколько увеличивалось в марте и перед распусканием хвои вновь снижалось, в ели содержание данных компонентов начиная с марта увеличивалось. В ходе подготовки к вегетации в гликолипидах сосны не были обнаружены КДЛГ, в то время как в ели содержание данного компонента увеличивалось.

Таким образом, на протяжении всего периода исследования происходили существенные изменения содержания отдельных групп липидов за счет распада одних компонентов и синтеза других.

Колебательный характер изменения в компонентном содержании гликолипидов и фосфолипидов в меристематических тканях почек сосны и ели можно связать с функциями, выполняемыми ими при формировании состояния низкотемпературной устойчивости, поскольку они оказывают значительное влияние на свойства биологических мембран.

#### **ВЛИЯНИЕ ОСМОТИЧЕСКОГО СТРЕССА НА АКТИВНОСТЬ ФОСФОЛИПАЗЫ D КЛЕТОК КУКУРУЗЫ И ТРАНСГЕННЫХ РАСТЕНИЙ ТАБАКА, ЭКСПРЕССИРУЮЩИХ *cah1***

**The effects of osmotic stress on phospholipases D activity of maize cells  
and transgenic tobacco plants cells expression of *cah1***

**И.В. Покотило, С.В. Кретинин, В.С. Кравец**  
Институт биоорганической химии и нефтехимии НАН Украины, г. Киев  
E-mail: [kravets@bpci.kiev.ua](mailto:kravets@bpci.kiev.ua)

Понимание механизмов, при помощи которых растения воспринимают стимулы окружающей среды и осуществляют трансдукцию регуляторных сигналов клеточного метаболизма для активации специфических адаптационных реакций, является фундаментальной проблемой биологии. Сигнальные каскады реакций в клетках растений инициируются путем активации расщепляющих фосфолипиды ферментов, таких как фосфолипазы С и D. Большин-

ству растительных изоформ фосфолипаз D для активации необходимо присутствие ионов  $\text{Ca}^{2+}$ , но как именно  $\text{Ca}^{2+}$  влияет на активность фосфолипазы D на сегодня не ясно. В исследованиях использовались гибрид кукурузы «Говерла» и трансгенный табак KY160, экспрессирующий антипоттер ионов кальция *sax1*. Активность фосфолипазы D в тканях регистрировалась путем определения фосфатидилбутанола *in vivo*. На предварительно меченые фосфором  $^{33}\text{P}$  ткани растений действовали раствором маннитола и буфером (контроль) на протяжении 5-30 мин., затем инкубация прекращалась и ткань фиксировалась в жидком азоте. Фосфолипиды экстрагировали и разделяли методом тонкослойной хроматографии в системе v/v этилацетат : изооктан : муравьиная кислота : вода соответственно 13 : 2 : 3 : 10.

Наши результаты указывают на то, что умеренный осмотический стресс вызывает значительное накопление меченного фосфатидилбутанола в тканях кукурузы и табака на ранних этапах действия осмотического стресса. Нами также было показано, что трансгенные растения табака, экспрессирующие *sax1*, значительно хуже адаптировались к условиям действия умеренного осмотического стресса на протяжении недели в сравнении с немодифицированными растениями табака. Полученные результаты свидетельствуют о том, что для трансдукции сигналов, индуцированных действием осмотического стресса и иницированных активацией фосфолипазы D, необходимо участие ионов кальция.

Авторы выражают благодарность проф. К. Хирши за семена трансгенных растений табака и проф. С.П. Заике за предоставленные семена кукурузы.

Работа была выполнена при поддержке гранта № F10/24-2005 Фонда фундаментальных исследований Украины.

#### **ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ АЗОТНОГО ПИТАНИЯ НА РАЗВИТИЕ В ЛИСТЬЯХ ПШЕНИЦЫ ОКИСЛИТЕЛЬНОГО СТРЕССА, ВЫЗВАННОГО ЗАСОЛЕНИЕМ И ИЗБЫТКОМ ЦИНКА**

**Influences of nitrogen nutrition on wheat leaves oxidative stress induced  
by salinity and zinc excess**

**О.Г. Полесская, М.А. Глазунова, Е.И. Каширина, Н.Д. Алехина**  
Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, г. Москва  
E-mail: [plantphys@biophys.msu.ru](mailto:plantphys@biophys.msu.ru)

Растения используют в качестве источника азота ионы нитрата и аммония, а также часто оказываются в условиях азотного голодания. Ранее проведенное авторами комплексное исследование

на растениях пшеницы показало, что разные условия азотного питания приводят к формированию разных фенотипов, которые имеют существенные отличия на разных уровнях структурно-функциональной организации. В этих исследованиях растения пшеницы (*Triticum aestivum* L., сорт Инна) выращивали на питательных средах, содержащих в качестве источника азота нитрат, аммоний, а также при дефиците азота. Было показано, что  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NH}_4^+$  и N-дефицитные варианты различаются по распределению биомассы между органами, по морфологии листьев, корней и клеток, по содержанию в тканях азота, углеводов и белков, по интенсивности фотосинтеза. При этом характерные отличия имели место не только между растениями, выращиваемыми с азотом и без него, но и между растениями, получавшими разные формы азота. Целью данного исследования было выяснить, влияет или не влияет акклимация к разным условиям азотного питания на стресс-устойчивость растений. Известно, что многие абиотические стрессы интегрируются в растительных клетках таким образом, что провоцируют окислительный стресс, обусловленный сверхобразованием активных форм кислорода (АФК). АФК, к числу которых относят синглетный кислород, супероксидрадикал, перекись водорода и гидроксилрадикал, являются сильными окислителями, повреждающими мембраны, белки, разрушающими хлорофилл. Сложилось мнение, что устойчивость растений к стрессам разной природы зависит от содержания и активности ферментов-антиоксидантов, катализирующих реакции, направленные на ликвидацию АФК. Опыты показали, что  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NH}_4^+$  и N-дефицитные растения различаются по активности ферментов-антиоксидантов: супероксиддисмутазы (СОД), пероксидазы, каталазы, аскорбатпероксидазы и глутатион-редуктазы. В частности, при расчете на г сырой массы наиболее высокая активность СОД наблюдалась в листьях N-дефицитных растений, а самая высокая активность аскорбатпероксидазы и пероксидазы – в листе  $\text{NH}_4^+$ -варианта. В тканях корней существенно более высокая активность всех ферментов наблюдалась у  $\text{NH}_4^+$ -варианта. Для сравнения устойчивости растения трех вариантов выращивали в течение 17 дней, после чего часть растений подвергали стрессовому воздействию, добавляя в питательный раствор соль ( $\text{NaCl}$ , 300 мМ) или сульфат цинка ( $\text{ZnSO}_4$ , 5 мМ). Через три дня в листьях и корнях контрольных и опытных растений определяли и сравнивали показатели, характеризующие степень развития окислительного стресса. В листьях определяли содержание пигментов, в листьях и корнях содержание малонового диальдегида (МДА), продукта перекисного окисления липидов мембран. Кроме того, для определения уровня АФК был использован метод, осно-

ванный на применении флуоресцирующего красителя DCFH-DA (2',7'-дихлорофлуоресциндацетат). Результаты показали, что как при засолении, так и при избытке цинка в листьях наблюдается накопление АФК, деградация хлорофилла и накоплением МДА. В то же время симптомы окислительного стресса у растений разных вариантов были выражены в разной степени. Тест с использованием DCFH-DA показал, что уровень АФК во втором листе  $\text{NO}_3^-$ - и N-дефицитного вариантов гораздо выше, чем в листе  $\text{NH}_4^+$ -растений. Результаты четырех-пяти независимых опытов показали, что при засолении у  $\text{NO}_3^-$  и N-дефицитных растений содержание МДА во втором листе увеличивалось на 60-100, тогда как у  $\text{NH}_4^+$ -растений – на 10-20 %. Общая потеря хлорофилла во втором листе  $\text{NO}_3^-$  и N-дефицитных вариантов составляла 25-30 %, тогда как у  $\text{NH}_4^+$ -варианта деградации хлорофилла не наблюдалось. Аналогичная тенденция по накоплению МДА в листьях  $\text{NO}_3^-$ -,  $\text{NH}_4^+$ - и N-дефицитного вариантов наблюдалась и при действии токсических доз цинка. Опыты, проведенные на корнях, показали, что в результате засоления и под действием цинка содержание МДА в тканях достоверно не меняется по сравнению с контрольными показателями у всех вариантов. Таким образом, исследования показали, что растения, выращенные на нитратной и аммонийной формах азота, проявляют разную способность противостоять развитию в листьях окислительного стресса, спровоцированного сильным засолением, избытком цинка и, возможно, другими стрессовыми факторами.

**ВЛИЯНИЕ НИЗКИХ УРОВНЕЙ НЕФТЕЗАГРЯЗНЕНИЙ  
НА СОСТОЯНИЕ ЭКОСИСТЕМЫ  
РАСТЕНИЯ – ПОЧВЕННЫЕ МИКРООРГАНИЗМЫ**

**The influence of low levels of oil wastes  
on plants – soil microorganisms ecosystem state**

**В.И. Полонский, Д.Е. Полонская**

Красноярский государственный аграрный университет, г. Красноярск  
E-mail: [Vl.p@mail.ru](mailto:Vl.p@mail.ru)

Для научного обоснования значений допустимых уровней остаточных количеств нефти в почвах необходимы данные о реакции на этот загрязнитель природной среды каждого звена экосистемы, в частности ее автотрофного и гетеротрофного ярусов. Большинство опубликованных сегодня экспериментальных исследований посвящено изучению воздействия на растения и микроорганизмы

нефтезагрязнения на уровне 5-10 г/кг сухой почвы и более, что в несколько раз превышает ориентировочно допустимое количество нефти в почве.

Цель настоящей работы – исследование влияния низких уровней нефтезагрязнения почвы на высшие растения и микроорганизмы различных эколого-трофических групп.

Экспериментально найдено снижение накопления биомассы растениями пшеницы и угнетение роста листьев верхних ярусов, начиная с концентрации нефти в почве около 0.37 г/кг, что почти втрое ниже официально принятых в стране ориентировочно допустимых количеств этого загрязнителя в почве. При этом происходит постепенное развитие процесса отравления растений пшеницы во времени.

Показано, что низкие концентрации нефти в почве не угнетают начальные ростовые процессы, в частности прорастание семян, как пшеницы, так и кресс-салата. Однако реакции высших растений на уровни нефтяных загрязнений до 1 г/кг могут быть достоверно зафиксированными в длительных экспериментах по интегральному физиологическому показателю, связанному с ростом.

Продемонстрировано, что низкие концентрации нефти в почве не ингибируют развитие олигонитрофильных микроорганизмов и микроскопических грибов. При этом микроорганизмы, участвующие в трансформации азотсодержащих соединений (аммонификаторы и использующие минеральные формы азота), могут служить в качестве индикаторных. Реакция почвенного микробного сообщества свидетельствует об изменении условий среды обитания и может быть четко зафиксирована при концентрации нефти в почве, начиная с 0.37 г/кг почвы.

Факт установления негативного воздействия на модельную экосистему растения–почвенные микроорганизмы уровней нефтезагрязнения, значительно меньших, чем существующие в официальных документах РФ ориентировочно допустимые количества нефтепродуктов в почвах, указывает на необходимость введения более жестких значений пределов допустимого содержания нефти в почве (Полонский и др., 2005).

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ БИОХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА  
ЛИСТЬЕВ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО И ДУБА КРАСНОГО  
В СВЯЗИ С УСТОЙЧИВОСТЬЮ К ИНФИЦИРОВАНИЮ ПАТОГЕНАМИ**

**Comparative biochemical characteristics of *Quercus robur* L.  
and *Quercus rubra* L. leaves according to their susceptibility to pathogen infection**

**Л.В. Полякова, П.Т. Журова**

Украинский научно-исследовательский институт лесного хозяйства  
и агролесомелиорации, г. Харьков  
E-mail: [polyakova\\_lv@mail.ru](mailto:polyakova_lv@mail.ru)

Деградация насаждений дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) отмечается повсеместно на территории как Западной, так и Восточной Европы. Одно из внешних проявлений – высокая восприимчивость листьев к инфицированию мучнистой росой (*Micrispaera alphitoides* Griff et Maubl) и бурой пятнистостью (*Gloeosporium querinum* West.). Дуб черешчатый синтезирует в листьях разнообразные группы ФС, включая производные оксibenзойных кислот и глюкозы – гидролизуемые танины (ГТ) – и производные фенилпропаноидной группы, включающей флавонолы, флаваны (катехины и проантоцианидины в мономерной и конденсированной формах) (ФП).

Оказалось, что в листьях устойчивых к патогенам деревьев дуба черешчатого более активно синтезируется группа ФП, из которых значительное влияние оказывают связанные формы проантоцианидинов и степень гликозилирования комплекса флавонолов. Особая роль ФП прослеживается на примере листьев дуба красного (*Quercus rubra* L.), которые практически не повреждаются фитопатогенами. Содержание в листьях дуба красного флавоноловой группы веществ в течение всего сезона практически в два раза выше, чем в листьях дуба черешчатого, аналогичная тенденция отмечена для связанной формы проантоцианидинов, а содержание ГТ, напротив, практически в два раза ниже.

Сравнительное изучение двух видов дуба выявило дополнительный механизм защиты, помогающий инактивировать патогена на ранних стадиях его активности: в листьях дуба красного уже через неделю после распускания листы (21.05) накапливается заметное количество связанной формы проантоцианидинов, в листьях дерева дуба черешчатого, устойчивого к патогену, – на неделю позже (28.05), а в листьях деревьев, восприимчивых к инфекции, спустя месяц после распускания листы (12-18.06). Связанная форма проантоцианидинов, в комплексе с протеинами и полисахаридами клеточных стенок, вероятно, имеет существенное значение в начальный период распространения инфекции.

**ВЛИЯНИЕ ТРАНСФОРМАЦИИ ГЕНОМ  $\Delta 9$ -АЦИЛ-ЛИПИДНОЙ ДЕСАТУРАЗЫ  
НА УЛЬТРАСТРУКТУРНУЮ ОРГАНИЗАЦИЮ ХЛОРОПЛАСТОВ  
РАСТЕНИЙ ТАБАКА ПРИ ГИПОТЕРМИИ**

**The effect of tobacco plant transformation with a gene  
for acyl lipid  $\Delta 9$ -desaturase on chloroplast ultrastructure at hypothermia**

**В.Н. Попов, Н.В. Астахова, Н.В. Кипайкина, О.В. Антипина, А.Н. Дерябин,  
Т.И. Трунова**

Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, г. Москва  
E-mail: [trunova@ippras.ru](mailto:trunova@ippras.ru)

Объектом исследования служили растения табака с встроенным геном *desC*  $\Delta 9$ -ацил-липидной десатуразы из термофильной цианобактерии *Synechococcus vulcanus* под контролем промотора 35S. В качестве контроля служили растения табака, трансформированные пустым бинарным вектором pGA482. Культивирование асептических растений табака проводили на агаризованной среде по прописи Мурасиге и Скуга, дополненной антибиотиками. Растения культивировались при 22 °C и 16-часовом фотопериоде. Холодовую обработку проводили в климатической камере при температуре 10 °C в течение шести суток. Ультратонкие срезы получали на ультрамикротоме ЛКВ-3 фирмы «ЛКВ» (Швеция) и контрастировали сначала насыщенным водным раствором уранилацетата при 37 °C в течение 30 мин. и затем лимоннокислым свинцом при комнатной температуре в течение 15 мин. Срезы просматривали в электронном микроскопе TEMSCAN 100 CX 2 фирмы «JEOL» (Япония). Морфометрические исследования проводили на приборе MOP-VIDEOPLAN фирмы «Reichert» (Австрия). На основании морфометрических данных после охлаждения были выявлены различия в структурной организации хлоропластов изучаемых вариантов. Экспозиция растений табака контрольного варианта при пониженной температуре приводила к увеличению площади хлоропластов и гран, что свидетельствует о некоторых деструктивных изменениях, выраженных в разбухании стромы хлоропластов, наблюдаемой и другими авторами. При охлаждении трансгенных растений, наоборот, происходило снижение площади хлоропласта, грани и пластоглобулы. При этом число тилакоидов в грани заметно увеличилось и общее число тилакоидов в хлоропласте составляло 203 по сравнению со 123 в неохлажденном контрольном варианте и со 145 – в охлажденном контрольном варианте. Следовательно, в отличие от дикого контроля, в трансформированных растениях закаливание не вызывало разбухания хлоропластов и приводило к увеличению числа мембранных структур. Кроме того, охлаждение

трансформированных растений способствовало образованию крахмальных зерен, которые отсутствовали в неохлажденном варианте. Последнее, по-видимому, связано с тем, что отток ассимилятов из хлоропластов при охлаждении трансгенных растений был заторможен в большей степени, чем при температуре 22 °С. На основании этих морфометрических данных также можно сделать вывод, что растения табака с введенным геном  $\Delta 9$ -ацил-липидной десатуразы являются более устойчивыми к гипотермии по сравнению с контрольными растениями, поскольку структурные элементы хлоропластов этих растений при снижении температуры были подвержены заметной редукции, а не дезорганизации, имеющей место у менее устойчивых растений, и механизм выживаемости теплолюбивых растений при снижении температур состоит в поддержании функциональной активности клеток, соответствующей температурному режиму окружающей среды. Наши результаты морфометрических измерений структурных элементов хлоропластов подтверждают такое представление. Таким образом, действие закалывающей температуры на растения табака, трансформированных геном  $\Delta 9$ -ацил-липидной десатуразы, приводило к образованию более ксероморфной структуры, что, по-видимому, имело адаптивный характер.

Работа поддержана РФФИ, проект № 06-04-48291.

#### СИСТЕМЫ ЗАЩИТЫ ОТ ОКИСЛИТЕЛЬНОГО СТРЕССА У ЦЕНТРАЛЬНОЙ ВАКУОЛИ КЛЕТОК РАСТЕНИЙ

##### Antioxidant systems in central vacuole of plant cell

Е.В. Прадедова, О.Д. Ишеева, Р.К. Саляев

Сибирский институт биохимии и физиологии растений СО РАН, г. Иркутск  
E-mail: [praded@sifibr.irk.ru](mailto:praded@sifibr.irk.ru)

Наличие протеолитических ферментов, метаболитических ядов, высоких концентраций осмотически-активных веществ, ионов кальция и протонов в центральной вакуоли клеток растений, указывает на то, что содержимое вакуолярного сока достаточно агрессивно для клетки. А изолируется оно от цитоплазмы относительно тонкой мембраной, состоящей на 60-80 % из липидов, в составе которых до 70 % ненасыщенных жирных кислот. Такой барьер очень уязвим, особенно при окислительном стрессе. Каким образом осуществляется защита от окислительного стресса, и какие механизмы задействованы в этом процессе у вакуолей, все еще не выяснено.

Известно, что системы детоксикации активных форм кислоро-

да у растений представлены широким спектром ферментов. В клетках они локализованы в разных компартментах. «Повсеместным» ферментом антиоксидантной защиты, встречающимся практически во всех клеточных компартментах, является пероксидаза (ЕС 1.11.1). Широко распространена и супероксиддисмутаза (ЕС 1.15.1.1). В связи с этим цель настоящей работы заключалась в изучении ферментов антиоксидантной защиты, локализованных в вакуолях клеток растений, а первоочередные задачи исследования состояли в идентификации и изучении активности пероксидазы и СОД в вакуолярном соке. Исследования проводили на вакуолях, изолированных из покоящихся корнеплодов столовой свеклы (*Beta vulgaris* L.).

Анализ пероксидазной активности позволил установить, что в вакуолях корнеплодов столовой свеклы локализованы кислые изо-пероксидазы. Их оптимум рН несколько различался в зависимости от субстрата. При использовании в качестве субстрата гваякола мы имели оптимум рН между 4-5, а о-дианизидина – между 4-7. Эти результаты справедливы для К-фосфатного буфера. Следует отметить, что оптимумы рН отличались еще и в зависимости от буферной системы. Так, оптимум рН в цитратном буфере сдвигался на единицу в щелочную сторону, и для гваякола был уже между 5-6, а для о-дианизидина – между 5-7.

Электрофоретический анализ белков из растворимых экстрактов ткани и вакуолярного сока показал, что в клетках корнеплода содержатся, по меньшей мере, шесть изо-пероксидаз, пять из которых локализованы в вакуолях. Особое внимание привлекают две высокомолекулярные изо-пероксидазы. Их полосы в электрофоретических гелях особенно ярко проявлялись в зоне разделения вакуолярных белков. Одна из этих изоформ отчетливо была видна только при экстракции белка с 0.1 %-ным тритоном, что не исключает возможности ее связи с вакуолярной мембраной (тонопластом).

Исследование активности СОД позволило установить, что две формы СОД (Mn- и Cu/Zn-СОД), обнаруженные в тканевых экстрактах корнеплода, находятся и в вакуолях. Различные металл-зависимые СОД (Mn-, Cu/Zn-, Fe-СОД) прежде были выявлены в таких клеточных структурах, как митохондрии, хлоропласты, цитоплазма, клеточная стенка. Мы установили, что вакуоль в этом отношении не является исключением, и в ней локализованы три формы СОД. Это хорошо видно на электрофоретических гелях при зимографическом окрашивании в системе рибофлавин-ТЕМЕД-тетразолиевый синий. Относительная молекулярная масса обнаруженных трех вакуолярных СОД по результатам нативного градиентного электрофореза составила: для первой формы 85-88 кДа, для второй – 48-52, для третьей – 34-40. Ингибиторный анализ с

применением цианида калия и перекиси водорода показал, что низкомолекулярная СОД вакуолей, вероятно, является Cu/Zn-СОД, поскольку ингибируется цианидом. Две другие формы не проявляли чувствительности к цианиду и перекиси водорода и, таким образом, могут быть отнесены к Mn-СОД. Для выявления активности высокомолекулярной СОД (85-88 кДа) необходима была экстракция белка с 0.1 %-ным тритоном, что, возможно, обусловлено ее локализацией на тонопласте.

Результаты настоящего исследования указывают на то, что вакуоли корнеплодов свеклы должны и, по всей видимости, обладают мощной антиоксидантной ферментативной системой. Эволюционно сложилось так, что корнеплоды могут сохранять жизнеспособность при низких температурах, а вакуоли корнеплодов поддерживать активность своих ферментативных систем при высокой осмотичности вакуолярного раствора. Возможно поэтому в них и обнаруживается такое разнообразие форм пероксидаз и супероксиддисмутаза.

#### ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКОЕ ДЕЙСТВИЕ СЕЛЕНА В СВЯЗИ С АДАПТАЦИЕЙ РАСТЕНИЙ КАРТОФЕЛЯ К ГИПОТЕРМИИ

##### The physiology-biochemical action of selenium in connection with potato plants adaptation to hypothermic

Т.И. Пузина, П.С. Прудников  
Орловский государственный университет, г. Орел  
E-mail: prudnicov@inbox.ru

В адаптации растений к стрессовым условиям важное место занимают антиоксидантная и гормональная системы. Их взаимодействие в растительных организмах изучено крайне мало. Протекторный эффект селена в условиях действия заморозков на растения не изучался. Для *Solanum tuberosum* (L.) на первых этапах роста температура  $-1...-2$  °C является губительной. Исследовали влияние антиоксиданта селена на гормональный статус органов картофеля; активность ферментов, регулирующих перекисный гомеостаз; перекисное окисление липидов мембран; интенсивность дыхания, фотосинтетическую активность, рост и продуктивность в оптимальных температурных условиях, при гипотермии ( $-2$  °C) и в первые часы последствия стрессора. В оптимальных температурных условиях выявлено существенное увеличение ИУК,  $GA_3$ , снижение зеатина и АБК в побегах возобновления и листьях картофеля. При действии в течение двух часов температуры  $-2$  °C пере-

стройка в гормональном балансе состояла в сдерживании селеном падения уровня ИУК и зеатина, возрастании количества АБК. В первые 24 часа последствия стрессора селен способствовал более раннему восстановлению содержания ИУК до первоначального значения (в период между четырьмя и 24 часами после действия стрессора) и наиболее интенсивному накоплению абсцизовой кислоты. На фоне увеличения ИУК, ГА<sub>3</sub> и их соотношения с АБК под воздействием селена в побегах возобновления и листьях 15-дневных растений отмечено возрастание активности ферментов, утилизирующих перекись, – каталазы и пероксидазы. Одновременно наблюдали снижение количества малонового диальдегида – продукта ПОЛ мембран. Опыты с экзогенной ИУК подтвердили зависимость интенсивности работы ферментов антиоксидантной защиты от уровня ауксина и соотношения ИУК/АБК. В растениях, обогащенных селеном, действие отрицательной температуры вызвало повышение активности антиоксидантных ферментов (при возрастании АБК) и замедлило процесс липопероксидации мембран. В условиях уменьшения деградации мембран и специфичного изменения гормонального статуса органов картофеля под влиянием обработки селенитом наблюдали увеличение активности окислительно-восстановительных процессов: фотосинтетической деятельности (фотохимической активности хлоропластов, содержания каротиноидов, ЧПФ) и интенсивности дыхания. Эффект селена на ростовую активность растений и их продуктивность был значительнее в условиях действия гипотермии (–2 °С). При совместном применении селенита и ИУК выявлен характер их взаимодействия: отмечен синергизм в действии на содержание фитогормонов, активность антиоксидантной системы, ход физиологических процессов и продуктивность.

#### УСТОЙЧИВОСТЬ МЕСТНЫХ СОРТОВ ПШЕНИЦЫ К СОЛЕВОМУ СТРЕССУ

##### Stability of local wheat variety to salt stress

Г.К. Рагимова

Институт генетических ресурсов НАН Азербайджана, г. Баку

E-mail: [gen\\_eht@yahoo.ru](mailto:gen_eht@yahoo.ru)

Адаптивная корреляция нарушений в структурно-функциональной организации растений в неблагоприятных экологических условиях, в том числе при засолении генетически детерминирована и носит системный характер. Факторы экстремальных условий, нарушая структуры биологических мембран клеток, в итоге изменя-

ют содержание их отдельных компонентов, например, фотосинтетических пигментов. Известно, что основная роль в нарушении мембранной структуры клетки принадлежит эскалации процессов перекисного окисления липидов (ПОЛ).

Наши исследования посвящены изучению солеустойчивости местных высокопродуктивных сортов пшеницы «Гийматли», «Азаматли» и «Нурлу». Эксперименты выполнены на семидневных проростках, инкубируемых на 0.6 % NaCl и на воде (контроль) при температуре 27 °С и освещении 5000 лк. Изучены частота аберраций хромосом в клетках апикальной меристемы проростков пшеницы, интенсивность ПОЛ по содержанию малонового диальдегида (МДА) и концентрация фотосинтетических пигментов в листьях пшеницы.

Результаты исследования показали, что при солевом стрессе в растениях пшеницы сортов «Азаматли» и «Нурлу» частота хромосомных аберраций и содержание МДА по сравнению с контрольными показателями повышаются, а содержание фотосинтетических пигментов (Хл а, Хл б и каротиноиды) понижается. Однако стресс не влияет на генетический и фотосинтетический аппарат пшеницы сорта «Гийматли», что указывает на его высокую устойчивость к данному стресс фактору.

#### УСТОЙЧИВОСТЬ РАПСА К ДЕЙСТВИЮ ВЫСОКИХ КОНЦЕНТРАЦИЙ СОЛЕЙ МЕДИ И ЦИНКА

##### Resistance of rape (*Brassica napus L.*) to high concentration of copper and zinc salts

Н.В. Радионов, И.В. Вагун, У.Л. Кислова, А.В. Юдин, В.П. Холодова,  
Вл.В. Кузнецов

Институт физиологии растений им К.А. Тимирязева РАН, г. Москва  
E-mail: [radionov\\_nikita@mail.ru](mailto:radionov_nikita@mail.ru)

Медь и цинк являются необходимыми микроэлементами, при выращивании растений в водной культуре соли этих элементов всегда включаются в питательные смеси в микромолярных концентрациях. Как медь, так и цинк являются компонентами молекул ряда ферментов, их отсутствие нарушает метаболизм и приводит растения к гибели. Однако диапазон биологических концентраций меди и цинка довольно узок, и избыточное их содержание оказывает сильное токсическое действие на растения. Между тем высокое содержание солей меди и цинка в природных экосистемах имеет не только антропогенное происхождение, но может быть обусловлено природными геохимическими процессами, поскольку вы-

сокое содержание обоих этих элементов характерно для некоторых почвообразующих пород.

Задача проводимого исследования состояла в получении трансгенных растений рапса (*Brassica napus* L.) со встроенным геном риса *OsMyb 4*, продукт которого является транскрипционным фактором, регулирующим многие гены ответа растений на стресс, что может обеспечить устойчивость к широкому спектру стрессоров, включая тяжелые металлы (Материалы по получению трансгенных растений рапса представлены в тезисах Н.В. Радионова с соавт. в данном сборнике). Настоящее сообщение посвящено оценке устойчивости к высоким концентрациям солей меди и цинка растений рапса сорта Вестар (канадской селекции), послужившего исходной формой для получения трансгенных растений.

Сернокислые соли меди и цинка не оказывали достоверного влияния на прорастание семян рапса в концентрации до 100 мкМ для  $\text{CuSO}_4$  или 250 мкМ для  $\text{ZnSO}_4$ . При более высоких концентрациях наблюдалось дозо-зависимое ингибирование прорастания, полное (100 %-ное) подавление прорастания вызывало 300 мкМ  $\text{CuSO}_4$  или 1000 мкМ  $\text{ZnSO}_4$ . Таким образом, показана большая разница в токсических концентрациях этих ТМ, свидетельствующая о значительно более высокой токсичности солей меди в сравнении с цинком, что является характерным для большинства изученных видов растений. В дальнейшем эксперименты проводили на растениях, росших в водной культуре на среде Хогланда-Снайдерс (с заменой Fe-ЭДТА на  $\text{Fe}(\text{NO}_3)_3$ ). В возрасте четырех-восьми недель в питательный раствор вносили  $\text{CuSO}_4$  в концентрации от 50 до 100 мкМ или  $\text{ZnSO}_4$  от 0.5 до 5 мМ, создавая соответствующую концентрацию ТМ сразу или постепенно увеличивая ее в среде.

Токсическое действие наиболее высоких из использованных концентраций ТМ (100 мкМ  $\text{CuSO}_4$ , 5 мМ  $\text{ZnSO}_4$ ) проявлялось в довольно быстром обезвоживании растений, происходившим уже в течение первых пяти-семи дней воздействия. Но и умеренные концентрации ТМ вызывали, наряду с подавлением роста, заметные нарушения водного статуса листьев растений рапса. Это проявлялось в снижении их оводненности, достигавшей 4 % при внесении 50 мкМ  $\text{CuSO}_4$  или 2.5 мМ  $\text{ZnSO}_4$ .

Ярко выраженной адаптационной реакцией растений рапса на действие ТМ, в том числе и на вызываемое ими обезвоживание, являлось аккумулятивное в листьях пролина, широко распространенного у растений совместимого осмолита и протекторного соединения. Содержание пролина в листьях растений, подвергнутых действию ТМ, достигало 20 мкмол/г свежей массы. При использовании ингибирующих рост, но нелетальных концентраций ТМ концентрация пролина в листьях растений при действии солей меди превышала его концентрацию в листьях контрольных растений в

12-20 раз, при действии цинка – в 10-18 раз.

Аккумуляция изучаемых ТМ в листьях растений рапса выявило принципиальную разницу между действием солей меди и цинка. Установлено, что ионы меди поступают в листья лишь в небольшом объеме в течение (нескольких) первых суток эксперимента. Их концентрация составляет 2.0-2.5-кратную по отношению к контрольным растениям, практически не увеличиваясь в течение двухнедельного выращивания на среде с добавкой 100 мкМ  $\text{CuSO}_4$ . Напротив, аккумуляция ионов цинка в листьях растений рапса происходит постепенно в течение всего эксперимента, достигая таких высоких величин, как, например, 5 мг/кг сухой массы листьев за 10 дней роста растений рапса на среде с 2.5 мМ  $\text{ZnSO}_4$ . Максимальная концентрация цинка в листьях, составившая 9.9 мг/кг сухой массы листьев, была получена в опыте с постепенным повышением концентрации  $\text{ZnSO}_4$  в среде до 5 мМ. Такая высокая аккумуляция цинка в надземных органах рапса приближает это растение к немногочисленной группе растений-гипераккумуляторов ТМ.

Полученные данные позволяют предполагать существенное различие в механизмах устойчивости растений рапса сорта Вестар к действию высоких концентраций солей меди и цинка, что может оказаться весьма важным при исследовании созданных на основании этого сорта трансгенных растений.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов РФФИ и Программы Президиума РАН «Клеточная и молекулярная биология».

**ТРАНСФОРМАЦИЯ РАПСА (*BRASSICA NAPUS*) И ТАБАКА  
(*NICOTIANA TABACUM*) ГЕНОМ ТРАНС-ФАКТОРА (*OSMYB4*)  
С ЦЕЛЬЮ ПОЛУЧЕНИЯ ТРАНСГЕННЫХ РАСТЕНИЙ,  
УСТОЙЧИВЫХ К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ ФАКТОРАМ**

***Brassica napus* and *Nicotiana tabacum* transformation with transcriptional  
factor gene (*OsMyb4*) in order to produce transgenic plants resistant  
to adverse environmental conditions**

Н.В. Радионов, И.В. Вагун, Н.К. Паскарел, У.Л. Кислова, Г.Н. Ралдугина,  
М. Маттана, К. Ваннини, Вл.В. Кузнецов  
Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, г. Москва  
E-mail: [radionov\\_nikita@mail.ru](mailto:radionov_nikita@mail.ru)

В связи с тем, что устойчивость растений к неблагоприятным факторам среды является сложным признаком и определяется многими генами, в последние годы начали создавать трансгенные растения, которые несут гены, отвечающие не за один этап одного

типа устойчивости, а гены, кодирующие регуляторные белки, которые способны регулировать (активировать или подавлять) большие группы генов, отвечающих за формирование устойчивости растений к различным неблагоприятным факторам. Для этого при получении трансгенных растений обычно используют гены транскрипционных факторов. Одним из них является OsMyb4 ген риса, который кодирует транскрипционный фактор, содержащий консервативную ДНК-связывающую область. Он принадлежит к большому семейству MYB (myeloblastosis) генов, которые участвуют во многих процессах, протекающих в клетке: влияют на форму клетки, ее дифференциацию, деление и другие процессы. Известно, что экспрессия гена OsMyb4 активируется под воздействием низких температур (4 °C) и при дефиците воды. Продукт этого гена, в свою очередь, активирует экспрессию генов фенилаланинлиазы, десатуразы, а также ряда генов, активируемых низкими температурами (cold-regulated genes). Суперэкспрессия OsMyb4 гена усиливала устойчивость трансгенных растений арабидопсиса к низким положительным температурам, холоду и засухе.

Используя метод агробактериальной трансформации, нами были получены трансгенные растения рапса (*Brassica napus* L.) сорта Westar и табака (*Nicotiana tabacum* L.) сорта Samsun со встроенным OsMyb4 геном риса (*Oriza sativa* L.). Трансформацию растений проводили по методу, разработанному ранее (Малышенко, 2003), используя для рапса семядольные экспланты пятидневных проростков, а для табака – сегменты листьев. Для трансформации были взяты две конструкции, каждая из которых содержала ген *OsMyb4* из генома риса, находящийся или под конститутивным 35S промотором из вируса МЦК или под стресс-индуцибельным промотором гена COR из генома арабидопсиса. Оба вектора, содержащие также селективный *nptII* ген, введены в *Agrobacterium tumefaciens* (штамм AGL0). Для обоих видов растений получены трансформанты, трансгенность которых была доказана методом ПЦР с праймерами к *OsMyb4* и *nptII* генам.

Общим недостатком растений со сверхэкспрессией транс-факторов данного типа является замедление роста растений, поскольку эти транс-факторы обычно влияют на экспрессию многочисленных генов. Однако эти негативные эффекты могут быть частично предотвращены применением стресс-индуцибельного промотора COR, который контролирует экспрессию транс-фактора.

В дальнейшем планируется провести физиологические эксперименты по изучению устойчивости полученных трансгенных растений рапса к абиотическим факторам среды (низкие температуры, засоление, дефицит влаги).

**УФ-В РАДИАЦИЯ ИЗМЕНЯЕТ СОДЕРЖАНИЕ ПОЛИАМИНОВ  
В РАСТЕНИЯХ *ARABIDOPSIS THALIANA*****UV-B changes polyamine content in *Arabidopsis thaliana* plants**

**В.Ю. Ракитин, О.Н. Прудникова, Т.Я. Ракитина, П.В. Власов**  
Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева РАН, г. Москва  
E-mail: [rakit@ippras.ru](mailto:rakit@ippras.ru)

Полиамины в растении в условиях адаптационного процесса проявляют защитные свойства благодаря способности стабилизировать биополимеры и также служить ловушками активных форм кислорода. При солевом и осмотическом стрессе, действии засухи и экстремальных температур изменяется состав и содержание этих поликатионов.

Данная работа посвящена изучению изменения уровня полиаминов в растениях *Arabidopsis thaliana* при УФ-В стрессе.

Опыты проводили на 14-дневных растениях *Arabidopsis thaliana* дикого типа расы Columbia, выращенных в стерильных условиях на агаризованной среде Велиминского-Гихнера при температуре воздуха днем/ночью 23/18 °С, 16-часовом фотопериоде и освещенности 15000 лк. Растения облучали УФ-В радиацией однократно в интенсивно вентилируемой камере с люстрой из 10 эритемных ламп ЛЭ-30 (Россия). Интенсивность облучения УФ-В (280-320 нм) составляла  $5 \pm 0.5$  Вт/м<sup>2</sup>. Дозы радиации регулировали продолжительностью облучения: низкая (10 мин. облучения) соответствовала 3, умеренные (20 и 30 мин.) – 6 и 9 кДж/м<sup>2</sup> соответственно, высокая (60 мин.) – 18 кДж/м<sup>2</sup>, летальная (90 мин.) – 27 кДж/м<sup>2</sup>. Содержание полиаминов в розетках растений определяли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии через несколько часов или через несколько суток после облучения.

В розетках необлученных растений концентрация путресцина составляла 13, спермидина – 142, спермина – 51 нмоль/г сырой массы.

Первые изменения в содержании путресцина наблюдали через 5 час после облучения. Все дозы УФ-В, кроме летальной, вызывали подъем содержания путресцина с максимумом через сутки после облучения. Содержание путресцина под воздействием умеренных доз УФ-В (20-30 мин.) увеличивалось в семь раз, высокой дозы (60 мин.) – лишь в два раза, а после летальной дозы (90 мин.) становилось меньше, чем в необлученных растениях. Таким образом, наибольший эффект на накопление путресцина оказывали умеренные дозы УФ-В. Этот эффект был продолжительным и даже на

четвертые и седьмые сутки уровень путресцина был выше, чем у необлученных растений в 2.5 и 2.0 раза соответственно.

Содержание спермидина под воздействием слабой (10 мин.) и умеренных (20 и 30 мин.) доз УФ-В снижалось незначительно, после высокой дозы – в 2.5 раза, а летальной – в четыре раза. Умеренные дозы УФ-В радиации уменьшали содержание спермина примерно в два раза, а высокая и летальная в четыре, пять и шесть раз соответственно.

Следует отметить, что успешное преодоление УФ-В стресса после низких и умеренных доз проходило на фоне подъема содержания путресцина – предшественника спермидина и спермина. Резкое возрастание накопления путресцина, по-видимому, позволяет сдерживать снижение содержания спермидина и спермина, которые интенсивно расходуются при стрессах, участвуя в стабилизации биологически важных макромолекул, например, ДНК. Значительное падение содержания спермидина и спермина после высокой и летальной доз УФ-В совпадало с ослаблением накопления путресцина. При этом наблюдались значительные повреждения или гибель растений.

## БИОТЕСТЫ ДЛЯ ОЦЕНКИ ДЕЙСТВИЯ ЗАСОЛЕНИЯ СРЕДЫ НА РАСТЕНИЯ

### The biotests for evaluation of salt action on plants

П.Б. Рамазанова

Дагестанский государственный университет, г. Махачкала  
E-mail: [ramazanova\\_p@mail.ru](mailto:ramazanova_p@mail.ru)

В связи с усилением загрязнений среды антропогенными воздействиями возникает необходимость подбора экспресс-моделей (биотестов) для лабораторного анализа действия стрессов. Для конкретизации этого вопроса изучено влияние растворов солей на огурцы с. Феникс – объекта, чувствительного к засолению. При этом сравнивали реакцию проростков, гипокотильных черенков с семядолями и без них, эпикотильных черенков с листьями, изолированных листьев и семядолей на растворы  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  ( $10^{-2}$  и  $10^{-3}$  М),  $\text{CuSO}_4$  и  $\text{ZnSO}_4$  ( $10^{-4}$  и  $10^{-5}$  М). При этом оценивали реакцию семян на замачивание в растворах солей в сочетании с предобработкой их в растворах гиббереллина (ГК), 6-бензиламинопурина (6-БАП) и индолмасляной кислоты (ИМК) – 25 мг/л в течение 24 час. Семена культивировали в чашках Петри на фильтровальной бумаге. Контроль – вода. Другие модели (проростки, черенки, изолированные листья и семядоли) сравнивали по комплексу показателей, значимых для жизнеспособности.

Предобработка семян регуляторами роста стимулировала всхо-

жесть семян и ростовые процессы проростков. Различия в размерах гипокотыля, корня и накоплении биомассы у контрольных и опытных растений отмечены уже на третьи сутки после прорастания семян. Максимальное накопление биомассы отмечено в вариантах предобработки ИМК и ГБ. Эти величины превышали 868 и 609 % от исходного веса семян. Наибольшая высота гипокотыля и длина корня выражена в варианте с ГБ и составила 46 и 81 мм, тогда как в контроле – 39 и 55 мм соответственно. В вариантах с ИМК отмечено утолщение корней.

Культивирование же в растворах солей с предобработкой регуляторами роста и без нее вызывало снижение параметров роста, особенно при высоких концентрациях. Так, в растворе  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  ( $10^{-2}$  и  $10^{-3}$  М) длина гипокотыля и корня составила 49 и 113, 47 и 129 % по отношению к контролю. Та же тенденция сохраняется и при обработке семян ГБ соответственно 41 и 76, 37 и 61, ИМК – 58 и 110, 32 и 62 %. При низких концентрациях солей отмечался стимулирующий эффект, тогда как повышение концентрации в большей степени снижало прирост корней, чем надземной части проростка. Токсичность растворов солей, особенно высоких концентраций, проявляется даже в случае сочетания с регуляторами роста.

Различия в специфике действия фитогормонов сохраняются и в условиях засоления. Так, в варианте с  $\text{CuSO}_4$  ( $10^{-5}$  М) с предобработкой ГБ длина гипокотыля составила 93 мм, без предобработки – 43 мм, в контроле – 39. Корневая система лучше развивалась после обработки ГБ и 6-БАП в растворах  $\text{ZnSO}_4$ . Наиболее токсичным оказался раствор  $\text{CuSO}_4$ . Снижение прироста корней в растворах солей высоких концентраций к контролю свидетельствует о высокой чувствительности процесса ризогенеза к засолению. Предобработка регуляторами роста повышает жизнеспособность проростков, что выражается в увеличении биомассы, удлинении гипокотыля, количества и длины корней.

Изолированные семядоли (ИС) и листья (ИЛ), гипокотильные (ГЧ) и эпикотильные (ЭЧ) черенки в условиях засоления отличаются по накоплению биомассы, выживаемости и ризогенезу, что определяется уровнем их организации. Большей толерантностью отличились ИЛ и ИС, тогда как ГЧ и ЭГ оказались наиболее чувствительными, особенно в растворах  $\text{CuSO}_4$  и  $\text{ZnSO}_4$  высоких концентраций. Культивирование ИЛ и ИС в растворах низких концентраций солей при сочетании с предобработкой ИМК и ГК несколько повышало их жизнеспособность по сравнению с контролем, что выражалось в накоплении биомассы и развитии корневой системы. Благоприятными для культивирования всех структур оказались растворы низких концентраций  $\text{ZnSO}_4$  и вода (контроль). У сравниваемых моделей наиболее чувствительным оказался процесс ризогенеза, который ингибировался особенно в растворах  $\text{CuSO}_4$ .

Предобработка ИМК ИЛ и ИС, ГЧ и ЭГ хотя несколько и стимулировала корнеобразование, но не устраняла последствия высоких концентраций растворов солей.

Сравниваемые модели отличаются по чувствительности к специфике и уровню засоления среды. В этом отношении особенно выделяются изолированные структуры, что делает возможным их использование как биотестов при оценке действия разных солей на растения, что в дальнейшем заслуживает проверки применительно к другим объектам.

#### ВЛИЯНИЕ САЛИЦИЛОВОЙ КИСЛОТЫ НА МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОХИМИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ *TRITICUM AESTIVUM* В УСЛОВИЯХ ИЗБЫТОЧНОГО СОДЕРЖАНИЯ МЕДИ

The influence of salicylic acid on morphological, physiological  
and biochemical parameters of *Triticum aestivum*  
under conditions of copper high concentration

С.Р. Рахматуллина, В.В. Федяев, З.Ф. Рахманкулова  
Башкирский государственный университет, г. Уфа  
E-mail: zulfirar@mail.ru

Исследовали влияние предпосевной обработки салициловой кислотой (СК) 0.1 мМ на рост, фотосинтез, альтернативные пути дыхания, антиоксидантный статус побегов и корней 14-20-дневных растений *Tr. aestivum* сорта Казахстанская 10 в условиях избыточного содержания меди (Cu). В контрольном варианте растения выращивали на растворе Хогланда-Арнона. Для создания опытного варианта использовали повышенное 1.5-кратное превышение относительно допустимой концентрации (ОДК) Cu (70 мМ) (Перечень ПДК и ОДК..., 1991). Растворы солей вносили на седьмые сутки от прорастания семян.

Исследование ростовых параметров растений на среде с превышением содержания Cu показало снижение роста побегов и корней на 16.5 и 17.3% соответственно.

Известно, что избыток меди вызывает ингибирование ферментов фотосинтеза и дыхания (Assche et al., 1990). Однако не выяснено на какие звенья дыхательного метаболизма медь действует в первую очередь (Демидчик и др., 2001). В проведенных экспериментах наблюдалось снижение интенсивности, как фотосинтеза, так и дыхания. При этом доля суммарного темнового дыхания от фотосинтеза (R/Pg) возрастала на 17.3 %, т.е. фотосинтез подвергался более существенному ингибированию. С помощью ингиби-

торного анализа было установлено, что Cu активирует остаточное, немитохондриальное дыхание в побегах (в 1.7 раза) и альтернативное цианидрезистентное дыхание в корнях (в три раза). Возможно, это связано с функционированием альтернативной оксидазы (АО) в качестве механизма «сверхпотока энергии» (Lambers, 1985), который одновременно препятствует избыточному образованию АФК (Шугаев, 1999; Malecka et al., 2001).

Содержание малонового диальдегида (МДА) отражает скорость разрушения мембранных липидов в результате их перекисного окисления активными формами кислорода. При избытке меди в среде содержание МДА возрастало во всем растении, причем более значительно (в 1.7 раза) в побегах, и менее существенно в корнях (в 1.19 раза). Хотя известно, что именно корни являются местом основной аккумуляции меди при избыточном его содержании в среде выращивания (Деви и др., 2005). Вероятно, активизация при стрессе эндогенных протекторных механизмов, в том числе функционирования АО, обеспечивает защиту корневой системы.

Использование экзогенной СК в условиях избыточного содержания меди не приводило к существенным изменениям ростовой функции.

Защитный эффект СК проявлялся в улучшении энергетического баланса – возрастании интенсивности фотосинтеза и снижении доли дыхательных затрат от фотосинтеза (в 1.5 раза). Интенсивность суммарного темного дыхания не изменялась. При этом показано, увеличение доли альтернативного пути дыхания в побегах (в 3.7 раза), а в корнях возрастание остаточного (в 1.9 раза) и незначительное снижение альтернативного дыхания. Содержание МДА в побегах возрастало в 1.06 раза, в корнях в 1.6. Таким образом, протекторная роль СК при избыточном содержании меди более выражена в побегах растений, чем в корнях.

#### АДАПТАЦИЯ КЛОНА МХА К РТУТИ

##### Adaptation to mercury in the moss clone

Р.Т. Рипецкий, Я.Д. Хоркавцив, О.В. Лобачевская, Н.А. Кит  
Институт экологии Карпат НАН Украины, г. Львов  
E-mail: *morphogenesis@mail.lviv.ua*

Any organism can adapt itself to variable environment conditions within the limits of the reaction norm of the given genotype (phenotypic, physiologic adaptation) or by selection of the tolerant genotypes ensuring survival of the organism under extremal conditions (genotype adaptation). More and more biologists are of the opinion today that

genotypic adaptation occurs not only due to random mutations but also due to inheritable epigenetic changes usually directed to the stressor action and arising considerably more often than mutations. Epigenetic changes do not alter the primary DNA base sequence being related mainly with DNA methylation and modification of histones. Till now an increasing number of publications are devoted to elucidation of the molecular mechanisms of epigenetic changes while the experimental study of their role in genetic adaptation is in its infancy.

Mosses are suitable model to investigate epigenetic inheritance because it is easy to obtain clones in these plants by regeneration of individual differently differentiated cells of gametophyte and sporophyte. The attempt has been made to clear up how the clone from individual gametophyte cell of the moss *Pottia intermedia* adapt itself to mercury, the metal most toxic for mosses. To differentiate between physiologic adaptation and genetic one, which inevitably should be accompanied with partial death of individuals, the small measuring about 0.05 mm<sup>2</sup> explants of young leaves were regenerated on the Knop II agar medium with increasing amount of mercury. Recent data show that intraclonal genetic variation including that in moss clones may be sufficiently high. Nevertheless, however high the random intraclonal genetic variation in the *Pottia* clone might be it practically could not ensure the survival rate noticed in our experiments. Thus, in presence of 0.5, 1.0 and 1.7 μM HgCl<sub>2</sub> in the agar medium the survival percentage of *Pottia* explants was 38.5±1.5 %, 5.1±1.4 % and 1.1±0.6 %, respectively. The survival rate was elevated with an increase of the explants size. In case where the isolated shoots were taken as explants about 1 % of them regenerated at 2.5 μM HgCl<sub>2</sub> completely inhibiting regeneration of the small leaf explants. The high survival rate of the moss explants on mercury contained medium, as compared with mutation rate, should be regarded as a consequence of the metal induced epigenetic changes. The permanent character of the latter was shown by recloning plants survived on mercury contained medium again on the medium with the metal and on the metal free medium. Survival percentage of mosses recloned from 0.5 μM HgCl<sub>2</sub> medium on the medium with 1.0 and 1.7 μM HgCl<sub>2</sub> rose from 38.5 % to 52.0 % and from 1.1 % to 6.8 % respectively.

The area of unilaminar leaves of mosses recloned from 0.5 mM and 1.7 mM HgCl<sub>2</sub> on metal free medium proved to be respectively 2.4 and 3.2 times larger than in control, while the cell area of the leaves remained constant. Thus, the acceleration of growth was mainly the result of the increase of cell division number. The intensity of luminescence of nuclear DNA-acridine orange in plants adapted to mercury (67.3±4.0 ab.un.) exhibited tendency to the increase in comparison to control plants (59.1±3.6 ab.un.). On the other hand,

the decrease of DNA-AO luminescence intensity of nuclei after treatment with DNase I, to which active genes are considered to be more accessible than inactive ones, was more clearly expressed in control plants (from  $59.1 \pm 3.6$  ab.un. to  $40.0 \pm 3.0$  ab.un.) than in those survived on mercury (from  $67.3 \pm 4.0$  ab.un. to  $56.2 \pm 2.2$  ab.un.). The results suggest that genetic adaptation of the moss clone to mercury was caused by amplification of certain DNA-sites related to mitotic activity.

#### УКРЫТИЕ СУБСТРАТА КАК СПОСОБ ПОВЫШЕНИЯ ЭФФЕКТИВНОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ ЯГОДНЫХ И ДЕКОРАТИВНЫХ КУЛЬТУР

##### Substratum covering increases efficiency reproduction of berry and decorative cultures

Ю.А. Рогозянская, Е.А. Ляшенко, С.А. Плыгун, А.Г. Гурин  
Орловский государственный аграрный университет, г. Орел  
E-mail: [borpli@orel.ru](mailto:borpli@orel.ru)

При выращивании посадочного материала используют разнообразные приемы стимуляции ризогенеза, среди которых не последнее место занимают агротехнические приемы регуляции факторов внешней среды. Для укоренения черенков факторы внешней среды должны одновременно обеспечить условия ассимиляционной деятельности листьев, максимальное сокращение транспирации и должный уровень окислительно-восстановительных процессов в основании черенка. Не стоит забывать и о том, что физиологические и биохимические процессы при регенерации черенков значительно отличаются от таковых в целостном растении. Так, образование придаточных корней у зеленых черенков успешно протекает при повышенной оводненности растительных тканей и высокой относительной влажности внешней среды. Причем насыщение тканей черенка водой происходит в основном через листья, поскольку даже после отделения черенка от маточного растения они сохраняют способность к транспирации.

Поглощение же воды через основание среза происходит в гораздо меньшем количестве и не имеет существенного значения для укоренения черенков. При этом реакция отдельных видов на условия увлажнения сильно варьируется. Так, черенки черной смородины способны укореняться даже в воде, в то же время как черенки крыжовника, облепихи отрицательно реагируют на переувлажнение субстрата. Исходя из этого, необходим очень строгий контроль водно-воздушных режимов тех сред, где протекают процессы

придаточного корнеобразования у зеленых черенков.

Известно, что зеленые черенки большинства сортов и пород в условиях искусственного тумана обычно укореняются хорошо, однако довольно часто укореняемость и выход черенков бывают невысокими. Причин возникновения подобной ситуации может быть несколько. Так, многие из черенков могут погибать из-за того, что их корневая система загнивает из-за неблагоприятного водно-воздушного режима корнеобитаемого слоя и сильного переувлажнения субстрата. В этой связи не теряют своей значимости агротехнические приёмы, позволяющие регулировать влажность поверхностного слоя субстрата, в котором сосредоточена основная масса корней. Перспективный способ регулирования влажности – поверхностное укрытие культивационных гряд перфорированной полиэтиленовой плёнкой или другими полимерными материалами. Укрытие не препятствует поливу, но ограничивает транспирацию, обеспечивая поддержание влажности поверхностного слоя субстрата на оптимальном уровне.

В 2003-2006 гг. мы изучали действие поверхностного укрытия субстрата, в котором протекает процесс ризогенеза, перфорированными полимерными материалами на укореняемость зелёных черенков различных ягодных культур в условиях туманообразующей установки. Объектами исследований служили зеленые черенки облепихи сорта Перчик; черной смородины сорта Экзотика; крыжовника сорта Колобок; жимолости сорта Избранница. В контрольном варианте поверх субстрата насыпался слой речного песка 1.5-2 см. В остальных вариантах субстрат накрывался следующими перфорированными материалами: рогожка, спонбонд, полиэтиленовая пленка. В перфорированные отверстия высаживались зеленые черенки по схеме 5×10 см по 100-150 шт. в трехкратной повторности.

Результаты исследования показали, что укрытие субстрата испытываемыми материалами оказало положительное влияние на укореняемость зеленых черенков. Так, укореняемость зеленых черенков черной смородины в контрольном варианте составила 79.6, тогда как в вариантах с укрытием субстрата – 86.6-91.2 %. На крыжовнике укореняемость в контрольном варианте составила 69.9, а вариантах с укрытием субстрата – 73.7-83.0 %. Наибольший эффект от применения укрывных материалов наблюдался на облепихе. В контрольном варианте укоренилось черенков 58.6 % от числа высаженных, а в вариантах с укрытием – 87.7-89.4. Наименьший эффект от укрытия субстрата наблюдался на жимолости – укореняемость была выше только в вариантах с применением спонбонда и рогожки лишь на 0.1 и 1.4 % соответственно. Это объясняется тем, что у этой культуры короче период корнеобразо-

вания, в то время как у облепихи, черной смородины и крыжовника он более продолжителен.

Таким образом, применение укрывных материалов при производстве посадочного материала ягодных культур способствует предупреждению переувлажнения субстрата в период активного ризогенеза и загнивания зеленых черенков, благодаря созданию благоприятного водно-воздушного режима в верхнем слое субстрата. Как следствие, при применении укрывных материалов существенно повышается укореняемость зеленых черенков, при этом наибольший эффект проявляется на культурах, требующих более длительного периода корнеобразования.

#### **ЛИПИДНЫЙ СОСТАВ РАСТЕНИЙ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ИХ АДАПТИВНЫХ ВОЗМОЖНОСТЕЙ К РАЗЛИЧНЫМ ЭКОЛОГИЧЕСКИМ УСЛОВИЯМ**

##### **Lipid composition of plants as the parameter of their adaptive opportunities to various ecological conditions**

**О.А. Розенцвет**

Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти

E-mail: [rozen@infopac.ru](mailto:rozen@infopac.ru)

В последние годы окружающая среда претерпевает значительные изменения. На современном этапе техногенное влияние на живые организмы становится сравнимым по своим масштабам и значению с такими важнейшими факторами, как температура, свет, вода и другие. При этом следует учитывать, что загрязнение окружающей среды становится тем внешним фактором, к которому растение эволюционно не приспособлено. В связи с этим на всех направлениях научной и хозяйственной деятельности нарастает потребность оценить не только адаптивный потенциал растений, но и их ответные реакции на внешние воздействия.

Границы, внутри которых возможно приспособление к окружающим условиям, составляют основу глобального процесса взаимодействия организма и среды и являются «экологическим пределом» процессов жизнедеятельности.

Целью настоящей работы явилось выявление адаптивной роли различных групп липидов в процессе эволюции, онтогенеза и при кратковременных стрессовых воздействиях на различных представителей растительных организмов.

На примере более 150 видов растений из отделов Rhodophyta, Phaephyta, Chlorophyta, Charophyta, Psilotophyta, Lycopodiophyta, Equisetophyta, Polypodiophyta, Pinophyta, Magnoliophyta выявлены

основные группы липидов, наиболее устойчивые и наиболее вариабельные к изменениям условий обитания.

Учитывая тот факт, что адаптация начинается с самой значительной реакции организма на изменение условий существования, вариабельность состава липидов определяли в зависимости от типа водных экосистем (водохранилище, река, озеро, ручей, болото, пруд), степени антропогенной нагрузки (заповедные озера, урбанизированные озера, места сброса очищенных стоков Волжского автозавода), а также от стадии развития растений.

Проведены систематические исследования влияния ионов тяжелых металлов (ТМ) ( $\text{Cu}^{+2}$ ,  $\text{Pb}^{+2}$ ,  $\text{Cd}^{+2}$ ,  $\text{Zn}^{+2}$ ,  $\text{Al}^{+3}$ ) на водные (*Potamogeton perfoliatus*) и наземные растения (*Matteuccia struthiopteris*) в диапазоне концентраций 1-1000 мкмоль/л.

Выявлены особенности аккумуляции ионов ТМ в различных органах водных и наземных растений, а также взаимосвязь воздействия металлов на физиологическое (снижение биомассы, барьерных свойств мембран) и биохимическое (снижение содержания общих липидов, снижение количества глико- и фосфолипидов, изменение соотношения индивидуальных липидов) состояния растительного организма. На основании изучения действия исследованных металлов показано, что направленность и степень изменчивости фосфолипидов (варьирование уровня фосфатидилхолина, снижение – фосфатидилэтаноламина, увеличение – фосфатидиглицерола) и гликолипидов (варьирование уровня моногалактозилдиацилглицерола, дигалактозилдиацилглицерола, увеличение – сульфохиновозилдиацилглицерола) зависят от природы экзогенного металла, его концентрации и продолжительности воздействия. Установлено, что одним из ответов на оказываемое воздействие является увеличение насыщенности жирных кислот.

Результаты проведенных исследований свидетельствуют о том, что стратегия адаптации изученных растительных организмов по таким параметрам, как липиды является достаточно однотипной и рациональной, поскольку направлена на обеспечение устойчивости биологической системы к изменениям внешней среды, как в естественных условиях в процессе роста и развития, так и под влиянием антропогенных факторов.

Выявленная изменчивость липидных характеристик объясняет способность организма противостоять как естественным, достаточно длительным, так и кратковременным стрессовым воздействиям.

**РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ  
ПРИ ПОВЫШЕННОМ СОДЕРЖАНИИ СВИНЦА В ПОЧВЕ**

**Plant growth and development under the increased level of lead in soil**

**Е.С. Роньжина, Е.А. Юдинцева**

Калининградский государственный технический университет,  
г. Калининград  
E-mail: *ron-box@mail.ru*

Среди токсичных элементов биосферы на территории Калининградской области наиболее распространен свинец, относящийся к первому классу опасности по степени воздействия на живые организмы. Кроме того, он оказывает негативное воздействие непосредственно на формирование урожая.

Поэтому целью настоящей работы явилось изучение роста и развития в онтогенезе двух важнейших сельскохозяйственных культур – бобов и пшеницы – в условиях загрязнения почвы различными дозами свинца (от 0.5 до 3.0 ПДК по валовому содержанию).

Для характеристики роста и развития были изучены следующие показатели: накопление сырой и сухой биомассы растений в онтогенезе, доля различных органов в общей биомассе растения, динамика роста листьев и суммарной листовой поверхности, формирование стебля и корня, скорость прохождения онтогенеза (сроки наступления той или иной фазы).

В целом, повышение уровня свинца в почве оказывало негативное влияние на все изученные параметры. Однако низкие дозы свинца несколько стимулировали рост и развитие растений, и лишь начиная с уровня свинца, равного 1.5 ПДК, рост и развитие растений тормозились, а сырая и сухая биомасса отдельных органов и целого растения уменьшалась.

Таким образом, данные, полученные при изучении роста и развития растений, свидетельствовали об обоснованности установленных ПДК свинца в почве. Однако по мере увеличения концентрации свинца в почве пропорционально возрастало его накопление в надземной части растений, в том числе в продуктах урожая. Так, даже при 0.5 ПДК содержание этого элемента в растениях было весьма существенным, а уже при 1.0 ПДК, т.е. разрешенной концентрации свинца в почве, уровень этого элемента в растительных тканях был настолько высок, что превышал ПДК, установленные для бобовых и зерновых культур.

Таким образом, проведенные исследования свидетельствуют об экологической опасности загрязнения окружающей среды соединениями свинца и о необходимости снижения установленной ПДК свинца в почве.

**ИДЕНТИФИКАЦИЯ ИЗОФОРМ ВАКУОЛЯРНОГО  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  АНТИПОРТЕРА  
В ЯЧМЕНЕ И ИССЛЕДОВАНИЕ ИХ РЕГУЛЯЦИИ ПРИ СОЛЕВОМ СТРЕССЕ****Identification of isoforms of vacuolar  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  antiporter in barley  
and a study of isoform regulation under salt stress**

**Т.В. Рослякова, А.В. Васекина, П.В. Ершов, В.В. Таранов, В.Д. Вобликова,  
А.В. Бабаков**

Всероссийский научно-исследовательский институт  
сельскохозяйственной биотехнологии РАСХН, г. Москва  
E-mail: [avb@iab.ac.ru](mailto:avb@iab.ac.ru)

Устойчивость растений к почвенному засолению – комплексный показатель, включающий многие факторы. Наряду с регуляцией генной экспрессии и метаболизма, регуляция ионного транспорта на клеточных мембранах осуществляется в растениях для поддержания оптимального ионного состава цитозоля и внутриклеточных компартментов и водного потенциала при солевом стрессе. Поддержание высокого соотношения  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  в цитозоле клеток является одним из показателей устойчивого фенотипа растений. Оно обеспечивается работой протонных насосов, ионных каналов и транспортеров  $\text{Na}^+$  и  $\text{K}^+$ . Стратегия защиты цитозоля клеток в условиях высоких концентраций  $\text{NaCl}$  сводится к удалению  $\text{Na}^+$  из цитозоля в апопласт с помощью плазмалеммарных  $\text{Na}^+/\text{H}^+$ -антипортеров и компартментации  $\text{Na}^+$  в вакуоль посредством вакуолярных  $\text{Na}^+/\text{H}^+$ -антипортеров. Эффективность ионного обмена, осуществляемая этими белками, зависит от величины протонного градиента на мембранах, который создается на плазмалемме  $\text{H}^+$ -АТФазой Р-типа, а на вакуолярной мембране  $\text{H}^+$ -АТФазой V-типа и вакуолярной  $\text{H}^+$ -пирофосфатазой.

$\text{Na}^+/\text{H}^+$ -антипортеры относятся к классу мембранных белков и широко распространены не только в растениях, но и в бактериях, дрожжах и животных. В структурном отношении все  $\text{Na}^+/\text{H}^+$ -антипортеры состоят из двух доменов: N-терминального гидрофобного и наиболее консервативного домена, состоящего из 10-12 трансмембранных альфа-спиралей, и С-терминального цитоплазматического вариабельного домена, с которым обычно связывают регуляцию транспортной активности антипортера. В настоящее время в *Arabidopsis thaliana* и *Zea mays* идентифицировано шесть изоформ вакуолярного  $\text{Na}^+/\text{H}^+$ -антипортера. Разные изоформы  $\text{Na}^+/\text{H}^+$ -антипортера у животных проявляют органо- и тканеспецифичную экспрессию и особенности внутриклеточной локализации. Но чем обусловлено разнообразие изоформ  $\text{Na}^+/\text{H}^+$ -антипортера растений, пока только начинает изучаться. Так, недавно установлено, что

экспрессия генов разных изоформ вакуолярного  $\text{Na}^+/\text{H}^+$ -антипортера *Arabidopsis thaliana* (*AtNHX1-6*) дифференцированно индуцируется при разных видах стрессов, а соответствующие этим генам белки отличаются друг от друга по функциональной активности и ионной селективности.

Ранее в ячмене были идентифицированы две изоформы вакуолярного  $\text{Na}^+/\text{H}^+$ -антипортера HvNHX1 и HvNHX2. В данной работе, используя метод RACE PCR, нами идентифицированы в ячмене две новые изоформы HvNHX3 и HvNHX4. кДНК вакуолярного  $\text{Na}^+/\text{H}^+$ -антипортера ячменя *HvNHX3* (ГенБанк, номер DQ372061) состоит из 1794 пар нуклеотидов и кодирует белок, состоящий из 541-го аминокислотного остатка. Аминокислотная последовательность HvNHX3 гомологична на 70 % двум известным изоформам вакуолярного  $\text{Na}^+/\text{H}^+$ -антипортера ячменя HvNHX1 и HvNHX2 и на 95 %  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  антипортеру HbNHX1 ячменя дикого типа (*Hordeum brevisubulatum*). Согласно компьютерной программе (CBS; Denmark-ТМНММ), HvNHX3 имеет в своей аминокислотной последовательности девять гидрофобных трансмембранных сегментов и гидрофильный С-терминальный конец, ориентированный в цитоплазму. кДНК *HvNHX4* (ГенБанк, номер DQ314285) состоит из 2097 пар нуклеотидов и кодирует аминокислотную последовательность, состоящую из 504-х аминокислотных остатков. Аминокислотная последовательность HvNHX4 гомологична на 77 % второй изоформе  $\text{K}^+/\text{H}^+$ -антипортера томата (LeNHX2) и на 35-38 % HvNHX1-2.

Нами проведено измерение экспрессии генов всех четырех известных изоформ HvNHX1-4 в проростках ячменя, подвергнутых солевому стрессу. В работе использовали два сорта ячменя, отличающихся по солеустойчивости: Белогорский (чувствительный) и Эло (устойчивый). Измерение экспрессии генов проводили методом ПЦР в реальном времени. Параллельно с измерением экспрессии генов изоформ проведен Вестерн анализ белков изоформ с использованием антител, полученным нами к С-концевым фрагментам индивидуальных изоформ. Для Вестерн анализа использовали везикулы тонопласта, выделенные из корней и листьев семидневных проростков ячменя контрольных растений и растений, подвергнутых солевому стрессу. В результате проведенных исследований мы показали, что, во-первых, изоформы HvNHX1-4 неодинаково экспрессируются в проростках двух сортов ячменя в контрольных условиях, во-вторых, имеются различия между сортами в ответе экспрессии изоформ на солевой стресс и, в-третьих, наряду с транскрипционной регуляцией количества *HvNHX1* при солевом стрессе для остальных изоформ имеет место постраскрипционная регуляция их количества.

**ТЕСТИРОВАНИЕ *IN VITRO* ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ:  
УСТОЙЧИВОСТЬ И СКОРОСТЬ РАЗВИТИЯ****The testing *in vitro* of spring bread wheat: resistance and development speed****В.М. Россеев**Сибирский научно-исследовательский институт сельского хозяйства,  
г. ОмскE-mail: [rosseev@mail.ru](mailto:rosseev@mail.ru)

Результаты исследований дают основание утверждать, что то или иное проявление морфогенеза у клеточных систем при культивировании их *in vitro* на среде, воздействие которой направлено на ограничение органогенеза, может служить показателем надежности морфогенетических механизмов, обуславливающих общую (неспецифическую) устойчивость растений к неблагоприятным факторам среды. Однако использование ранее разработанной методики, в которой показателями устойчивости являются доля каллусных культур с высокой морфогенной способностью и доля культур с побегами, не всегда позволяет достаточно точно выявить величину различий между оцениваемыми формами, так как неизвестны коэффициенты перевода одного показателя в другой. Кроме того, при чтении реакции у некоторых форм трудно визуально выявить каллусные культуры с высокой морфогенной способностью, вследствие чего возможны ошибки при оценке.

Методика тестирования пшеницы, использованная в данной работе, отличается от ранее разработанной тем, что в ней показателем устойчивости форм к неблагоприятным абиотическим факторам среды, в частности засухе, является степень проявления побегообразования у эксплантов из зрелых зародышей при культивировании их в течение 80-90 суток при 16-часовом фотопериоде, температуре 24-25°C на среде, содержащей 2,4-Дихлорфеноксиуксусную кислоту (2,4-Д). При этом индекс устойчивости ( $i_p$ ) рассчитывается от числа культивируемых эксплантов оцениваемого образца, проявивших те или иные реакции *in vitro* и сохранивших жизнеспособность на момент оценки. Для определения значения жесткости среды (Р), необходимой для тестирования образцов, используется построенный по опытным данным график зависимости у сортов-стандартов степени проявления побегообразования от жесткости среды, например концентрации в среде 2,4-Д. При этом выявляется значение Р, при котором у сортов с повышенной устойчивостью степень проявления побегообразования больше 50, но не более 75 %.

При анализе полученных данных выявлено, что, если экспланты из зрелых зародышей сортов, отличающихся по темпам развития, тестируются на устойчивость к неблагоприятным факторам среды в условиях, при которых развитие клеточных систем ограничено, то, чтобы получить сопоставимые результаты, отражающие устойчивость форм в процессе развития, режимы тестирования для них по жесткости (Р) должны быть пропорциональны квадратам скоростей развития ( $v^2$ ), т.е.  $P = K \cdot v^2$ , где К – константа, определенная при данных условиях культивирования;  $v$  – средняя скорость развития данной формы, которая определяется как частное от деления числа этапов органогенеза от всходов до цветения на продолжительность этого периода в сутках.

Соотношение между значениями Р, очевидно, показывает как должна измениться надежность форм при изменении скорости развития. Согласно опытным данным,  $\frac{P}{v^2} = K$ , тогда  $P_1 = K \cdot v_{1,2}^2$ ,  $P_2 = K \cdot v_{2,2}^2$ ,  $P_3 = K \cdot v_{3,2}^2$ ,  $P_n = K \cdot v_{n,2}^2$ .

Из этих равенств получается следующее соотношение:  $P_1 : P_2 : P_3 : P_n = K \cdot v_{1,2}^2 : K \cdot v_{2,2}^2 : K \cdot v_{3,2}^2 : K \cdot v_{n,2}^2$ .

Физический смысл формулы  $K = \frac{P}{v^2}$  заключается, по-видимому, в следующем: чтобы с одинаковым результатом преодолеть одни и те же неблагоприятные абиотические условия среды, при изменении темпа развития надежность биологических систем должна измениться пропорционально квадрату скорости развития. Тогда, очевидно, в зависимости от темпа развития устойчивость форм изменится обратно пропорционально квадрату скорости развития.

Если в режиме, установленном для тестирования сортов со скоростью развития  $v_1$ , оценивается образец со скоростью развития  $v_2$  и значение индекса устойчивости при этом у него равно  $i_{r1}$ , то значение индекса устойчивости ( $i_r$ ) с учетом эффекта скорости развития можно вычислить, умножив полученное значение на коэффициент, равный частному от деления квадратов скоростей разви-

тия, где в знаменателе значение  $v_2^2$ , т.е.  $i_r = i_{r1} \cdot \frac{v_1^2}{v_2^2}$ .

Тестирование *in vitro* на устойчивость к неблагоприятным абиотическим факторам среды при учете связи надежности биологических систем со скоростью развития растений позволяет проводить сравнительную оценку форм и одинаковых, и разных по темпам развития.

**ФАКТОРНЫЙ АНАЛИЗ РЕАКЦИИ ГЕНОТИПОВ ТОМАТА  
НА БИОТИЧЕСКИЙ СТРЕСС****Factor analysis of tomato genotype reaction to biotic stress****Л.И. Ротару, Г.А. Лупашку, Н.И. Михня, М.И. Грати**Институт генетики и физиологии растений АН Республики Молдова,  
г. КишиневE-mail: [galina\\_lupascu@yahoo.com](mailto:galina_lupascu@yahoo.com)

В условиях Республики Молдова фузариозная корневая гниль является одним из наиболее вредоносных заболеваний растений томата. Болезнь отмечается на протяжении всего вегетационного периода, но особенно вредоносна на ранних этапах онтогенеза и проявляется в виде гниения семян, побуревших или некротичных пятен на корнях. Вид *Fusarium oxysporum* и особенно его разновидность *F. oxysporum* var. *orthoceras* выделяются с наибольшей частотой из больных корней.

Для удачного планирования и проведения селекционно-генетических работ значительный интерес представляет изучение особенностей взаимодействия *растение* × *патоген*. В связи с этим целью исследований было выявить вклады генотипа томата и изолята *F. oxysporum* var. *orthoceras*, а также их взаимодействий в проявление основных количественных признаков на раннем этапе онтогенеза.

Материалом для исследований служили пять генотипов томата: сорта Михаэла, Меришор, а также линии L 120, L 121, L 122. Для заражения семян томата были использованы шесть изолятов гриба *F. oxysporum* var. *orthoceras*, выделенных из больных корней растений. Семена замачивали в течение 18 час в 21-дневных культуральных фильтрах (КФ) изолятов, подготовленных на основе жидкой питательной среды Чапека.

Опыт был заложен по схеме двухфакторного дисперсионного анализа. В качестве количественных показателей выбрали всхожесть семян и длину корешка шестидневных растений, проросших при температуре 24 °С на замоченной в дистиллированной воде фильтровальной бумаге.

Результаты показали, что обработка семян КФ изолятов гриба *F. oxysporum* var. *orthoceras* почти во всех случаях вызвали снижение всхожести в пределах –3.3-37.6 %. Исключение составил генотип L 122, у которого в опытных вариантах произошла стимуляция всхожести на 8.1-24.6 % по сравнению с контролем.

Относительно длины корешка было установлено, что КФ всех изученных изолятов вызвали стимуляцию его роста, причем эф-

фект в значительной степени зависел от генотипа. Так, например, наименее значительные изменения выявлены у сорта Меришор, у которого превышение длины корешка по сравнению с контролем составило 1.4-10.1 %. Наиболее значительное влияние обнаружено у линии L 122, у которой стимуляция варьировала в зависимости от изолята в пределах 12.5-34.5 %.

Факторным анализом установлено, что доли вклада генотипа, изолята и взаимодействия *генотип* × *изолят* в варибельность признака «всхожесть семян» составила 33.04, 55.12 и 11.84 % соответственно, а признака «длина корешка» – 67.03, 25.71 и 7.27 % соответственно.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что на этапе всхожести семян томата наибольшее значение в проявлении признака имеет изолят патогена, вызвавший главным образом сильное гниение семян. Однако при этом довольно значительна доля вклада генотипа растения (33.04 %). На этапе формирования и роста корешка большее значение имеет генотипический фактор (67.03 %), проявляющийся в сильной его стимуляции. Изоляты гриба *F. oxysporum* var. *orthoceras*, по-видимому, явились действенными селективными агентами на этапе всхожести, а из выживших семян образовались растения с сильным синергетическим взаимодействием с КФ, что привело к значительной стимуляции роста корня.

Анализ гистограмм распределения растений на фенотипические классы по признаку длины корешка показал значительные различия их основных характеристик – модальность, высота, симметричность. Почти во всех случаях при взаимодействии *растение* × *патоген* образовались два максимума, что, согласно мнению некоторых авторов, является фенотипическим маркером стресса, означающим тенденцию к разрыву популяции на две субпопуляции с собственными характеристиками. В других случаях конфигурация гистограммы под влиянием патогена принимает плоский вид, что свидетельствует о повышении дисперсии растений по изучаемому признаку.

Следовательно, факторным анализом взаимодействия *томат* × *изолят F. oxysporum* var. *orthoceras* на ранних этапах онтогенеза выявлены органоспецифичность реакции растений на патоген в качестве биотического стресса и дифференцирующие вклады компонентов фитопатосистемы в реакции, что необходимо учитывать при разработке систем тестирования генотипов томата с целью отбора форм, устойчивых к фузариозной корневой гнили.

**ИНТЕНСИВНОСТЬ ТРАНСПИРАЦИИ И СОДЕРЖАНИЕ ЦИТОКИНИНОВ  
В ЛИСТЬЯХ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ  
ПРИ ВЫСОКОТЕМПЕРАТУРНОМ СТРЕССЕ**

**Transpiration rate and cytokinin content in the winter wheat leaves  
under high temperature stress**

**Ю.А. Садовниченко<sup>1</sup>, Л.А. Красильникова<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Национальный фармацевтический университет, г. Харьков

<sup>2</sup> Харьковский национальный университет им. В.Н. Каразина, г. Харьков  
E-mail: [sadovnychenko@mail.ru](mailto:sadovnychenko@mail.ru)

Транспирация высших растений, особенно злаков, контролируется сложным комплексом регуляторов роста, ведущую роль в котором играют гормоны-антагонисты цитокинины (ЦТК) и АБК. Недавние исследования С.В. Веселовой с сотр. показали, что повышение температуры воздуха на 4 °С приводило к возрастанию концентрации ЦТК в ксилемном экссудате семидневных растений пшеницы и соответствующему увеличению устьичной проводимости, тогда как снижение температуры питательного раствора вызывало окислительную дегградацию ЦТК, вследствие чего устьичная проводимость постепенно снижалась. Однако данные о взаимосвязи устьичной проводимости и содержании ЦТК в листьях пшеницы под воздействием стрессовых факторов большей напряженности в литературе ограничены. В связи с этим целью нашей работы было изучить интенсивность транспирации и динамику ЦТК в листьях восьмидневных растений озимой пшеницы под воздействием высокотемпературного стресса (38-40 °С).

Восьмидневные растения двух сортов озимой пшеницы – Харьковская 96 и Донецкая 46 – подвергали действию высокой температуры. Пробы брали через одну, две, пять, 10 и 15 мин. после начала стрессового воздействия. Интенсивность транспирации определяли весовым методом. Содержание зеатина и его рибозида исследовали методом ИФА.

Установлено, что интенсивность транспирации в течение опыта менялась дважды, сначала возрастая, а затем снижаясь. В то же время наблюдалось устойчивое повышение концентрации зеатина в листьях опытных растений, тогда как содержание рибозида зеатина снижалось. Исследуемые сорта различались как по количественным показателям, так и по скорости реакции на стресс-фактор. Таким образом, прямая корреляция между интенсивностью транспирации и содержанием ЦТК в тканях листа озимой пшеницы при высокой напряженности температурного фактора отсутствует. Обсуждается вопрос о возможной взаимосвязи метаболизма ЦТК с регуляцией устьичной проводимости.

**ЭФЕМЕРОИД ЭРЕМУРУС ГИССАРСКИЙ КАК МОДЕЛЬ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ  
МЕХАНИЗМОВ АДАПТАЦИИ РАСТЕНИЙ  
К ЭКОЛОГИЧЕСКИМ УСЛОВИЯМ ВЫСОКОГОРЬЯ**

**Eremurus hissaricus as a model for studying mechanisms  
of plants adaptation to high mountains ecological conditions**

Ё.Х. Сафаров, Б.Б. Джумаев, Х.А. Абдуллаев, Л.Г. Горенкова, Х.Х. Каримов  
Институт физиологии растений и генетики АН Республики Таджикистан,  
г. Душанбе  
E-mail: [lab.gen@mail.ru](mailto:lab.gen@mail.ru)

Таджикистан характеризуется уникальными природно-климатическими условиями, что открывает большие возможности для эколого-физиологического изучения растений и, в первую очередь, путей адаптации растений к экологическим факторам окружающей среды. В этом плане большой интерес представляет выявление физиолого-биохимических особенностей эфемероидов – многолетних травянистых растений, имеющих короткий вегетационный период и вступающих с наступлением лета в состояние покоя.

Изучение физиологии и биохимии эфемероидов дает возможность расширить наши представления о путях адаптации растений к разным экологическим условиям, понять, как у эфемероидов за короткий период активной вегетации происходит интенсивное развитие вегетативных и репродуктивных органов и накопление больших запасов органических веществ в подземных запасающих органах, а также использовать эфемероиды, характеризующиеся своеобразным ритмом развития, как модель для изучения взаимозависимости процессов роста и фотосинтеза, донорно-акцепторных отношений, метаболизма при пониженной температуре.

В качестве объекта исследований использовали травянистое многолетнее растение эфемероидного типа развития – эремурус гиссарский (*Eremurus hissaricus* Vved.), эдификатор крупнотравных полусаванн, широко распространенный в районе южных склонов Гиссарского хребта. Формирование органов эремуруса текущего года происходит за счет двух процессов: использования на их рост органических веществ, запасенных в корнеклубнях и корневище в предыдущем вегетационном сезоне, и фотосинтеза новой генерации листьев текущего года. В связи с этим возникают вопросы, на которые интересно было бы получить ответы: достаточно ли запаса органических веществ, накопленных в запасающих органах эремуруса в предыдущем году вегетации в результате оттока фотоассимилятов из листьев, для того, чтобы были сформированы полноценные органы растений текущего года – как репродуктивные, так

и подземные (корневая система, включая запасающие корнеклубни); каково соотношение между «вкладом» запасающих органов и листьев в формирование новых запасающих органов и цветоноса.

С этой целью нами был поставлен следующий опыт. На экспериментальном участке Института физиологии растений и генетики АН РТ (г. Душанбе) в апреле, когда только начиналось раскрытие почек возобновления, у опытных растений срезались у основания появляющиеся листья так, чтобы не затронуть формирующийся стебель. Затем, на протяжении всего опыта (до середины июня) начинающие отрастать листья постоянно срезались. В начале июня в фазе начала цветения и в конце июня, в фазе цветения - плодоношения определялось распределение сухой биомассы по органам эремуруса.

В контроле и опытных вариантах наблюдалось снижение сухой биомассы старых корнеклубней и корневища, причем в опыте это уменьшение было намного больше, чем в контроле. Биомасса молодых корнеклубней, корневища и стебля почти не изменилась в процессе роста, что указывает на недостаток органических веществ для их роста и развития. По сравнению с контролем биомасса молодых корнеклубней у опытных растений была примерно в шесть раз меньше в фазе начала цветения и в 12 – в фазе плодоношения. Биомасса молодого корневища в начале цветения была в три раза, а в фазе плодоношения в шесть раз выше у контрольных растений. Наибольшие различия по величине биомассы характерны для стебля. У опытных растений в начале фазы цветения биомасса стебля была в 12 раз меньше, чем в контроле, а в фазе плодоношения – в 21 раз. Высота стебля в контроле была 79.9 см, а в опыте – 30.2 см. В опытном варианте дальнейший рост стебля и развитие репродуктивных органов (цветков) прекратились, растения не вступили в фазу цветения. Если судить по величине биомассы новых подземных органов (корнеклубней и корневищ) в контроле и опыте, то можно считать, что соотношение «вклада» в их формирование фотосинтеза листьев текущего года вегетации и подземных запасающих органов, сформированных в предыдущем вегетационном сезоне, составляет примерно 12:1.

Все выше представленные данные еще раз указывают на определяющее значение фотосинтеза и продуктов его деятельности для быстрого формирования органов эфемероидов. Можно сделать вывод, что недостаток ассимилятов, образующихся в результате жизнедеятельности листьев, замедляет рост всех органов растения, что, в свою очередь, препятствует переходу к следующей стадии развития – репродуктивной, развитию генеративных органов растений и образованию семян.

**УСТОЙЧИВОСТЬ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В ТЕХНОГЕННОЙ СРЕДЕ****Woody plants resistance under technogenical air pollution pressure****С.А. Сергейчик**Центральный ботанический сад НАН Беларуси, г. Минск  
E-mail: *Sergrichik\_S@bseu.by*

Проблема охраны окружающей среды и рационального использования природных ресурсов является исключительно актуальной для Беларуси – густо населенной республики с высоко развитой индустрией и химической промышленностью.

В результате несоответствия технологии очистки современного производства его гигантским масштабам загрязненный атмосферный воздух стал серьезным экологическим фактором, который отрицательно влияет на растительный мир, здоровье людей, динамическое равновесие в биосфере. В общем балансе загрязнителей атмосферы в последние десятилетия регистрируется значительное содержание диоксида азота, аммиака, диоксида серы, сероводорода, углеводородов, монооксида углерода, хлористого водорода и др. вредных веществ. Успешное решение проблем ликвидации негативных последствий техногенеза возможно на основе совершенствования технологии производства и более рационального использования возможностей самой природы нейтрализовать вредные выбросы. Среди компонентов живого вещества биосферы наиболее существенным фактором поглощения и нейтрализации газообразных токсикантов является растительность. Разработка научных основ создания устойчивых древесно-кустарниковых насаждений газопоглотительного назначения требует глубокого изучения механизмов фитотоксического действия ингредиентов загрязнения атмосферного воздуха и устойчивости растений на разных уровнях организации – от клеточно-тканевого до ценотического. Эмпирический подход к подбору видового ассортимента приводит к неудачам в практике озеленения и недостаточно выраженному эффекту биологической очистки воздуха.

Для озеленения промышленно-городской среды наиболее перспективны виды аборигенных и интродуцированных растений, сочетающих высокую устойчивость к природным неблагоприятным факторам и аэротехногенным поллютантам с ярко выраженной способностью к поглощению и нейтрализации газообразных токсикантов в органах растений. Успех фитомелиоративных работ в зонах техногенеза во многом зависит от правильного подбора ассортимента устойчивых растений местной и мировой флоры. Для озеленения неозокотопов в условиях Беларуси в зонах загрязнения

воздуха газообразными соединениями серы, азота и формальдегидом нами рекомендован ассортимент растений, включающий 350 видов хвойных и лиственных деревьев, кустарников и древесных лиан.

Растительный организм представляет собой сложную саморегулирующую систему взаимосвязанных структурно-метаболических процессов, контролируемых генным аппаратом. Полученные данные свидетельствуют о возможности клеток к саморегулированию метаболизма, быстрой реализации приспособительных реакций в структурно-метаболической перестройке в условиях загрязненной среды, если воздействие неблагоприятных факторов не выходит за рамки генетически обусловленных защитных возможностей растений. Возможности адаптиогенеза растений на разных уровнях организации обеспечивают самообновление, саморегуляцию и воспроизведение организмов в зонах интенсивных техногенных воздействий. Установлено, что разные виды растений проявляют неодинаковую устойчивость к промышленным токсикантам и по-разному реагируют на загрязнение воздуха. В силу анатомо-морфологических и физиолого-биохимических особенностей одни виды могут переносить в 5-50 раз большую концентрацию вредных веществ по сравнению с другими видами.

Газоустойчивость растений базируется на структурно-функциональных особенностях, затрудняющих поглощение вредных соединений, активации процессов их детоксикации.

Анатомические исследования позволили установить зависимость газоустойчивости от некоторых особенностей строения листьев, снижающих интенсивность газообмена, а следовательно, скорость поглощения токсических соединений. Для устойчивых видов характерно усиление ксероморфных черт в строении листьев: увеличение индекса палисадности хлорофиллоносной паренхимы, усиление мощности защитных покровов листа. Благодаря экологической пластичности газоустойчивые виды характеризуются увеличением толщины листа, высоты столбчатой и губчатой ткани, уменьшением вентиляруемости полостей губчатой ткани, увеличением размера и объема клеток, а также количества, объема и поверхности хлоропластов в клетке и единице площади листа. Параллельно возрастает число молекул хлорофилла и фотосинтетических единиц в расчете на хлоропласт, хлоропласты клетки и единицу площади листа, что способствует повышению фотосинтетической активности растений.

Степень развития мембранных структур хлоропластов и отношение их к массе стромы влияет на активность фотохимических, фотофизических и биохимических реакций фотосинтеза. У устой-

чивых растений в зоне загрязнения наблюдается увеличение числа гран и тилакоидов в гранах, сопряженное с увеличением объема пластид.

Древесные растения поглощают из воздуха и нейтрализуют в тканях газообразные соединения серы и азота, способствуя очистке приземного слоя воздуха от поллютантов. Видовые различия в уровнях поглощения и аккумуляции  $\text{SO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{S}$ ,  $\text{CS}_2$ ,  $\text{NH}_3$ ,  $\text{NO}_2$  велики и их следует учитывать при разработке ассортиментов для создания защитных насаждений газопоглощающего назначения.

Приспособление к фактору загрязнения атмосферного воздуха достигается способностью растений к глубокой перестройке физиолого-биохимических процессов, связанных с изменениями на молекулярном, субклеточном, клеточно-тканевом уровнях. В зоне загрязнения у устойчивых растений возрастает активность ключевого фермента редукции нитратов – нитратредуктазы и терминальных оксидаз (пероксидазы, полифенолоксидазы), что имеет защитное значение. Неустойчивые виды характеризуются резким падением активности данных ферментов.

Загрязнение воздуха вызывает нарушение азотного метаболизма древесных растений. У средне- и неустойчивых видов возможности регуляции обменных процессов и детоксикации поллютантов ограничены, что ведет к необратимому нарушению метаболизма азота и сопряженных с ним других метаболических циклов. В тканях и клетках растений при этом уменьшается накопление общего азота и белков, но значительно возрастает количество свободных аминокислот, нитратов, амидов, аммиачного азота, соотношение небелковый азот: белковый азот. Глубина нарушения фосфорного обмена токсическими газами зависит от видовой специфики растений. Устойчивые виды характеризуются повышением содержания общего фосфора, фосфолипидов, нуклеиновых кислот, кислоторастворимых органических фосфорных соединений и ортофосфата, что имеет защитное значение. У среднеустойчивых и неустойчивых растений уменьшается уровень накопления кислотонерастворимых и кислоторастворимых фракций фосфорных соединений, нарушается оптимальное соотношение пулов фосфорных соединений, что приводит к разобщению процессов дыхания и фосфорилирования, формированию неустойчивой структуры цитоплазмы. Под влиянием токсических газов происходит деградация фотосинтетических пигментов, изменяется организация пигмент-белковых комплексов реакционных центров фотосистем I и II и светособирающего пула, нарушается биосинтез высокомолекулярных ненасыщенных жирных кислот, что приводит к снижению общей устойчивости видов в экстремальных условиях произрастания.

**СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ ТКАНЕЙ РАСТЕНИЙ-ИСКЛЮЧАТЕЛЕЙ  
И ГИПЕРАККУМУЛЯТОРОВ В ТРАНСПОРТЕ И НАКОПЛЕНИИ НИКЕЛЯ****Specialization of root and shoot tissues of excluders  
and hyperaccumulators in nickel transport and accumulation**

**И.В. Серегин, А.Д. Кожевникова, М.А. Давыдова, Е.И. Быстрова, В.Б. Иванов**  
Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, г. Москва  
E-mail: [ivanov@ippras.ru](mailto:ivanov@ippras.ru)

Одним из распространенных тяжелых металлов является никель (Ni), который привлекает в последнее время все большее внимание в связи с актуальностью проблемы гипераккумуляции. Модифицированный нами диметилглиоксимный метод, а также атомно-адсорбционная спектрофотометрия использованы для выяснения роли тканей растений в транспорте и накоплении Ni. У исключателей *Zea mays* и *Thlaspi perfoliatum* Ni накапливается главным образом в корнях, в то время как у всех изученных экотипов *Thlaspi caerulescens* (Felix, Prayon, Lellingen) – преимущественно в побегах. Клетки корневого чехлика изученных исключателей не отличаются по способности накапливать Ni, в то время как у гипераккумулятора *T. caerulescens* Ni накапливается главным образом в крупных клетках колумеллы, что свидетельствует о различиях клеток чехлика по способности накапливать Ni у разных типов растений. В меристеме корня у обеих групп растений отсутствуют физиологические барьеры для транспорта Ni. У всех изученных видов отмечено окрашивание клеток ризодермы, хотя у исключателей оно было более интенсивным. В водной культуре, когда новые корневые волоски у кукурузы практически не развиваются или развиваются очень слабо, Ni беспрепятственно поступал в ткани корня. Ni накапливается в протопластах клеток ризодермы в среднем участке корня проростков кукурузы, в то время как в базальном участке корня часто наблюдается накопление Ni в подлежащем слое – экзодерме, где содержание его было выше, чем в клетках ризодермы и коры. Исходя из того, что транспорт Ni по клеткам коры, вероятно, может осуществляться не только по протопластам, но и, в меньшей степени, по апопласту, можно предположить, что его загрузка в апопласт происходит на границе ризодермы и коры или в клетках экзодермы. В среднем участке корня его транспорт по апопласту ничем не ограничен вплоть до эндодермы. Накопление Ni в экзодерме базального участка корня кукурузы позволяет предположить, что эта ткань выступает в роли частичного барьера, ограничивающего транспорт ионов по апопласту. Содержание Ni в клетках коры у обеих групп растений невелико. Роль коры для Ni, по-видимому, сводится только к его радиально-

му транспорту. Ni уже на вторые сутки инкубации был выявлен во всех тканях корня проростков кукурузы, включая центральный цилиндр, что свидетельствует об отсутствии барьерной роли эндодермы в транспорте Ni у исключателей. Эндодерма исключателей является тканью-аккумулятором, в то время как у гипераккумуляторов как барьерная, так и аккумулирующая функции этой ткани отсутствуют. Перицикл кукурузы для ионов Ni играет роль «коллектора», одновременно являясь тканью-аккумулятором. Подобная роль перицикла не универсальна и не свойственна гипераккумуляторам, в результате чего у этих растений ветвление корня устойчиво к действию Ni. Распределение Ni в надземных органах растений определяется принадлежностью растений к аккумуляторам или исключателям. У исключателей незначительное содержание Ni наблюдалось в эпидерме, а также в проводящих тканях. Выявление металлов в покровной ткани может быть результатом их накопления в участках, где заканчиваются пути транспирационного тока. Отсутствие в корнях *T. caerulea* барьерных тканей, тканей-аккумуляторов и коллекторов определяет неограниченное поступление Ni в надземные органы, где он аккумулируется в водозапасающих основных клетках эпидермы, характеризующихся крупными размерами, но занимающие очень небольшой объем по отношению к объему листа. Их существование, по-видимому, является необходимой предпосылкой, определяющей способность к гипераккумуляции, которая проявляется, однако, только при отсутствии барьерной функции корневой системы. Полученные данные позволяют заключить, что роль тканей растений в транспорте и накоплении Ni различна у исключателей и гипераккумуляторов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Гранта РФФИ-НВО 05-04-89000.

#### ВЛИЯНИЕ СЕЛЕНА НА РОСТОВЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ НА РАННИХ ЭТАПАХ РАЗВИТИЯ

##### The selenium influence on growth factors and development of the spring wheat on early stages of the development

И.И. Серегина<sup>1</sup>, А.В. Сивашова<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Всероссийский научно-исследовательский институт агрохимии им. Д.Н. Прянишникова, г. Москва

<sup>2</sup> Российский государственный аграрный университет им. К.А. Тимирязева, г. Москва

E-mail: [seregina@timacad.ru](mailto:seregina@timacad.ru)

В современных условиях сельскохозяйственного производства особую роль играют комплексные приемы воздействия на рост и

развитие растений. К таким приемам относится регулирование питания растений макро- и микроэлементами. Среди микроэлементов изучению селена уделяется большое внимание отечественных и зарубежных исследователей. Для оценки роста растений на ранних этапах органогенеза под влиянием обработки семян селеном и выбора оптимальной концентрации для яровой пшеницы различных сортов была проведена серия краткосрочных экспериментов различной продолжительности.

В результате проведенных исследований получено, что действие предпосевной обработки зависит от концентрации селена. Наибольший положительный эффект от применения селена отмечен при использовании 0.02 %-ного раствора селената натрия. При этом наблюдалось достоверное увеличение всхожести, длины ростков и корней; сухой массы ростков и корней. Увеличение дозы селена в два и более раз приводило к резкому торможению ростовых показателей у всех сортов пшеницы.

Установлено, что влияние селена зависит от сортовой специфики растений яровой пшеницы на раннем этапе развития проростков. Положительный эффект от применения селена у сортов пшеницы Энита, Лада и Иволга. Наблюдалось увеличение длины ростков и корней, сухой массы ростков и корней, а также площади ассимиляционной поверхности листьев проростков.

#### **ГАЗООБМЕН РАСТЕНИЙ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УРОВНЯ АЗОТНОГО ПИТАНИЯ И ПРИМЕНЕНИЯ ЦИРКОНА**

**Spring wheat plants gas exchange depending  
on level of nitrogen nutrition and zircon using**

**И.И. Серегина, Е.В. Сучкова, Н.Т. Ниловская**  
Всероссийский научно-исследовательский институт агрохимии  
им. Д.Н. Прянишникова, г. Москва  
E-mail: [seregina@timacad.ru](mailto:seregina@timacad.ru)

В настоящее время сельское хозяйство широко использует биологически активные препараты – регуляторы роста. Стимулирование собственного иммунитета растений при использовании различных регуляторов роста позволяет индуцировать у растений комплексную неспецифическую устойчивость ко многим вредным организмам, а также к другим неблагоприятным факторам среды, таким как засуха, низко- и высокотемпературные стрессы. Использование таких препаратов направлено не только на увеличение уро-

жая, но и главным образом на повышение устойчивости растений к биотическим и абиотическим факторам. В последние годы выпущено большое количество новых, эффективных регуляторов роста, отличающихся малым расходом препарата. Среди них – циркон, экологически чистый препарат нового поколения, его действующим веществом является смесь оксикоричных кислот, выделенных из растения Эхинацея пурпурная – *Echinacea purpurea* (L). Они содержатся в растениях преимущественно в связанной форме – в виде эфиров с сахарами, гемицеллюлозами клеточных стенок. Оксикоричные кислоты влияют на содержание ауксинов в растениях, оказывая влияние на рост и развитие растений.

В многочисленных экспериментах установлено, что циркон увеличивает продуктивность лекарственных, овощных и плодово-ягодных культур. Однако влияние данного препарата на продуктивность и адаптационную способность зерновых культур остается малоизученной. В связи с этим, целью наших исследований являлась оценка интенсивности процессов фотосинтеза и газообмена различных сортов яровой пшеницы при обработке цирконом, в зависимости от уровня азотного питания.

В результате проведенных экспериментов было установлено, что обработка семян цирконом стимулировала интенсивность фотосинтеза и дыхания в условиях оптимального водообеспечения в течение всей вегетации. Растения в этих вариантах характеризовались и более высокими показателями нетто-ассимиляции  $CO_2$ . Однако под действием возрастающей почвенной засухи отмечено значительное снижение изучаемых показателей. В репарационный период циркон стимулировал адаптационную реакцию фотосинтеза и дыхания во всех вариантах опыта. Величина нетто-ассимиляции растений яровой пшеницы, значительно снижаясь в период засухи, увеличивалась после возобновления полива в вариантах с обработкой семян цирконом. Показано, что уровень азотного питания и сортовые особенности растений пшеницы определяли адаптивную способность как при оптимальном водообеспечении, так и в период засухи и после возобновления полива.

**МЕЖКЛЕТОЧНЫЙ ТРАНСПОРТ ВОДЫ В КОРНЯХ *ZEА MAYS*  
И *PENNISETUM AMERICANUM* В УСЛОВИЯХ ОСМОТИЧЕСКОГО СТРЕССА.  
СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ИМПУЛЬСНЫМИ МЕТОДАМИ ЯМР**

**Intercellular water transport in *Zea Mays* and *Pennisetum americanum* roots  
under conditions of osmotic stress. A comparative study  
by pulsed NMR methods**

**Т.А. Сибгатуллин<sup>1,2</sup>, F.J. Vergeldt<sup>2</sup>, B. Venne<sup>2</sup>, I. Voets<sup>2</sup>, А.В. Анисимов<sup>1</sup>,  
H. Van As<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Казанский институт биохимии и биофизики КазНЦ РАН, г. Казань  
E-mail: *Sibgatullin@mail.knc.ru*

<sup>2</sup> Laboratory of Biophysics and Wageningen NMR Centre, Wageningen  
University, Wageningen  
E-mail: *Henk.vanAs@wur.nl*

В последние годы в свете композитной модели транспорта воды в корнях растений, открытия водных каналов в мембранах клеток – аквапоринов, новых данных по строению плазмодесм возникают задачи по изучению функционирования водных транспортных путей (апопластный, симпластный и трансклеточный), определению их взаимосвязи и вклада каждого из них в суммарный водный транспорт, исследованию регуляции водного транспорта в ответ на внешние воздействия.

Встает вопрос о выборе метода исследования. Среди имеющегося многообразия методов ядерный магнитный резонанс (ЯМР) выделяется возможностью неинвазивно исследовать трансляционную подвижность воды в интактных растениях на уровне клетки. На данный момент ЯМР представляет собой целый комплекс методов, позволяющих с разных сторон подойти к решению биологических задач.

Сравнительный анализ структурно-динамических характеристик межклеточных водных транспортных путей проводился на сегментах корней кукурузы (*Zea mays* L.) и африканского проса (*Pennisetum americanum* L.). Выбор этих растений обусловлен тем, что они существенно отличаются по устойчивости к дефициту воды и засухе. По литературным данным сильный осмотический стресс приводит к гибели кукурузы, а африканское просо только затормаживается рост. В данной работе для создания осмотического стресса в корневой системе растения использовался ПЭГ-6000 в концентрации 198 г/л, что соответствует умеренному стрессу – 0.5 МПа.

Наблюдаемая многокомпонентность  $T_2$ -релаксации воды в исследованных корнях связана с различием клеток корня по размеру. Таким образом, медленно релаксирующая компонента соотне-

сена с клетками кортекса, что также подтверждено релаксационными исследованиями механически отделенного кортекса (рукавчиков). Исследование  $T_2$ -диффузионной корреляции позволяет проследить диффузионный перенос воды в отдельно взятой ткани корня (например, кортексе), не нарушая целостность корня. Используя оригинальную методику, из анализа зависимости коэффициента диффузии от времени диффузии определены значения диффузионной проницаемости межклеточных транспортных путей.

Обнаружено, что под воздействием осмотического стресса в кортикальной паренхиме корней кукурузы проницаемость не изменяется, тогда как у проса воздействие осмотического стресса в диапазоне исследованных температур (5-35 °C) приводит к уменьшению проницаемости. При этом у кукурузы отсутствует зависимость проницаемости от температуры, а у проса проницаемость растет с температурой.

Чтобы определить, какие пути ответственны за увеличение с температурой проницаемости в кортексе проса, был исследован вклад каждого пути в суммарную проницаемость.

Для определения проницаемости симпластного пути сигнал от апопластной воды в ходе ЯМР эксперимента подавлялся введением парамагнитного комплекса Gd-DTPA. После воздействия осмотического стресса у кортикальной паренхимы проса в диапазоне исследованных температур проницаемость симпластного пути совпадает в пределах погрешности с суммарной проницаемостью. У кукурузы проницаемость симпластного пути в два-три раза меньше суммарной. Следовательно, при увеличении температуры межклеточный транспорт воды в кортикальной паренхиме корней проса активизируется и осуществляется преимущественно по симпластному пути. У кукурузы апопластный, симпластный и трансклеточный пути вносят равнозначные вклады в суммарный диффузионный перенос воды, отсутствует существенная температурная зависимость как суммарной проницаемости, так и проницаемости отдельно взятых путей.

В результате проведенного исследования выявлено, что клетки кортекса корней кукурузы и проса существенно различаются по температурной регуляции диффузионной проницаемости симпластного пути и суммарной проницаемости межклеточных водных транспортных путей. Можно предположить, что данное различие является одним из факторов, позволяющих просу лучше приспосабливаться к засухе, жаркому климату и засоленным почвам, чем кукурузе.

**АМИНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ ФРАКЦИЙ ВОДОРАСТВОРИМЫХ БЕЛКОВ  
ЦИТОПЛАЗМЫ МЕРИСТЕМ ПОЧЕК *PICEA OBOVATA* В ЗИМНИЙ ПЕРИОД****Aminoacid composition of water-soluble cytoplasmic proteins fractions  
of *Picea obovata* buds's meristem in winter****С.Ю. Симкина, Е.В. Алаудинова, П.В. Миронов**Сибирский государственный технологический университет, г. Красноярск  
E-mail: [simkina\\_svetlana@mail.ru](mailto:simkina_svetlana@mail.ru); [nvn@sibstu.kts.ru](mailto:nvn@sibstu.kts.ru)

В Сибири одной из хвойных лесообразующих пород является ель обыкновенная (*Picea obovata*). В период с октября по март она находится под воздействием низких зимних температур. Состояние гипобиоза живых тканей зимующих древесных растений достигается в результате сложной биохимической адаптации, включающей блокировку процессов жизнедеятельности, формирование устойчивой структуры клеточных мембран, снижение в клетках содержания воды или перераспределение в сторону ее связанных форм, а также накопление веществ, обладающих криопротекторными свойствами. В настоящее время многие исследователи придают большое значение водорастворимым белкам, накапливающимся в клетках древесных растений при адаптации к низким температурам, полагая, что они способствуют формированию криорезистентности (Миронов и др., 2001; Шуляковская и др., 2000).

Изучение фракционного и аминокислотного составов водорастворимых белков цитоплазмы меристем почек позволит расширить представления о процессах формирования низкотемпературной устойчивости живых тканей хвойных.

Методом препаративной гель-фильтрации водорастворимые белки ели были разделены на три большие группы фракций: высокомолекулярную (65-300 кДа), средномолекулярную (3-65 кДа) и низкомолекулярную (с молекулярной массой ниже 3 кДа). Установлено, что в период низкотемпературной устойчивости (зимой) доля высокомолекулярной фракции наибольшая – около 50 % от суммы водорастворимых белков цитоплазмы. Доли средне- и низкомолекулярной фракций составляют 30 и 20 % соответственно. В низкомолекулярной области спектра нами обнаружена фракция веществ, представленная аминокислотами и углеводами.

В результате качественного анализа образцов гидролизата фракций водорастворимых белков меристем почек ели обнаружено 17 аминокислот: аспарагиновая кислота, треонин, серин, глутаминовая кислота, пролин, глицин, аланин, валин, метионин, изолейцин, лейцин, тирозин, фенилаланин, гистидин, лизин, аргинин и цистеин. При определении содержания каждой аминокислоты выяснились существенные различия между ними. Так, отмечается груп-

па аминокислот, содержащихся в наибольшем количестве – это аспарагиновая кислота, аланин, глицин, пролин, лейцин, серин и глутаминовая кислота. Причем максимальное содержание кислых аминокислот (аспарагиновой и глутаминовой) и глицина отмечается в высокомолекулярной и низкомолекулярной фракциях, а основных (аланина и лейцина) – во фракции белков со среднемoleкулярными массами от 3 до 65 кДа.

Известно, что высокое содержание пролина коррелирует с зимостойкостью, поэтому он заслуживает особого внимания. Считается, что местом накопления пролина в условиях криостресса является цитоплазма клетки. Нами установлено, что в составе водорастворимых белков меристем почек ели пролин в наибольшем количестве (около 62 %) входит в структуру белков с молекулярными массами менее 3 кДа, а в составе высоко- и среднемoleкулярной фракций водорастворимых белков цитоплазмы его содержание в три раза ниже. Такое содержание пролина в зимних образцах подтверждает его высокую криозащитную функцию.

Белки меристематических тканей почек ели, как и большинство растительных белков, бедны серосодержащими аминокислотами – метионином и цистеином. Последний во всех образцах был обнаружен лишь в следовом количестве.

Таким образом, установлено, что в зимний период водорастворимые белки меристем почек представлены на 50 % высокомолекулярной фракцией (65-350 кДа). Она на 77 % состоит из аспарагиновой кислоты, серина, глицина, пролина, лейцина и глутаминовой кислоты. Особенностью аминокислотного состава водорастворимых белков цитоплазмы ели является то, что высокомолекулярная фракция содержит в три раза меньше пролина, чем низкомолекулярная фракция.

**ОЦЕНКА РЕАКЦИИ ДВУХ РАЗЛИЧНЫХ СОРТОВ  
ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ И ИХ ГИБРИДНОГО ПОТОМСТВА (F<sub>1</sub>)  
НА ДЕЙСТВИЕ УФ-В РАДИАЦИИ ПОВЫШЕННОГО УРОВНЯ  
В УСЛОВИЯХ РЕГУЛИРУЕМОЙ АГРОЭКОСИСТЕМЫ (РАЭС)**

**Response of the bread wheat two spring varieties and their hybrids F<sub>1</sub>  
to the heightened UVB radiation in controlled agroecosystem**

**Н.Г. Синявина, Г.А. Макарова, Е.В. Канаш**  
Агрофизический научно-исследовательский институт, г. Санкт-Петербург  
*E-mail: sinad@inbox.ru*

В последние десятилетия в некоторых регионах Земного шара наблюдается значительное падение продуктивности многих культур под воздействием повышенных уровней УФ-В радиации. Изу-

чение физиологических и генетических механизмов устойчивости растений к действию различных стрессовых факторов, к числу которых относится и увеличение поступления УФ-В радиации в нижние слои атмосферы вследствие истощения озонового слоя нашей планеты – одно из важнейших направлений исследований в условиях регулируемой агроэкосистемы (РАЭС). Исследование механизмов устойчивости и их наследования при скрещивании различных сортов культурных растений послужит основой для целенаправленного создания новых линий и сортов, обладающих повышенной устойчивостью к действию неблагоприятных факторов среды. Искусственное моделирование стрессовых условий в РАЭС дает возможность создать дифференцирующий фон для скорейшего отбора устойчивых генотипов и использования их в селекционном процессе.

Цель нашего исследования – изучение и оценка устойчивости родительских сортов и гибридного потомства яровой мягкой пшеницы к действию УФ-В радиации повышенного уровня для разработки методов программированного создания линий пшеницы, устойчивых к УФ-В облучению.

Растения пшеницы сортов Опал и Саратовская 29, а также гибриды  $F_1$ , полученные от скрещивания данных сортов, выращивали в вегетационно-облучательных установках в условиях РАЭС. Уровень облучения, используемый нами и ранее определенный как дифференцирующий, составлял 6 кДж/м<sup>2</sup> в сутки на протяжении всей вегетации. Контролем служили необлученные растения. Исследовали динамику роста растений и интенсивность кущения, изменение толщины и площади листьев разных ярусов под влиянием повышенных доз УФ-В радиации, проводили сравнительную оценку элементов продуктивности и длительности фаз онтогенеза у растений пшеницы в опытном и контрольном вариантах.

По результатам биометрических измерений листьев разных ярусов по мере роста растений выявлена сходная картина реакции обоих исследуемых родительских сортов и их гибридов на облучение: значительное уменьшение по сравнению с контролем длины, ширины и толщины листьев третьего-пятого яруса, по-видимому, вследствие переносимого растениями в результате облучения стресса. В дальнейшем наблюдали увеличение толщины листьев шестого-восьмого (девятого) яруса у облучаемых растений по сравнению с контрольными, что может быть следствием приспособительной реакции, направленной на снижение поступления УФ-В радиации во внутренние ткани листа.

Согласно полученным нами результатам, сорт яровой мягкой

пшеницы Опал является устойчивым к действию УФ-В радиации повышенного уровня, а сорт Саратовская 29 – чувствительным. Так, зерновая продуктивность у облученных растений сорта Саратовская 29 составляла всего 10 % от контроля, в то время как у сорта Опал – 80. При этом столь значительное снижение урожая зерна у сорта Саратовская 29 связано с резким уменьшением количества зерен в колосьях – на 90 % по отношению к контролю. У пшеницы сорта Опал также наблюдали снижение числа зерен на растении на 40 % по сравнению с контролем, но уже в основном за счет уменьшения длины колоса и количества колосков. Вместе с тем, у облученных растений данного сорта масса 1000 зерен на 30 % превышала таковую в контроле. Таким образом выявлено, что при данном уровне облучения стерилизующий эффект от действия УФ-В радиации по-разному проявлялся у исследуемых сортов яровой мягкой пшеницы. Гибридные растения  $F_1$  реагировали на облучение относительно небольшим снижением урожая зерна по типу материнского сорта Опал, что свидетельствует о доминировании в данной комбинации скрещивания признака «устойчивость к УФ-В облучению».

Следует отметить, что облучение УФ-В радиацией в дозе 6 кДж/м<sup>2</sup> в сутки приводило к уменьшению числа продуктивных стеблей и длины соломины и колоса, стимулировало непродуктивное кущение у растений обоих родительских сортов и гибридов  $F_1$ . Уровень значимости межсортовых отличий по данным элементам продуктивности не превышал 10 %.

Наряду с различиями по урожаю зерна, были выявлены межсортовые отличия по длительности фаз онтогенеза у облученных и контрольных растений. На стадиях кущения и трубкования отставание от контроля у обоих родительских сортов и гибридов составляло 25-29 %, однако на стадии созревания растения сорта Саратовская 29 отставали от контрольных на 27 суток (более 30 %), а растения сорта Опал и гибриды  $F_1$  – в среднем на 10 (т.е. 12 %).

На основании полученных результатов можно сделать вывод о целесообразности использования признаков «урожай зерна» и «длительность фаз онтогенеза» для оценки устойчивости растений яровой мягкой пшеницы к УФ-В облучению, а также отбора устойчивых генотипов при выращивании гибридов второго и последующих поколений.

**ЗАКИСЛЕНИЕ В НЕПЕРЕМЕШИВАЕМОМ СЛОЕ  
КАК ВОЗМОЖНАЯ ПРИЧИНА СНИЖЕНИЯ  
ГИДРАВЛИЧЕСКОЙ ПРОВОДИМОСТИ КОРНЯ ПРИ ДЕФИЦИТЕ НИТРАТА**

**Acidification in the unstirred layer as a possible cause  
of the root hydraulic conductivity decrease under nitrate deficiency**

О.В. Скобелева, И.Н. Ктиторова, Ю.А. Осипов, Е.В. Канаш  
Агрофизический научно-исследовательский институт РАСХН,  
г. Санкт-Петербург  
E-mail: *skobeleva@bk.ru*

Известно, что дефицит азотного питания вызывает уменьшение фотосинтетической активности, ограничение поверхности листа и снижение устьичной проводимости, аллокацию сахаров в корни, увеличение соотношения корень/побег, подавление гидравлической проводимости корней и транспирационного водного потока. При этом снижение гидравлической проводимости корней наблюдается раньше, чем в растении развиваются признаки азотного голодания. Этот факт привлек исследователей к заключению о том, что растение в данном случае реагирует не на уменьшение внутреннего содержания азота, а на уменьшение наружной концентрации  $\text{NO}_3^-$ . Причины зависимости гидравлической проводимости корней от содержания  $\text{NO}_3^-$  в среде оставались загадочными и в литературе не обсуждались. Мы предположили, что связующим звеном в данной ситуации может быть изменение рН апопласта.

В наших опытах на четырех-пятидневных проростках ячменя замена в питательной среде (1 N раствор Кнопа) нитрата на хлорид через двое суток приводила к ускорению удлинения опытных корней более чем в полтора раза, увеличению осмотического давления клеточного сока и изменению анизотропии механических свойств клеточных стенок в зоне роста корней. А именно: продольная растяжимость корней в зоне роста увеличивалась, а поперечная – снижалась, так что отношение продольной растяжимости к поперечной повышалось более чем в 1.5 раза. Наиболее ранним событием было снижение гидравлической проводимости мембран ризодермы ( $L_p$ ): через 24 ч азотного голодания  $L_p$  уменьшалось в два раза. Мы убедились, что двукратное снижение  $L_p$  можно вызвать подкислением наружной среды до рН 4, и проанализировали возможность реализации такого закисления в наружном неперемешиваемом слое (НС) вследствие удаления из среды  $\text{NO}_3^-$ . Известно, что  $\text{NO}_3^-$  поступает в клетки в симпорте с  $\text{H}^+$ , следовательно, при удалении из среды  $\text{NO}_3^-$  прекращается и сопряженный входящий  $\text{H}^+$ -поток и нарушается баланс  $\text{H}^+$  на плазмалемме. Этим можно было бы объяс-

нить постепенное закисление корнеобитаемой среды, которое мы наблюдали в случае дефицита азота. В полной питательной среде регистрировали слабое защелачивание. Закисление среды ( $\text{pH} > 5$ ) было недостаточным для влияния на  $L_p$ . Однако в условиях выходящего нетто-потока  $\text{H}^+$  закисление в наружном НС может быть значительно сильнее, чем в объеме среды. Мы оценили уровень закисления в НС ( $\Delta[\text{H}^+]_{\text{нс}}$ ), исходя из литературных данных.

Основными ионными потоками через поверхность корня являются выходящий поток  $\text{H}^+$  ( $\text{H}^+$ -помпа) ( $I_{\text{out}}^{\text{H}}$ ), входящий поток  $\text{K}^+$  ( $I_{\text{in}}^{\text{K}}$ ) и входящий поток  $\text{NO}_3^-$  в симпорте с  $\text{H}^+$  ( $I_{\text{in}}^{\text{N}} = I_{\text{in}}^{\text{H}}$ ). Из условия электронейтральности суммарного ионного потока следует:  $I_{\text{out}}^{\text{H}} \approx I_{\text{in}}^{\text{K}}$ . Согласно литературным данным, (Най, Тинкер, 1980):  $I_{\text{in}}^{\text{K}} \approx I_{\text{in}}^{\text{N}} \approx 5 \cdot 10^{-12}$  г-экв/см<sup>2</sup>·с, как для растений, свободно развивающихся в обычных условиях, так и для изолированных корней, помещенных в сбалансированные среды. Следовательно, при сбалансированном питании  $I_{\text{out}}^{\text{H}} \approx I_{\text{in}}^{\text{H}} \approx 5 \cdot 10^{-12}$  г-экв/см<sup>2</sup>·с. При удалении  $\text{NO}_3^-$  из среды  $I_{\text{in}}^{\text{H}} \approx 0$ . Поскольку скорость удлинения корней при этом увеличивается, можно предположить, что потоки  $I_{\text{out}}^{\text{H}}$  и  $I_{\text{in}}^{\text{K}}$ , по крайней мере, не снижаются и для оценки выходящего нетто-потока  $\text{H}^+$  принять значение  $I_{\text{out}}^{\text{H}} \approx 5 \cdot 10^{-12}$  г-экв/см<sup>2</sup>·с. Справедливость выбранной оценки подтверждается экспериментальными данными Месенко и Иванова (2005), согласно которым в зоне роста корней кукурузы  $I_{\text{out}}^{\text{H}} \approx 15 \cdot 10^{-9}$  г-экв/(г сыр. в. мин), откуда, принимая диаметр корня  $d \approx 800$  мкм, получим:  $I_{\text{out}}^{\text{H}} \approx 5 \cdot 10^{-12}$  г-экв/см<sup>2</sup>·с. Это значение  $I_{\text{out}}^{\text{H}}$  использовали для расчета  $\Delta[\text{H}^+]_{\text{нс}}$ , исходя из закона Фика:

$$I_{\text{out}}^{\text{H}} = -D\Delta[\text{H}^+]_{\text{нс}}/\Delta X,$$

где  $D$  – коэффициент диффузии протона,  $D = 5 \cdot 10^{-6}$  см<sup>2</sup>/с (Антоненко, Ягужинский, 1985);  $\Delta X$  – толщина НС в отсутствие перемешивания.  $\Delta X = 1$  мм (Peters, Felle, 1999).

Полученное значение  $\Delta[\text{H}^+]_{\text{нс}} = 10^{-4}$  N подтверждает возможность закисления вблизи поверхности мембраны до  $\text{pH} \approx 4$ . Следовательно, снижение  $L_p$  при удалении из среды  $\text{NO}_3^-$  может быть опосредовано закислением в НС вблизи поверхности корня. Эта возможность подтверждена нами экспериментально: оказалось, что уменьшения  $L_p$  при удалении из среды  $\text{NO}_3^-$  не происходит, если опыт проводить в присутствии 10 мМ MES-буфера,  $\text{pH}$  6.0. Зависимость параметра мембраны ( $L_p$ ) от буферности среды указывает на его зависимость от  $\Delta[\text{H}^+]_{\text{нс}}$  (Антоненко, Ягужинский, 1985), а введение буфера рассматривается как аналог увеличения скорости перемешивания раствора (Peters, Felle, 1999).

Закисление в НС, инициированное удалением из среды  $\text{NO}_3^-$ , по-видимому, является также причиной изменения анизотропии механических свойств клеточной стенки. Последнее, как мы показали, тоже можно имитировать закислением среды до  $\text{pH}$  4.

**ВЛИЯНИЕ КОМПЛЕКСА ТЕХНОГЕННЫХ И РЕКРЕАЦИОННЫХ НАГРУЗОК  
НА МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПРОВОДЯЩИХ ТКАНЕЙ  
СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В СРЕДНЕЙ СИБИРИ**

**The influence of complex of technogenic and recreation loading  
on morphometric characteristics of conducting tissues  
of *Pinus sylvestris* stems in Middle Siberia**

Л.Н. Скрипальщикова<sup>1</sup>, В.В. Стасова<sup>1</sup>, В.Д. Перевозникова<sup>1</sup>, О.Н. Зубарева<sup>1</sup>,  
А.И. Татаринцев<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, г. Красноярск  
E-mail: [institute@forest.akadem.ru](mailto:institute@forest.akadem.ru)

<sup>2</sup> Сибирский государственный технологический университет, г. Красноярск  
E-mail: [re@sibstu.kts.ru](mailto:re@sibstu.kts.ru)

Известно, что загрязнение атмосферы оказывает сложное и многостороннее влияние на растительность. Древесные растения, имеющие длительный жизненный цикл, подвергаются различным антропогенным воздействиям в течение многих лет, что приводит к ухудшению состояния древостоев и даже гибели деревьев. В настоящее время изучению изменений, происходящих в этих случаях в дереве, уделяется большое внимание. В литературе приводятся результаты экспериментов в искусственных и природных условиях, но, тем не менее, подобные вопросы остаются мало изученными.

Данная работа посвящена определению морфометрических характеристик проводящих тканей стволов сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в сосновых насаждениях в условиях многолетнего синергизма влияния техногенных и рекреационных нагрузок. Исследования проводились в сосняках пригородной зоны г. Красноярск (Есаульский и Березовский боры), произрастающих непосредственно под влиянием промышленных выбросов алюминиевого комбината, тепловых станций и других промышленных объектов города и на расстоянии 100 км от него в условиях чистого фона – в насаждениях Юкеевского бора. Лесоводственно-таксационное и лесопатологическое обследование насаждений и определение уровней техногенных и рекреационных нагрузок проводились по общепринятым лесо-экологическим и аналитическим методикам. Изучение морфолого-анатомических характеристик тканей ствола проводили на поперечных срезах, сделанных с кернов, отобранных с модельных деревьев на высоте 1.3 м.

Исследуемые сосняки – чистые по составу, разнотравной группы типов леса, пятого класса возраста. По лесопатологическому обследованию боры Березовский и Есаульский характеризуются как

ослабленные и крайне ослабленные, насаждения в Юкеевском лесничестве – здоровые. Установленные современные уровни антропогенных нагрузок на пригородные сосняки мы относим к критическим. В сравнении с данными 1992 г., пылевое загрязнение сосняков и рекреационные нагрузки увеличились почти вдвое. В 2006 г. уровни пылевого загрязнения на насаждения Березовского и Есаульского боров составили от 4,8 до 12,0 г/кг сух. массы хвои, стадии рекреационной депрессии в насаждениях в среднем – III, по опушкам – IV. В контрольном насаждении установлены минимальные рекреационные нагрузки и отсутствие загрязнения техногенной пылью.

Показано, что ширина годичных колец ксилемы существенно уменьшается при усилении техногенных нагрузок на древостой, рекреационные нагрузки оказывают меньшее влияние. Это обусловлено уменьшением количества клеток в годичном слое, что свидетельствует о подавлении продукционной деятельности камбия в сторону ксилемы. При этом продукция флоэмных тканей почти не подвержена изменениям. Наблюдается тенденция к снижению отношения ксилема: флоэма с 4:1 до 3:1 в условиях многолетнего техногенного пресса в сравнении с фоном. В структуре годичных колец древесины отмечена тенденция к уменьшению содержания поздней части в зависимости от интенсивности нагрузок и независимо от индивидуальной изменчивости роста отдельных модельных деревьев. Радиальные размеры трахеид ранней и поздней древесины и ситовидных клеток под влиянием комплекса неблагоприятных факторов изменяются незначительно. Анализ кернов, отобранных из стволов в конце августа, показал, что формирование поздней древесины текущего годичного слоя не было закончено. Обнаружены различия в состоянии формирующегося слоя и камбиальной зоны сосен из разных местообитаний. Можно предположить, что комплекс неблагоприятных факторов сокращает продолжительность развития годичного кольца, что сопоставимо с аналогичными исследованиями в других регионах, имеющимися в литературе.

Таким образом, в условиях синергизма многолетних техногенных и рекреационных нагрузок происходит снижение продукции массы ствола за счет депрессии камбиальной активности, сопровождающееся изменениями структуры образующихся ксилемных и флоэмных тканей и составляющих их клеток. В совокупности с таксационными данными это свидетельствует о снижении продукционного процесса и ослаблении средообразующих функций насаждений.

Исследования выполнялись при финансовой поддержке ККФН-РФФИ, грант № 05-04-97710 р-енсей-а.

**СОСТОЯНИЕ ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ  
ПОД ВЛИЯНИЕМ МНОГОЛЕТНИХ РЕКРЕАЦИОННЫХ  
И ТЕХНОГЕННЫХ НАГРУЗОК В УСЛОВИЯХ СРЕДНЕЙ СИБИРИ**

**Forest phytocenosis conditions under influence  
of long-term recreation and technogenic loading in Middle Siberia**

Л.Н. Скрипальщикова<sup>1</sup>, В.Д. Перевозникова<sup>1</sup>, О.Н. Зубарева<sup>1</sup>, А.И. Татаринцев<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, г. Красноярск  
E-mail: [institute@forest.akadem.ru](mailto:institute@forest.akadem.ru)

<sup>2</sup> Сибирский государственный технологический университет, г. Красноярск  
E-mail: [re@sibstu.kts.ru](mailto:re@sibstu.kts.ru)

Проблемы рационального использования и сохранения лесных ресурсов зеленых зон вокруг крупных промышленных городов должны решаться на основе комплексной оценки средообразующих, санитарно-гигиенических, водоохраных и других функций. В настоящее время освоенность и нарушенность лесов зеленой зоны г. Красноярск очень велики, насаждения длительное время подвергаются сопряженным техногенным и рекреационным нагрузкам.

Цель исследований – комплексная оценка экологического состояния сосновых и березовых фитоценозов, продуцирующих в условиях многолетних техногенных и рекреационных нагрузок. Исследования проводились в сосновых и березовых насаждениях в условиях сильных, средних и слабых техногенных и рекреационных нагрузок и фона, на различном удалении от г. Красноярск – крупного промышленного центра Сибири.

Экологическое состояние насаждений определялось на основе оценки комплекса данных лесоводственно-таксационного и лесопатологического обследований насаждений, установленных нами действующих на них уровней техногенных и рекреационных нагрузок и интегрированной экспертной оценки, примененной к природным объектам. Исследования проводились по общепринятым лесо-экологическим и аналитическим методикам.

В результате анализа данных наблюдений, проводимых нами более 20 лет, и итогов исследований 2005-2006 гг. установлено, что сосновые насаждения пригородной зоны г. Красноярска характеризуются как ослабленные и сильно ослабленные. В зависимости от удаленности от города и положения по отношению к господствующим ветрам они имеют различную степень деградации. Такое состояние сосновых древостоев в первую очередь обусловлено отрицательным воздействием антропогенных факторов, что подтверждается дисперсионным анализом. В разных частях боров, произрастающих на различном расстоянии от города, состояние древостоев

неоднозначное, и это связано с разной интенсивностью действия факторов антропогенного стресса. Худшим состоянием отличаются насаждения Березовского бора, принимающие на себя максимальное количество атмосферных поллютантов и испытывающих значительные рекреационные нагрузки, часто в сочетании с пасквальными. Отмечено, что особенностью лесов пригородной зоны Красноярска является наличие в видовом составе напочвенного покрова адвентивных видов сосудистых растений, представленных сегетальными и рудеральными. Такая синантропизация нижних ярусов растительности свидетельствует о значительной нарушенности естественного растительного покрова. Сосняки, произрастающие в условиях чистого фона на расстоянии 100 км от города (Юксеевский бор), характеризуются как здоровые и испытывающие минимальные рекреационные нагрузки. Жизненное состояние березовых древостоев, произрастающих в зоне синергизма техногенных и рекреационных нагрузок, по сравнению с сосновыми удовлетворительное. По лесопатологическому обследованию древостои относительно здоровые. Однако в травяном покрове березняков доля адвентивных видов составляет 10-32 %, доминируют здесь в составе адвентивной флоры злаки. В них наблюдается естественная мозаичность живого напочвенного покрова, которая в интенсивно посещаемых рекреантами березняках трансформируется в мелкоконтурную мозаику разной степени нарушенных и ненарушенных участков. В структуре покрова березняков преобладают разнотравные группировки со значительной долей участия сорных видов, устойчивых к вытаптыванию. Установленные нами уровни накопления токсичных ингредиентов на поверхности хвои (листьев) и внутри их в насаждениях превышают фоновые значения в среднем в пять-семь раз. Интегрированная экспертная оценка компонентов сосновых и березовых фитоценозов показала необходимость проведения в них природоохранных мероприятий с учетом уровней нагрузок. Оценив экологическое состояние насаждений и современные действующие на них уровни антропогенных нагрузок, можно предположить, что экологическое состояние насаждений пригородной зоны г. Красноярск в ближайшие 15-20 лет может стабилизироваться только в случае сокращения объемов выбросов промышленных предприятий города, а также при выполнении природоохранных мероприятий, направленных на снижение рекреационных нагрузок.

Исследования выполнялись при финансовой поддержке ККФН-РФФИ, грант № 05-04-97710 р-енисей-а.

**ДЕЙСТВИЕ СЕЛЕНА НА РОСТОВЫЕ ПРОЦЕССЫ И ПРОЯВЛЕНИЕ ПОЛА  
У ДВУДОМНЫХ РАСТЕНИЙ КОНОПЛИ****Selenium influence on growth and sex expression of dioecious hems****С.А. Солдатов, В.Н. Хрянин**Пензенский государственный педагогический университет  
им. В.Г. Белинского, г. Пенза  
E-mail: *egf@sura.ru*

В целях изучения действия селена на рост, развитие и дифференциацию пола у растений были проведены опыты с культурой изолированных зародышей. В качестве объектов исследования взяты разные сорта двудомной конопли. Было обнаружено, что величина и направленность эффекта действия селена на процессы роста и развития растений конопли зависели от доз микроэлемента в среде выращивания и сортовых особенностей растений. Селен в оптимальных концентрациях положительно влиял на рост и развитие растений конопли разных сортов. У опытных растений стимулировался не только рост побега, но и рост корня. Так, селенат натрия, введенный в питательную среду, стимулировал рост зародышей конопли: побега – на 7.2-46.8, корня – на 14.8-56.6 %. Разница в высоте растений и длине корней между контролем и опытом наблюдалась уже на восьмой день выращивания. Выяснилось, что для стимуляции роста корня необходимы более низкие концентрации селена в среде выращивания, чем для роста побега. У опытных растений среднеспелого сорта микроэлемент ускорял начало бутонизации на пять-шесть дней по сравнению с контролем. Добавление к питательной среде селената натрия индуцировало появление женских растений. Наибольший сдвиг в сторону женского пола был отмечен у среднеспелого сорта «Зеница» (71.8-78.6 % в опыте при 40.0 – в контроле). В ходе лабораторных опытов подтвердилось, что воздействие микроэлемента на ростовые процессы растений конопли зависело от концентрации селената натрия в среде. Использование наиболее концентрированных растворов вызывало ингибирование процесса прорастания семян и последующий рост растений. Стимулирующее действие селената натрия в большей степени сказалось на росте побега, чем на росте корней. При этом в действии селена проявилась сортоспецифичность. Максимальная стимуляция селенатом натрия роста корней и побега наблюдалась при различных для каждого сорта концентрациях. Для раннеспелого сорта «Кубанская ранняя» они составили 0.005, среднеспелого «Зеница» – 0.0005, позднеспелого «Славянка» – 0.00005 мМ. В оптимальных концентрациях селен про-

явил положительное действие на прирост сырой и сухой массы побега и корней относительно контроля. Так, у сорта «Кубанская ранняя» при концентрации соли в среде выращивания 0.05 мМ сырая и сухая масса корней в опыте увеличилась по сравнению с контролем на 178.0 и 69.1 % соответственно. У сорта «Зеница» при использовании селената натрия в концентрации 0.005 мМ сырая и сухая масса корней в опыте повышалась по сравнению с контролем на 64.6 и 11.9 % соответственно. У сорта «Славянка» оптимальные для накопления биомассы концентрации соли были на порядок ниже и составили для корня – 0.00005 мМ (прибавка – на 94.9 и 57.1 % соответственно). После установления ростостимулирующего эффекта селена на растения конопли нами была поставлена серия опытов по выяснению действия микроэлемента на митотический индекс (МИ) апикальных корневых меристем. Было установлено, что селенат натрия влияет на митотическую активность меристем корней проростков конопли. Воздействие оптимальных доз селената натрия приводит к интенсификации клеточных делений, увеличивая МИ корневых меристем у сорта «Кубанская ранняя» на 57.3, сорта «Зеница» – на 91.5, сорта «Славянка» – на 115.4 % по сравнению с контролем. У растений конопли всех трех сортов селенат натрия стимулировал более раннее начало митотических делений в опыте по сравнению с контролем. Применение растворов высоких концентраций снижает величину митотического индекса. Интенсификация клеточных делений обуславливает ростостимулирующий эффект селена на 10-дневные проростки конопли, а также увеличение накопления опытными растениями сырой и сухой биомассы по сравнению с контролем. Но ростостимулирующий эффект селена на растения конопли не следует сводить лишь к усилению митотической активности меристем корней проростков. Так, например, средняя длина корней проростков в возрасте 34 час в опыте (0.0005 мМ) у сорта «Кубанская ранняя» составляла 7.1 мм (в контроле – 4.9), сорта «Зеница» – 5.7 мм (контроль – 3.0), сорта «Славянка» – 6.1 мм (контроль – 3.5). Появление корня в фазе наклевывания не связано с активацией деления клеток. Дистальная часть корня выталкивается в результате растяжения клеток. На этом этапе важны накопление осмотически активных веществ в клетках и размягчение клеточных стенок за счет их подкисления протонами, выделяемыми из цитоплазмы плазмалемной  $H^+$ -АТФазой, что усиливает рост клеток растяжением. Селен, вероятно, способствует усилению этих процессов.

**ВЛИЯНИЕ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ  
НА РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ КОНОПЛИ РАЗНЫХ СОРТОВ****The influence of heavy metals on the growth and development  
of hemp fields of different sorts****Н.А. Солдатова, В.Н. Хрянин**Пензенский государственный педагогический университет  
им. В.Г. Белинского, г. Пенза  
E-mail: *egf@sura.ru*

Проведены лабораторные опыты по влиянию разных концентраций солей тяжелых металлов на рост и развитие растений конопли. В качестве объектов исследования были взяты разные сорта двудомной конопли: раннеспелый сорт «Кубанская ранняя», среднеспелый сорт «Зеница» и позднеспелый сорт «Славянка». В контроле для проращивания семян и последующего выращивания растений использовали дистиллированную воду; в опытных вариантах растворы солей тяжелых металлов ( $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ ,  $\text{CuSO}_4$ ,  $\text{ZnSO}_4$ ) в концентрациях  $10^{-1}$ - $10^{-10}$  М соответственно. Растения выращивали при 22-24 °С и естественном световом режиме в течение десяти дней.

Использование раствора  $\text{CuSO}_4$  в концентрации  $10^{-1}$  М снижало всхожесть семян у опытных растений разных сортов на 14.89-29.68 % по сравнению с контролем, при этом энергия прорастания в опыте уменьшилась на 37.73-69.49 %. Более низкие концентрации меди в растворе стимулировали прорастание семян по сравнению с контролем.

Медь в большей степени оказывала влияние на ростовые процессы корней, чем побега. Высокие концентрации  $\text{CuSO}_4$  ( $10^{-1}$ - $10^{-2}$  М) летально действовали на рост корней, которые прекращали расти уже в течение первых двух дней. При использовании соли в концентрациях  $10^{-3}$ - $10^{-5}$  М наблюдалось ингибирование роста корней и стебля. В росте корней ярко проявлялся отрицательный хемотропизм, корни бурели, происходило отмирание главного корня, боковые и придаточные корни были плохо развитыми. Длина корня в этих вариантах опыта составляла 4.7-35.8 % от контрольного показателя. Более низкие концентрации соли ( $10^{-6}$ - $10^{-10}$  М) оказывали положительное влияние на ростовые процессы у растений раннеспелого сорта. В данных вариантах опыта рост побега стимулировался на 7.6-11.7, корня – на 12.5-29.0 % по сравнению с контролем. Первая пара настоящих листьев при этом появлялась на один-два дня раньше, чем в контроле.  $\text{CuSO}_4$  отрицательно влиял на прирост сырой и сухой массы корней и побега опытных растений конопли.

$ZnSO_4$  в концентрации  $10^{-1}$ – $10^{-2}$  М вызывал прекращение роста опытных растений. При использовании соли в концентрациях  $10^{-3}$ – $10^{-4}$  М наблюдалось ингибирование ростовых процессов у растений конопля. Так, у сорта «Кубанская ранняя» длина корня в опыте составила 13.8–41.9, сорта «Зеница» – 7.5–34.8, сорта «Славянка» – 7.5–28.9 % от контрольного показателя. Длина стебля у опытных растений уменьшилась по сравнению с контролем на 25.1–62.5, 16–64, 34.5–71.1 % соответственно. Более низкие концентрации соли ( $10^{-7}$ – $10^{-10}$  М) стимулировали ростовые процессы и развитие у растений конопля. Например, у сорта «Кубанская ранняя» длина корня в опыте ( $10^{-10}$  М) увеличилась на 71.6, побега – на 41.4 % по сравнению с контролем. У сорта «Зеница» и сорта «Славянка» стимулирование ростовых процессов наблюдалось лишь на первых этапах выращивания (до шести дней). Фаза первой пары настоящих листьев в опыте наступала на один-два дня раньше, чем в контроле, у некоторых растений отмечалось заложение второй пары настоящих листьев. Наблюдалось также увеличение сырой массы побега и корней у опытных растений по сравнению с контролем.

Высокие концентрации  $Pb(NO_3)_2$  ( $10^{-1}$ – $10^{-2}$  М) полностью подавляли рост опытных растений. Наблюдался отрицательный хемотропизм корней; происходило отмирание главного корня, который приобретал бурую окраску; усиленно развивались боковые корни, а у некоторых растений – и придаточные. Они располагались очень близко друг к другу. Развитие первой пары листьев в опыте задерживалось на один-два дня по сравнению с контролем.

Более низкие концентрации  $Pb(NO_3)_2$  ( $10^{-5}$ – $10^{-10}$  М) положительно влияли на ростовые процессы и развитие растений конопля. Стимулирующее действие металла в большей степени сказывалось на росте корня, чем на росте побега. Стимулировался не только рост главного корня, но и боковых корней, их длина у опытных растений достигала 1–1.5 см. В этих вариантах опыта боковые корни располагались более разреженно, чем при использовании  $Pb(NO_3)_2$  в концентрации  $10^{-3}$ – $10^{-4}$  М, они появлялись на один-два дня раньше, чем в контроле.  $Pb(NO_3)_2$  ускорял развитие опытных растений конопля. Так, фаза первой пары настоящих листьев в опыте наступила на один-два дня раньше, чем в контроле, у некоторых опытных растений наблюдалось заложение и второй пары настоящих листьев. Сырая масса растений в большинстве вариантов опыта возрастала, но сухая масса осталась неизменной. Вероятно, увеличение сырой массы происходит за счет повышения содержания воды в тканях растений, вследствие чего наблюдалось более дружное и быстрое прорастание семян, а также усиление ростовых процессов.

Таким образом, эффект воздействия тяжелых металлов на прорастание и всхожесть, ростовые процессы и развитие растений конопля и накопление биомассы у 10-дневных проростков зависел от вида тяжелого металла, его концентрации, а также сортовых особенностей растений конопля. Токсичность изученных тяжелых металлов в отношении растений конопля разных сортов уменьшалась в ряду: Си > Zn ≈ Pb.

#### АДАПТАЦИЯ К СВЕТУ И ТРАНСФОРМАЦИЯ КАРОТИНОИДОВ В СОЗРЕВАЮЩИХ ПЛОДАХ ЯБЛОНИ

##### The effect of high-light stress on transformation of carotenoids in ripening apple fruits

A.E. Solovchenko<sup>1</sup>, M.N. Merzlyak, O.V. Avertcheva<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Departments of Physiology of Microorganisms

<sup>2</sup> Departments of Plant Physiology, Faculty of Biology,  
Moscow State University, Moscow

E-mail: [wundy@mail.ru](mailto:wundy@mail.ru)

Content and composition of chlorophylls (Chl) and carotenoids (Car) were studied using previously developed optical reflectance-based non-destructive techniques and convenient chemical analysis (HPLC) in skin of apple (*Malus × domestica* Borkh, cv. Antonovka Obiknovennaya) fruit grown in the outer part of canopy and therefore adapted to strong direct sunlight ('sunlit' skin) or in those grown within the canopy and acclimated to lower fluxes of diffuse solar radiation ('shaded' skin), ripening on and off tree. The content of six principal Car (lutein (Lut), neoxanthin (Neo), violaxanthin (Vio), antheraxanthin (Ant), zeaxanthin (Zea) and β-carotene (β-Car) as well as fatty acid xanthophyll esters (FAXE) have been recorded at all stages of fruit development. FAXE were detected in considerable amounts in ripe fruit or in the sunlit skin whereas in immature fruit harvested in the beginning of August only trace amounts of FAXE were found.

Comparison of content of total Chl and Car in sunlit and shaded skins of unripe apples possessing high Chl content did not reveal a profound effect of strong sunlight. However, in sunlit skin of ripening fruit a decrease in the proportions of Lut involved in light harvesting and β-Car present in photosynthetic reaction centres was found.

A synchronous decline both in Chl and Car recorded in shaded skin could be the consequence of ordered dismantling of photosynthetic apparatus occurring during senescence of plant tissues. Notably, simultaneously an increase in Vio and FAXE characteristic of apple fruit ripening took place the studies of Car pattern showed increased

FAXE level (up to ca. 5 %) in sunlit skin of unripe fruits suggesting the involvement of ripening-specific pathways in Car metabolism even at early stages of on-tree ripening. Among the key peculiarities of Car composition of sun-adapted apple skin was increased levels of Car participating xanthophyll cycle (Vio, Ant, and Zea), attributable to acclimation of photosynthetic apparatus to elevated fluxes of solar radiation. However, the extent of involvement of these xanthophylls into functioning of the violaxanthin cycle in ripe fruit deserves a special study and, according to our preliminary data, decreases in the progress of ripening.

In on-tree ripening fruit elevated sunlight brought about a stronger decline in Chl and retention or an increase in total Car content. In later harvested fruit the molar ratio between these pigments exceeded unity in sunlit (but not in shaded) skin. In postharvest, apples with low Chl content (lower than 2 nmol cm<sup>-2</sup>) displayed a rapid degradation of Chl and a remarkable induction of Car during storage, which was much more pronounced in sunlit skin.

In the course of ripening, Car pattern underwent characteristic quantitative changes: a decline in Lut and  $\beta$ -Car and the build up of Vio and FAXE (which were found even in unripe fruit in the amounts up to 5 % of total Car); the latter dominated at advanced stages of ripening (comprising up to 19.7 and 38.4 % of total Car in on-tree ripening fruit). In general, the data of chemical analysis suggest that in spite of differences in irradiation conditions and pigment content Car in ripening apple fruit underwent similar changes: a decline in Lut and  $\beta$ -Car and an increase in Vio and FAXE. These observations are compatible with proposed photoprotective role of Car accumulated in the course of ripening and accomplished mainly via screening/trapping of the excessive sunlight.

The paramount difference between sunlit and shaded skins could be attributed to a remarkable acceleration of the onset and considerable enhancement of the magnitude of the pigment changes, which takes place in fruit ripening both on- and off-tree. It should be noted that the specific pigment patterns were found in sunlit and shaded surfaces within single fruit. The data obtained in this work indicate that elevated fluxes of sunlight essentially promote ripening-specific changes in apple fruit as manifested by pigment pattern transformation.

The effects of elevated fluxes of solar radiation on Chl and Car in ripening apple fruit are induced locally in the exposed surfaces of fruit. There is a ground to believe that these effects, including more profound breakdown of Chl, induction of carotenogenesis and specific changes in Car patterns could be mediated by redox signal(s), probably by reactive oxygen species generated under excessive sunlight and/or by enhanced ethylene formation which is likely to occur in plant tissue

under photooxidative conditions. One can note in conclusion that the effect of apparently accelerated ripening observed on sunlit surfaces of fruit might be considerable in apples growing under contrasting illumination conditions e.g. in the outer part of canopy as compared with those shaded by the canopy and should be taken into account in planning of harvest time and selection of storage conditions for apple fruit.

The work was supported in part by Russian Fund for Basic Research (Grant № 06-04-48883) and President Grant Council.

### СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЗАЩИТНОЙ РЕАКЦИИ ФЛОЭМЫ СТВОЛА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ НА ПОРАНЕНИЕ И ГРИБНЫЕ ЭЛИСИТОРЫ

#### Seasonal dynamics of defense response in stem phloem of *Pinus sylvestris* to wounding and fungal elicitors

В.В. Стасова, Г.Г. Полякова, Н.В. Пашенова  
Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, г.Красноярск  
E-mail: [institute@forest.akadem.ru](mailto:institute@forest.akadem.ru)

Изучена изменчивость реакции флоэмы ствола сосны обыкновенной на поранение и инокуляцию элиситоров фитопатогенных грибов в течение вегетационного периода. Точечная инокуляция экстракта мицелия гриба *S. laricicola* в луб 60-летних деревьев сосны обыкновенной на высоте 1.3 м была проведена трижды в течение периода вегетации: в середине июня, середине июля и середине августа. Образцы были отобраны через двое, семь и 14 суток в виде высечек луба диаметром 2.5 см вокруг инокуляционного отверстия.

Найдено, что скорость развития реакции зависит от фазы роста дерева, при этом в каждую фазу реакция имеет свои особенности. В середине июня, во время максимума камбиальных делений и активного формирования ранней ксилемы и ранней флоэмы, через двое суток после экспериментального поранения в окружающих отверстие тканях наблюдается интенсивное смоловыделение, но нет видимых признаков появления лигнина (реакция с флороголюцином отрицательная). Через две недели отмечается не только заложение раневой перидермы, но и активное формирование каллуса, а также начало зарастания раны. В середине июля, во время завершения формирования ранней ксилемы и образования в камбии поздней, во флоэме ствола наблюдается быстрое появление лигнина в клеточных стенках ситовидных элементов («островки» лигнификации) вблизи поранения. Через две недели отме-

чено активное формирование раневой перидермы и сильная лигнификация непроводящей флоэмы, но образование каллуса только начинается. В середине августа, во время завершения камбиальной активности и процессов формирования годичных приростов ксилемы и флоэмы, раневая реакция развивается замедленно. Через двое суток после начала опыта во флоэме вокруг экспериментального отверстия обнаруживается большой массив отмирающих клеток. Через две недели флоэма остается слабо лигнифицированной, заложение раневой перидермы не происходит, а в прикамбиальной зоне и проводящей флоэме накапливаются вещества (предположительно фенольной природы), заполняющие полости клеток. Таким образом, особенности и скорость развития раневой реакции и репарации флоэмных тканей зависят от физиологического состояния дерева – находится ли оно в фазе активной вегетации или в фазе перехода к покою.

**ВКЛАД РЕАКЦИИ МЕЛЕРА В УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ:  
СИГНАЛЬНАЯ РОЛЬ ФОТОВОССТАНОВЛЕНИЯ КИСЛОРОДА  
В ХЛОРОПЛАСТАХ**

**Contribution of the Mehler reaction in plant stress tolerance:  
signal role of the oxygen photoreduction in chloroplasts**

**И.Г. Стриж**

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, г. Москва  
E-mail: [irina.strizh@mail.ru](mailto:irina.strizh@mail.ru)

Изучение адаптационных механизмов, позволяющих растениям выживать в условиях стресса, всегда являлось актуальной задачей физиологии растений. В настоящее время большое внимание уделяется исследованию сигнальных и регуляторных систем растительных клеток, способствующих повышению устойчивости организма в целом. В частности, придается важное значение активным формам кислорода (АФК) как необходимым компонентам редокс-сигнальных цепей, позволяющих растениям реагировать на неблагоприятные условия окружающей среды. Одним из основных источников АФК в растительных клетках являются хлоропласты. Фотовосстановление  $O_2$  в электрон-транспортной цепи (ЭТЦ) хлоропластов (реакция Мелера) является известным физиологическим альтернативным путем переноса электронов при фотосинтезе. В результате одноэлектронного фотовосстановления  $O_2$  в ЭТЦ образуется супероксидрадикал, который быстро дисмутирует или восстанавливается до  $H_2O_2$ . В литературе доминирует представление о

ФСІ как основном месте сброса электронов на  $O_2$ . Вместе с тем, именно в ранних работах российских ученых было выдвинуто предположение об участии пула пластохинонов в фотообразовании  $H_2O_2$  в ЭТЦ, что подтверждают и современные работы. Несмотря на долгую историю проблемы, до сих пор существуют разногласия, касающиеся, главным образом, относительной интенсивности и значимости фотовосстановления  $O_2$  в условиях стресса. Принято считать, что реакция Мелера не превышает 10 % от скорости общего потока электронов в ЭТЦ в СЗ растениях, что позволило многим авторам усомниться в значимости этого процесса. Однако, согласно другим данным, доля электронов, участвующих в фотовосстановлении  $O_2$ , может существенно увеличиваться в условиях стресса. В результате исследования фотовосстановления  $O_2$  в хлоропластах растений, выращиваемых в различных стрессовых условиях и отличающихся разной устойчивостью к неблагоприятным факторам, нами была выявлена тенденция к перераспределению потоков электронов в ЭТЦ, а именно – к снижению интенсивности фотовосстановления  $O_2$  на уровне ФСІ и активации фотообразования  $H_2O_2$  в устойчивых растениях. Недавно в некоторых лабораториях были получены данные, свидетельствующие об участии образующегося в хлоропластах  $H_2O_2$  в механизмах системной приобретенной акклимации, а также в регуляции устьичных движений посредством модуляции АБК сигнального каскада и регуляции редокс состояния аскорбата в устьичных клетках. Редокс изменения в ЭТЦ и накопление  $H_2O_2$  в хлоропластах также служат сигналом для индукции аскорбатпероксидазы и могут участвовать в изменении углеродного метаболизма с СЗ типа на САМ-тип в *Mesembrianthemum cristalinum*. Интеграция известных на сегодняшний день реакций растений на накопление  $H_2O_2$  в хлоропластах позволяет говорить о регуляторной и сигнальной роли реакции Мелера в устойчивости растений к неблагоприятным факторам. Основываясь на данных, полученных на разных объектах и в различных условиях, сегодня мы можем представить только гипотетическую схему передачи сигнала, инициированного формированием  $H_2O_2$  в ЭТЦ хлоропластов в условиях стресса. Одним из механизмов инициации передачи сигнала в растительной клетке, по-видимому, является изменение редокс-состояния аскорбат-глутатионового пула. Можно предположить, что именно аскорбат является одним из связующих элементов между фотовосстановлением  $O_2$  в хлоропластах и, в частности, АБК-индуцированными клеточными ответами.  $H_2O_2$ , образующийся в хлоропластах, может непосредственно окислять SH-группы в белковых факторах как, в частности, это показано для пероксиредоксинов. По-видимому, основную роль в передаче сигнала играет изменение редокс-состояния отдельных метаболитов клетки, а также

модификация белковых факторов, приводящая, в конечном итоге, к экспрессии или репрессии отдельных генов. Использование современных молекулярно-биологических технологий, в частности, создание определенных мутантов, наблюдение за профилем экспрессирующихся генов и анализ протеома, в сочетании с методами классической биохимии и физиологии является перспективным подходом для решения данной проблемы. Внедрение методов системной биологии, в частности, математического описания и анализа метаболических потоков, а также построение кинетических моделей, предсказывающих поведение системы, является перспективным направлением моделирования сигнал-проводящих путей в растениях. И, наконец, неотъемлемой частью любой научной работы являются анализ и интеграция многочисленных данных литературы, которые могут быть значительно облегчены благодаря созданию персональных авторских тематических коллекций с помощью семантико-онтологического подхода и специализированного программного обеспечения. Совокупность перечисленных методов и технологий позволит нам существенно продвинуться в исследовании и понимании сигнальных путей и, соответственно, функционирования и устойчивости клетки и растения в целом.

**ИЗМЕНЕНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО ТРАНСПОРТА ЭЛЕКТРОНОВ  
В ПРОРОСТКАХ ОВСА,  
РАСТУЩИХ НА НЕФТЕЗАГРЯЗНЕННЫХ ОЛИГОТРОФНЫХ ТОРФАХ**

**Alteration of photosynthetic electron transport  
in oat seedlings cultivated on oil-contaminated oligotrophic peats**

**И.Г. Стриж, Т.В. Жигалова, Ю.А. Завгородняя, С.Я. Трофимов**  
Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, г. Москва  
E-mail: [irina.strizh@mail.ru](mailto:irina.strizh@mail.ru)

Загрязнение почв нефтью и нефтепродуктами является одной из наиболее острой и насущной проблемой биогенезов и, в частности, фитоценозов Севера России. Основной особенностью этой проблемы является формирование целой совокупности абиотических факторов, оказывающих неблагоприятное действие на растения. Помимо токсического и осмотического эффектов, вызываемых непосредственно углеводородами и гидрофобными частицами нефти, компоненты нефтепромысловых сточных вод и высокоминерализованные пластовые воды могут приводить к засолению почв. Негативное влияние этих факторов усугубляется недостатком не-

которых элементов минерального питания в олиготрофных торфах. Рекультивация почв и внесение минеральных удобрений являются основным подходом к решению этой проблемы. В настоящей работе исследовали фотохимическую активность проростков овса (*Avena sativa* L.), выращиваемых в лабораторных условиях в нефтезагрязненных олиготрофных торфах. Одной из задач являлась оценка влияния минеральной подкормки на фотохимические процессы.

Функциональное состояние фотосинтетического аппарата 10-дневных проростков овса *in vivo* оценивали по параметрам кривой индукции флуоресценции и *in vitro* – по скорости выделения и поглощения кислорода изолированными хлоропластами. Квантовый выход первичного разделения зарядов в ФСII мало отличается в проростках овса, выращенных в стандартной почвенной культуре (контроль) и отобранных случайным образом нефтезагрязненных образцах почвы (опыт). Внесение минеральной подкормки приводило к увеличению на 20 % эффективности разделения зарядов в ФСII. Исходя из кривой индукции флуоресценции, можно говорить о слабо выраженной способности опытных растений к формированию электрохимического градиента, необходимого для синтеза АТФ. Скорость фотохимического тушения флуоресценции в опытных растениях была ниже, по сравнению с контролем, а внесение в почву удобрений приводило к значительному увеличению скорости тушения флуоресценции. Таким образом, полученные результаты показывают, что самые первые нарушения при нефтяном загрязнении связаны с нарушениями процессов запасаения энергии в фотосинтетической мембране, а внесение минеральной подкормки способствует повышению эффективности работы электрон-транспортной цепи (ЭТЦ) хлоропластов.

Скорость выделения кислорода в реакции Хилла в опытных и контрольных растениях различалась незначительно и составляла около  $55 \pm 5$  мкмоль/(мгХл·час). В вариантах, где в нефтезагрязненных торфах было обнаружено высокое содержание обменного натрия (до 50 ммоль экв/100 г), фотохимическая активность хлоропластов снижалась на 30-40 %. Внесение минеральной подкормки в этих вариантах приводило к повышению скорости выделения кислорода, абсолютная величина не превышала максимально возможного значения, которое наблюдалось в контрольных растениях. Фотовосстановление молекулярного кислорода в ЭТЦ хлоропластов (реакция Мелера) является физиологическим альтернативным путем переноса электронов при фотосинтезе. В стрессовых условиях, когда активность ферментов детоксикации активных форм кислорода (АФК) значительно снижена, этот процесс может инициировать окислительный стресс растений. В результате фотовос-

становления  $O_2$  в ЭТЦ хлоропластов образуются супероксид-анион радикал  $O_2^{\cdot-}$  и/или  $H_2O_2$ . Обнаружено, что как контрольные, так и опытные проростки овса отличаются достаточно высокой скоростью фотовосстановления  $O_2$  на уровне ФСІ по сравнению с другими злаками. У изолированных хлоропластов овса фотообразование  $O_2^{\cdot-}$  на уровне ФСІ составляло около 40 мкмоль/(мгХл·час), и увеличивалось на 20-30 % в хлоропластах растений овса, растущих на нефтезагрязненных торфах. Внесение минеральной подкормки приводило к снижению скорости фотогенерации супероксида в хлоропластах на уровне ФСІ. Противоположные данные были получены при регистрации фотопоглощения  $O_2$ , отражающего фотогенерацию  $H_2O_2$  в суспензии хлоропластов овса. Активность этой реакции, наоборот, была максимальна в контрольном варианте и снижалась на 40-50 % в опыте, а внесение минеральной подкормки в почву стимулировало фотообразование  $H_2O_2$ . Обнаруженное действие подкормки можно рассматривать как стабилизирующий эффект, механизм действия которого требует дальнейших исследований. Таким образом, в хлоропластах овса скорость фотовосстановления  $O_2$  с образованием АФК в реакции Мелера была четко сопоставима с вариантами почвы. Можно предположить, что обнаруженная активация фотогенерации супероксида в хлоропластах является одним из триггерных механизмов, запускающих окислительный стресс и ведущих к апоптозу растений, растущих на нефтезагрязненных торфах, в то время как уменьшение интенсивности фотообразования  $H_2O_2$  в условиях стресса может приводить к нарушению трансдукции «положительного» сигнала и, соответственно, снижению жизнеспособности растения.

#### РЕАКЦИЯ САМОСЕВА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ НА ДЕЙСТВИЕ ПРИРОДНЫХ СТРЕССОВ В РИЗОСФЕРЕ

##### Reaction of self-sown trees of *Pinus sylvestris* on nature stresses impact in rhizosphere

Н.Е. Судачкова, И.Л. Милютина, Л.И. Романова  
Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, г. Красноярск  
E-mail: [biochem@ksc.krasn.ru](mailto:biochem@ksc.krasn.ru)

В естественных условиях произрастания процессы роста и накопления биомассы древесных растений лимитируются экологическими факторами, пороговые значения которых создают стрессовые ситуации, негативно влияющие на эти процессы. Для Сибири наиболее актуально действие холодового, гипоксического и водного

стрессов. Все указанные типы стрессов непосредственно воздействуют на ризосферу деревьев, вызывая холодовой стресс на мерзлотно-рыхлых почвах, гипоксический – на заболоченных территориях и водный стресс из-за иссушения корнеобитаемого слоя почвы в засушливых условиях лесостепи на юге региона. Поскольку в естественных условиях на растения действуют одновременно несколько факторов, сложно выделить влияние лимитирующего. Поэтому в нашу задачу входило изучение влияния охлаждения, водного дефицита и гипоксии в ризосфере на морфогенез и метаболизм сосны обыкновенной в модельном опыте с искусственным охлаждением, иссушением и затоплением корневой системы 8-13-летнего самосева сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Центральной Сибири в сосняке бруснично-разнотравном на дерново-подзолистой почве в подзоне южной тайги (Емельяновский район Красноярского края). Охлаждение корневых систем естественного самосева осуществлялось путем задержки таяния снега на опытном участке с использованием теплоизолирующего покрытия, в опыте, имитирующем почвенную засуху, самосев изолировался от поступления осадков и внутрипочвенного стока, затопление проводилось в бетонной «ванне» площадью 30 м<sup>2</sup>, с 50 саженцами сосны.

Все перечисленные виды стрессовых воздействий существенно изменили морфометрические характеристики деревьев. В зависимости от интенсивности стрессового воздействия в большей или меньшей степени наблюдались снижение интенсивности роста в длину центрального и боковых побегов, уменьшение размеров и, как следствие, ассимилирующей поверхности хвои и уменьшение ширины годичного кольца древесины. Воздействие стрессов изменяет не только число трахеид в радиальном ряду клеток годичного гольца, но и размеры трахеид и толщину клеточных стенок, а также соотношение ранних и поздних трахеид в годичном кольце. Холодовой стресс вызывает снижение диаметра и толщины клеточной стенки трахеид, водный – снижение диаметра и увеличение толщины клеточной стенки, гипоксия увеличивает долю поздней древесины в годичном кольце и диаметр поздних трахеид.

Стрессовые ситуации существенно изменяют метаболизм сосны. Водный стресс проявляется в повышении содержания хлорофиллов в хвое, холодовой и гипоксический стрессы подавляют синтез зеленых пигментов, особенно хлорофилла *b*. Охлаждение корневых систем вызывает смещение сроков крахмального максимума в тканях, водный стресс способствует утилизации углеводов резервов, гипоксия в корневой сфере, напротив, стимулирует отложение углеводов в запас. Холодовой стресс инициирует повышение содержания общего и белкового азота в тканях. Водный стресс вызывает снижение белкового азота в тканях, гипоксический – белкового

и общего азота. Специфичным для холодового стресса является повышение содержания непротеиногенных аминокислот в тканях. Повышение концентрации гамма-аминомасляной кислоты (ГАМК) отмечается при гипоксии, холодовом стрессе и умеренном водном дефиците. Антиоксидантная система сосны реагирует снижением активности на водный стресс и активируется под действием холодового стресса и гипоксии. Стресс-специфичны также изменения активности гидролитических ферментов.

Таким образом, воздействие различных стрессоров вызывает неспецифические изменения морфогенеза ассимилирующих органов и в то же время специфично действует на структуру годичного кольца древесины, состав метаболитов, активность антиоксидантной системы, что делает возможной диагностику стрессового состояния растений по совокупности морфологических и биохимических характеристик.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ-ККФН № 07-04-96816.

#### **АНАЛИЗ ВЛИЯНИЯ ЭЛЕКТРИЧЕСКИХ СИГНАЛОВ НА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКУЮ АКТИВНОСТЬ ЛИСТЬЕВ ГЕРАНИ**

##### **Analysis of electrical signals effect on photosynthetic activity of geranium leaves**

**В.С. Сухов, В.О. Крауз, С.С. Пятыхин, В.А. Опритов, Н.А. Бычкова**  
Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского,  
г. Нижний Новгород  
E-mail: *kbf@bio.unn.ru*

Одной из особенностей высших растений является их способность к быстрому и обратимому системному ответу при действии локальных раздражителей. Его развитие связывают с генерацией и распространением электрических сигналов (ЭС), однако существуют и другие гипотезы. Слабо изученными остаются и механизмы развития ответа, что особенно актуально в отношении изменений фотосинтетической активности (ФСА). Задачей настоящей работы является изучение участия ЭС в развитии изменений ФСА, индуцированных действием локальных раздражителей, и анализ возможных механизмов ответа.

Объектом исследования служили листья герани, отделенные от растения за сутки до эксперимента. Раздражение наносили прикосновением льда (15 с) или точечным ожогом (1-2 с). ЭС регистрировали при помощи стандартной электрофизиологической уста-

новки экстраклеточно (элетрод сравнения на кончике листовой пластинки, измерительный – на ее основании). Состояние ФСА оценивали по параметрам замедленной флуоресценции (ЗФ) листовой пластинки. Индукционные кривые ЗФ регистрировали с помощью однолучевого фосфороскопа, при этом оценивали такие их параметры, как амплитуда (контролем служила амплитуда ЗФ у нераздраженного листа того же растения) и стационарный уровень (контролем служила величина стационарного уровня этого же листа до нанесения раздражения). Кривые затухания (секундный диапазон) регистрировали с помощью собранной из стандартных блоков установки, при этом оценивали светосумму ЗФ (3-48 сек). Контролем служила светосумма ЗФ этого же листа до нанесения локального раздражения.

Показано, что прикосновение льда не вызывало распространения ЭС и изменений ЗФ. Точечный ожог индуцировал генерацию ЭС и влиял как на параметры индукционной кривой, так и на светосумму секундной компоненты ЗФ, что, по-видимому, отражало изменения ФСА листа герани. При этом в ответе ФСА можно было выделить два этапа. На первом этапе (1-15 мин. после раздражения) происходило значительное увеличение стационарного уровня индукционной кривой ЗФ (в три раза) и снижение светосуммы секундной компоненты свечения (на 30 %). Амплитуда индукционной кривой ЗФ менялась слабо. На втором этапе (15-40 мин.) преимущественно возрастала амплитуда ЗФ (на 40 %) при отсутствии выраженных изменений в кинетике снижения ответов стационарного уровня и светосуммы свечения.

По общей длительности и времени развития максимума (3-4 мин.) первый этап ответа совпадал с индуцированным ЭС угнетением поглощения  $\text{CO}_2$  и снижением фотохимического выхода флуоресценции, которые были показаны некоторыми исследователями. Было сделано предположение, что он связан с инактивацией поглощения  $\text{CO}_2$ . Для проверки этой гипотезы за сутки до эксперимента листовая пластинка листьев герани была обработана вазелином (газообмен листа был снижен). При этом наблюдалось более чем двукратное уменьшение первого этапа ответа по светосумме секундной компоненты ЗФ и отсутствовали изменения второго этапа. Полученный результат подтверждал связь первого этапа ответа с темновой стадией фотосинтеза.

В ходе дальнейшего исследования авторами была разработана математическая модель кривой затухания ЗФ. На основе ее анализа было показано, что снижение интенсивности процессов темновой стадии фотосинтеза действительно могло вызывать изменения параметров ЗФ, близкие наблюдаемым на первом этапе ответа ФСА. Кроме того, было показано, что изменения параметров ЗФ, соот-

ветствующие второму этапу ответа, могли быть связаны со снижением ионной проницаемости тилакоидной мембраны.

Таким образом, на основании полученных результатов можно заключить, что (1) для развития ответа ФСА требовалась генерация ЭС и (2) ответ ФСА включал в себя два этапа, первый из которых был, по-видимому, связан с темновой стадией фотосинтеза (со снижением поглощения  $\text{CO}_2$ ), а второй мог быть обусловлен изменением состояния тилакоидной мембраны (уменьшением ее ионной проницаемости). Учитывая данные литературы о том, что ЭС вызывают обратимое повышение неспецифической устойчивости растений (преадаптация), можно предположить, что индуцированный ЭС ответ ФСА мог в дальнейшем участвовать в развитии процесса преадаптации.

#### ДИНАМИКА РАДИОАДАПТИВНОГО ОТВЕТА ПРОРОСТКОВ *PISUM SATIVUM*

##### Dynamics of radioadaptive response of *Pisum sativum* seedlings

С.В. Сытник, А.Н. Михеев

Институт клеточной биологии и генетической инженерии НАН Украины,  
г. Киев

E-mail: revnuk@mail.ru

Радиоадаптивные ответы (РО) проростков гороха *Pisum sativum* L. изучали в динамике по интегральным ростовым параметрам (скорость роста главного корня и стеблей, масса органов проростков, количество боковых корней). Показано, что гамма-облучение сухих семян в дозе 5 Гр вызывало стимуляцию ростовых показателей. Последующее облучение стимулированных таким образом проростков в тест-дозе 6 Гр позволило установить повышение их радиоустойчивости по сравнению с проростками, выращенными из необлученных семян. Были получены дозовые зависимости адаптированных и неадаптированных проростков при их облучении в тест-дозах 0, 1.5, 3.0, 5.0, 7.0, 9.0 и 11.0 Гр. Установлено, что наиболее значительное проявление РО наблюдалось в достаточно узком интервале доз, а интенсивность проявления данного эффекта на различных этапах развития радиационного поражения зависела от физиологического состояния растения (наличия или отсутствия стимуляции) в момент действия тестирующей дозы. В результате облучения трех- и четырехсуточных проростков (адаптирующая доза составляла в разных опытных вариантах 1.0, 1.5 или 2.0, а тестирующая – 4.0, 6.0, 8.0 и 10.0 Гр) была установлена зависимость интенсивности проявления РО от величины примененной

адаптирующей дозы. Дозовые зависимости тангенсов угла наклона кривых роста проростков, облученных в разных адаптирующих дозах, позволили констатировать изменение одного из основных параметров, характеризующих радиоустойчивость, а именно – увеличение размера плеча дозовых зависимостей, что, возможно, указывает на интенсификацию восстановления от сублетальных повреждений, а следовательно, и на возможную роль этого процесса в повышении радиоустойчивости, т.е. в индуцировании радиоадаптации.

#### **СПЕЦИФИКА ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ГЛУТАТИОНПЕРОКСИДАЗЫ РАЗЛИЧНЫХ ПО УСТОЙЧИВОСТИ К КАДМИУ СОРТОВ ГОРОХА**

##### **Specific of glutathione peroxidase functioning of pea sorts different on stability to the cadmium**

**Д.В. Сыщиков**

Криворожский ботанический сад НАН Украины, г. Кривой Рог  
E-mail: [botgard@ukrtel.dp.ua](mailto:botgard@ukrtel.dp.ua)

Проблема адаптации растений к экстремальным условиям существования занимает ключевое место в вопросах эволюционной теории и до последнего времени является наиболее дискуссионной. Раскрытие механизмов формирования адаптационных реакций организмов, нацеленных на формирование устойчивости к изменению эдафических условий, невозможно без изучения антиоксидантных систем, в частности глутатионзависимой, которая принимает активное участие в биохимических процессах защиты растительной клетки при стрессовом воздействии различных абиотических факторов. Поэтому целью наших экспериментов было исследование функционирования глутатионпероксидазы в вегетативных органах проростков гороха с различной толерантностью к действию кадмия.

Объектами исследований были проростки гороха посевного сортов Харьковский янтарный и Резонатор, которые выращивались в виде водных культур на дистиллированной воде, содержащей ионы  $Cd^{2+}$  в концентрации 40 мг/л, параллельно был поставлен контрольный вариант опытов на дистиллированной воде. Определение активности глутатионпероксидазы проводили у 10-дневных проростков.

Анализ данных модельных экспериментов показал, что в контрольных условиях основная масса глутатионпероксидазной активности у проростков обоих сортов сосредоточена в ассимиляци-

онном аппарате и превышает аналогичные показатели функционирования фермента в корнях в среднем в 2.8 раза. Также следует отметить, что у проростков более толерантного сорта Харьковский янтарный отмечены большие (в 1.8-2.2 раза) абсолютные значения активности исследуемого фермента как в листьях, так и в корневой системе. По нашему мнению, полученные данные объясняются большей скоростью функционирования глутатионпероксидазного redox комплекса у более устойчивого сорта гороха и наличием достаточного количества восстановленного субстрата для протекания ферментативных реакций антиоксидантных ферментов.

В вариантах опытов с внесением кадмия в среду выращивания проростков неустойчивого сорта Резонатор происходит активация функционирования фермента, свидетельством чего является повышение его активности в 1.5 раза в ассимиляционном аппарате и в 1.9 раз – в корневой системе проростков по сравнению с контрольными растениями. Полученные данные большей активности глутатионпероксидазы в корнях, скорее всего, объясняются тем, что в модельных опытах проростки выращивались в виде водных культур, и поступление кадмия в растения происходило исключительно через корневую систему. Наряду с этим, в вегетативных органах более металлотолерантного сорта Харьковский янтарный отмечено статистически достоверное снижение активности исследуемого фермента в среднем в 1.7 раза. Следовательно, можно сделать предположение, что у проростков устойчивого сорта Харьковский янтарный, во-первых, глутатионпероксидазная антиоксидантная ферментативная система не играет ведущей роли в механизмах защиты и детоксикации интермедиатов стрессового воздействия, а включается в целый комплекс энзиматических антиоксидантных систем, во-вторых – вероятно, происходит интенсификация исключения ионов кадмия из активного клеточного метаболизма путем комплексобразования. Наряду с этим проростки неустойчивого сорта Резонатор, возможно, более дефицитны по свободным антиоксидантам и их недостаток для снижения степени подвижности ионов тяжелых металлов (в частности кадмия) в некоторой степени компенсируют интенсификацией функционирования антиоксидантных ферментативных систем. Следует также отметить, что тенденция усиления функционирования глутатионпероксидазы в ассимиляционном аппарате проростков обоих сортов гороха сохраняется и при внесении токсикантов.

Таким образом, анализ полученных экспериментальных данных позволил выявить несколько тенденций изменения активности глутатионпероксидазы в вегетативных органах проростков гороха сортов, различных по устойчивости к токсическому воздействию тяжелых металлов. По нашему мнению, разная направлен-

ность изменения энзиматической активности обуславливается сортоспецифичностью процессов аккумуляции ионов тяжелых металлов и концентрацией свободных антиоксидантов (глутатион, аскорбиновая кислота, токоферолы и др.).

### ВЛИЯНИЕ СТРЕСС-ФАКТОРОВ И АБСЦИЗОВОЙ КИСЛОТЫ НА ЭКСПРЕССИЮ ГЕНА ТРАНСКРИПЦИОННОГО ФАКТОРА CBF У РАСТЕНИЙ ОГУРЦА

#### Effects of stress factors and abscisic acid on gene expression of CBF transcription factor

В.В. Таланова, Л.В. Топчиева, А.Ф. Титов, И.Е. Малышева  
Институт биологии Карельского НЦ РАН, г. Петрозаводск  
E-mail: [talanova@krc.karelia.ru](mailto:talanova@krc.karelia.ru)

Адаптация растений к неблагоприятным факторам внешней среды связана с многочисленными изменениями в их клетках и тканях, включая экспрессию генов стрессовых (шоковых) белков и транскрипционных факторов. В данной работе проведено изучение экспрессии гена транскрипционного фактора CBF у растений огурца с. Зозуля при действии низкой (10 °C) и высокой (38 °C) закаливающих температур, хлорида натрия и абсцизовой кислоты (АБК).

Тотальную РНК выделяли с помощью набора «AquaPure RNA Isolation Kit» (Bio-Rad) и обрабатывали ДНК-азой («Силекс»). Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) в режиме реального времени проводили на приборе iQ5 (Bio-Rad), используя набор «iScript One-Step RT-PCR Kit», в котором ПЦР совмещена с обратной транскрипцией. Амплификацию фрагмента CBF1 размером 104 п.н. проводили с помощью прямого и обратного праймеров (TGTTTGGGATGCCGACTTTGTTG и GTCAACATCTCCTTCGCCGTCAT соответственно). Специфичность продукта проверяли плавлением амплифицированных фрагментов ДНК. Одновременно анализировали изменение холодо-, тепло- и солеустойчивости растений по реакции клеток листа на соответствующие тестирующие воздействия.

Установлено, что действие на проростки огурца температуры 10 °C в течение одних суток вызывает повышение уровня экспрессии гена транскрипционного фактора CBF1 примерно в 1.5 раза. К этому моменту заметно увеличивалась холодоустойчивость клеток листьев и отмечено значительное накопление в них свободной АБК.

Экзогенная АБК ( $10^{-4}$  М) стимулировала экспрессию данного гена уже при оптимальной температуре (25 °C). Однако при холодом закаливании в присутствии АБК дополнительного увеличе-

ния уровня экспрессии гена по сравнению с вариантом «холодовое закаливание без АБК» не происходило. Отметим, что обработка проростков АБК приводила к повышению холодоустойчивости проростков огурца в условиях нормальной температуры и при холодовом закаливании.

В условиях высокой закаливающей температуры (1 и 24 ч) увеличение теплоустойчивости клеток листа огурца сопровождалось повышением уровня экспрессии гена транскрипционного фактора СВF1 примерно в 1.3-1.5 раза. Предобработка проростков АБК способствовала дополнительному повышению теплоустойчивости при закаливании, но практически не влияла на экспрессию данного гена.

Аналогично влиянию закаливающих температур, краткосрочное (1 ч) и более длительное (24 ч) воздействие NaCl (120 мМ) на проростки огурца вызывало усиление экспрессии гена транскрипционного фактора СВF1, и при этом возрастала их устойчивость к засолению. Интересно, что экзогенная АБК способствовала повышению не только солеустойчивости, но и холодо- и теплоустойчивости проростков.

В целом, полученные данные позволяют предположить, что повышение общей (неспецифической) устойчивости растений огурца под влиянием низкой и высокой закаливающих температур и хлорида натрия связано с увеличением уровня экспрессии гена транскрипционного фактора СВF1, а один из возможных механизмов положительного действия АБК в отношении устойчивости связан с ее влиянием на экспрессию данного гена.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (№ 05-0497151р, № 06-04-49107).

#### **ИОНООБМЕННЫЕ СВОЙСТВА КЛЕТОЧНОЙ СТЕНКИ ХВОИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ У ДЕРЕВЬЕВ РАЗНОЙ ЖИЗНЕННОСТИ**

##### **Ion exchange peculiarities of pine needle cell wall in different life conditions**

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

<sup>1</sup> Петрозаводский государственный университет, г. Петрозаводск

E-mail: [eterebova@snw.ru](mailto:eterebova@snw.ru)

<sup>2</sup> Институт леса Карельского НЦ РАН, г. Петрозаводск

Жизненное состояние, или жизненность растений, это многогранное понятие. Оно отражает как существование отдельного организма, так и всей популяции. Категории жизненного состояния растений выделяют визуально по морфологическим признакам (биометрические характеристики хвои, хлорозы, некрозы). Любым мор-

фологическим перестройкам предшествуют биохимические изменения как на уровне клетки, так и всего организма, изучение которых представляет большой интерес. Первым барьером на пути проникновения воздушных поллютантов внутрь клетки является клеточная стенка хвои. Это сложная многокомпонентная система, состав которой меняется в ходе клеточного цикла, роста и развития. Устойчивость растений к высоким концентрациям металлов напрямую зависит от способности различных тканей растения аккумулировать металлы в клеточной стенке, депонирующие возможности которой ограничены. В данной связи представляет интерес изучение физико-химических свойств клеточных стенок хвои деревьев сосны обыкновенной, относящихся к разным категориям жизненного состояния. Цель исследования – изучить ионообменные свойства клеточных стенок хвои деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) разного жизненного состояния в условиях промышленного загрязнения серой и тяжелыми металлами. Хвою сосны обыкновенной собирали на участке 30 км от Мончегорского комбината «Североникель» (тяжелые металлы, SO<sub>2</sub>), в зоне деградации экосистем, где в одних условиях представлены деревья четырех категорий (здоровые – I категория, усыхающие – IV категория). Тип биогеоценоза – сосняк чернично-вороничный, породный состав 10Сед.Б, 80-60 лет. Клеточные стенки изолировали путем последовательной обработки образцов растворами щелочи, кислоты и воды. Для определения качественного и количественного составов ионообменных групп проводили потенциметрическое титрование, которое осуществляли методом отдельных навесок.

В результате проведенного исследования было получено, что в условиях загрязнения клеточные стенки хвои деревьев сосны разного жизненного состояния имеют одинаковый качественный состав ионообменных групп, который сходен с составом клеточных стенок покрытосемянных травянистых растений и лишайников. Так, в структуре клеточных стенок хвои сосны обыкновенной было выделено четыре типа ионообменных групп: три катионообменные (–COOH α-D-полигалактуроновой кислоты (ПГУК), –COOH не относящиеся к ПГУК и фенольные) и одна анионообменная (амидная) группы. Различия между клеточными стенками хвои деревьев сосны разного жизненного состояния отмечали в значении коэффициента набухания (от 1.2 до 1.5 г.Н<sub>2</sub>О/г. сух. клет. ст. у деревьев I категории и от 1.4 до 2.1 г.Н<sub>2</sub>О/г. сух. клет. ст. у деревьев IV категории). Существенные отличия между деревьями двух категорий жизненного состояния были обнаружены в содержании ионогенных групп. В клеточных стенках хвои сосны I категории (здоровые), по сравнению с IV категорией (усыхающие), содержалось в два раза больше –COOH групп, не относящихся к ПГУК, в два раза

больше фенольных групп лигнина и в три раза больше –СООН групп ПГУК. У деревьев сосны IV категории отмечено более высокое содержание азота в клеточных стенках, что косвенно свидетельствует об увеличении количества амидных групп в клеточных стенках хвои угнетенных растений. Проявление различий в содержании ионообменных групп в клеточных стенках хвои, возможно, связано с разной устойчивостью деревьев сосны к поллютантам, которая может быть результатом как генотипических различий (мутации, комбинирование аллелей), так и онтогенетических изменений (взаимодействия в процессе морфогенеза, гистогенеза, цитогенеза). У ослабленных растений из-за «структурной недостаточности» (т.е. меньшего количества ионообменных групп) часть общего потока тяжелых металлов не задерживается клеточной стенкой или реактивными центрами апопласта. В результате тяжелые металлы, поступая через плазматическую мембрану в цитозоль, вызывают различные нарушения метаболических процессов внутри клетки. Результатом этого может быть снижение лигнификации. Именно у усыхающих сосен содержание фенольных групп лигнина в клеточной стенке хвои было в два раза ниже, по сравнению со здоровыми. Нарушение ионообменных свойств клеточных стенок у ослабленных деревьев сосны обыкновенной в условиях загрязнения снижает их детоксикационные возможности. В результате происходят изменения на уровне основных обменов и снижение интегральных параметров организма. Морфологически эти процессы диагностируются появлением сильно ослабленных и усыхающих деревьев сосны. Можно предположить, что разделение деревьев сосны по категориям жизнеспособности может быть связано с разным составом, а следовательно, и разной способностью клеточных стенок хвои к детоксикации в условиях загрязнения.

#### **ГИСТЕРЕЗИС ДИФУЗИОННОГО СОПРОТИВЛЕНИЯ ЛИСТЬЕВ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ В УСЛОВИЯХ ВОДНОГО СТРЕССА**

##### **Hysteresis of the winter wheat leaves diffuse resistance under water stress**

**В.И. Ткачев, Л.М. Михальская**

Институт физиологии растений и генетики НАН Украины, г. Киев

В условиях дефицита воды устьицы играют прямую роль в формировании водо-, газо- и теплообмена растений и, следовательно, фотосинтеза и транспорта ассимилятов. Для выяснения адаптивной реакции регуляторных систем функционирования адаптив-

ного аппарата нами проведены исследования диффузионного сопротивления (ДС) листьев при водном дефиците закаленных и незакаленных растений контрастных по засухоустойчивости сортов озимой пшеницы. Показано, что графики зависимости ДС от водного потенциала листьев не совпадают для закаленных и незакаленных растений, а образуют один по отношению к другому две петли с узлом в точке пересечения и подобны графику двойного гистерезиса. Гистерезисное выравнивание кривых ДС для закаленных растений свидетельствует о проявлении адаптивной регуляции процессов энерго- и водообмена в условиях засухи. На графиках выделяются две зоны: зона 1, в пределах водного дефицита листьев 23-30 %, когда для незакаленных растений засухоустойчивых сортов по сравнению с менее устойчивыми наблюдается большее ДС листьев. Для зоны 2 характерно пересечение кривых зависимости ДС от водного потенциала для закаленных и незакаленных растений, которая лежит в пределах водного дефицита 28-36 %. Данные критические зоны связаны с физиологическими процессами, вызванными водным стрессом: диапазон первой зоны совпадает с величинами водного дефицита, когда появляются симптомы постоянного увядания. Зона 2 соответствует процессам необратимой перестройки структурно-функциональных систем клеток и переходу энергообмена растений пшеницы на новое стационарное состояние.

Нами проведены модификация и оценка параметров математической модели устьичного сопротивления, предложенной Ю.К. Росс. Показано, что параметр  $E$  модели связан с обратимыми реакциями растений на дефицит воды, такими как изменения фитогормонального баланса, осмотических составляющих цитоплазмы и мобильными перестройками мембран. Параметр  $K$  формирует необратимые реакции, которые направлены на усиление кутилизации клеток устьичной щели и внутреннего свободного пространства, увеличение фракций связанной воды или структуризацию воды в клеточных стенках в условиях засухи. Степень гистерезисности ДС определяется сочетанием обратимых и необратимых процессов адаптации сортов озимой пшеницы к фактору обезвоживания.

**ИЗМЕНЕНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ЛИСТА ЯЧМЕНЯ  
ПРИ СМЕНЕ УРОВНЯ ИНСОЛЯЦИИ****Transformation of barley leaf photosynthetic activity  
under the change of insolation****Е.В. Тютерева, Т.Г. Маслова, О.В. Войцеховская**Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург  
E-mail: [gamalei1@fromru.com](mailto:gamalei1@fromru.com)

Излагаются результаты изучения изменений фотосинтетической активности листьев взрослых растений ячменя сорта *Donaria* («дикий тип») и мутанта ячменя *chlorina 3613*, в светособирающем комплексе которого полностью отсутствует хлорофилл *b* (хл *b*). Предполагается, что отсутствие хл *b* может приводить к тому, что растение в той или иной мере теряет возможность эффективно приспособляться к изменениям режима инсоляции.

Растения ячменя *Donaria* и *chlorina 3613* и контрольных, и экспериментальных групп были выращены в открытом грунте в летний период 2006 г. в условиях, максимально приближенных к естественным. Растения после достижения фенофазы «выход в трубку – начало колошения» подвергались экспериментальному воздействию – смене уровня инсоляции. Воздействие осуществлялось в двух вариантах: 1) растения затеняли марлевыми пологам до 60 или 40 % от полной солнечной инсоляции и в течение семи суток пребывания под пологом исследовали; 2) растения сначала затеняли до 60 или 40 % от полной инсоляции на семь суток, а затем открывали и в течение последующих семи суток изучали.

Далее приведены результаты измерения содержания хлорофиллов и суточного хода интенсивности видимого фотосинтеза по летнему времени РФ в часовом поясе Санкт-Петербурга.

Содержание хлорофиллов в ацетоновых вытяжках пигментов определено спектрофотометрически (Spectord UV-VIS). Наличие или отсутствие хл *b* в вытяжках было проконтролировано хроматографически (бумажная хроматография). Интенсивность видимого фотосинтеза (по поглощению CO<sub>2</sub>) в течение суток с интервалом в 1 час определена газометрически (газоанализатор LCA-4).

Содержание хлорофиллов в листьях всех экспериментальных групп растений сорта *Donaria* изменялось в соответствии с закономерностями, сформулированными В.Н. Любименко для растений, произрастающих в условиях разного уровня инсоляции: суммарное содержание хлорофиллов увеличивалось при понижении уровня инсоляции и уменьшалось до прежнего уровня при возврате к полной инсоляции (при возврате после 40 % с 14.32±0.06 до 10.54±

0.08 мкг/мг сухой массы); при понижении уровня инсоляции наблюдалось снижение соотношения хл *a*/хл *b* (с 3.4 до 2.7), а при возврате к уровню полной инсоляции соотношение хл *a*/хл *b* увеличивалось (с 2.6 до 3.4).

Максимум интенсивности видимого фотосинтеза контрольных растений сорта *Donaria* приходился на 9-10 ч (20-22  $\mu\text{M CO}_2/\text{m}^2\text{s}$ ), после которого фотосинтез интенсивно продолжался до 17 ч (18-19  $\mu\text{M CO}_2/\text{m}^2\text{s}$ ). Максимум интенсивности видимого фотосинтеза контрольных растений *chlorina 3613* приходился на 10-11 ч (12-13  $\mu\text{M CO}_2/\text{m}^2\text{s}$ ), а после 13 ч имело место резкое падение интенсивности до значений 2-6  $\mu\text{M CO}_2/\text{m}^2\text{s}$ ; второй кратковременный пик видимого фотосинтеза приходился на 16-17 ч (10-12  $\mu\text{M CO}_2/\text{m}^2\text{s}$ ). Таким образом, видимый фотосинтез на протяжении суток в листьях контрольных растений *chlorina 3613* и *Donaria* осуществляется с разной интенсивностью и разным расположением максимумов.

Через семь суток затенения растений *chlorina 3613* и до 60, и до 40 % уровня полной инсоляции содержание хл *a* увеличилось на 20 и 36 % соответственно. На седьмые сутки после возврата к полной инсоляции из уровня 60 % инсоляции содержание хл *a* уменьшилось на 19 %.

Особенной оказалась экспериментальная группа растений *chlorina 3613*, которой полная инсоляция была возвращена после пребывания под пологом при 40 % уровне инсоляции. Содержание хл *a* в растениях особенной группы *chlorina 3613* в течение семи суток после возвращения полной инсоляции не только не понизилось, но неожиданно увеличилось с  $7.28 \pm 0.12$  до  $8.18 \pm 0.14$  мкг/мг сухой массы. Эта величина оказалась, во-первых, значительно выше содержания хл *a* в растениях контрольной группы *chlorina 3613* ( $5.5 \pm 0.18$ ), и, во-вторых, была соизмеримой с содержанием хл *a* в растениях контрольной группы сорта *Donaria* ( $8.15 \pm 0.15$ ).

В этой же группе растений *chlorina 3613* через семь суток после возврата к полной инсоляции изменился характер суточного хода видимого фотосинтеза (по сравнению с контролем *chlorina 3613*): возросли величины предполуденного и послеполуденного максимумов (до 18-20 и 18  $\mu\text{M CO}_2/\text{m}^2\text{s}$  соответственно) на фоне большей его средней интенсивности, которая стала соизмеримой со средней интенсивностью фотосинтеза сорта *Donaria*. Общий вес зерна и вегетативная масса растений данной группы к концу вегетации превысили значения этих характеристик во всех других группах растений *chlorina 3613*.

Растение *chlorina 3613*, несмотря на отсутствие хл *b*, не теряет способности варьировать фотосинтетическую активность как при понижении, так и при обратном повышении уровня инсоляции.

**ПЛАСТИДЫ И МИТОХОНДРИИ ХЛОРОФИЛЬНЫХ МУТАНТОВ  
ПОДСОЛНЕЧНИКА В НОРМЕ И ПОСЛЕ ОКИСЛИТЕЛЬНОГО СТРЕССА****Plastids and mitochondrias of the sunflower chlorophyll mutants  
in normal and oxidatizing stress conditions****А.В. Усатов<sup>1</sup>, Г.М. Федоренко<sup>2</sup>, Е.В. Машкина<sup>1</sup>**<sup>1</sup> Научно-исследовательский институт биологии  
Южного федерального университета, г. Ростов-на-Дону  
E-mail: *usatova@mail.ru*<sup>2</sup> Южный научный центр РАН, г. Ростов-на-Дону  
E-mail: *gfedorenko@mail.ru*

При исследовании устойчивости растений к неблагоприятным факторам внешней среды определенный интерес вызывает тонкая структура пластид и митохондрий, в связи с тем, что резистентность организма во многом зависит от функциональной активности этих энергообразующих органелл. В данной работе приведены данные сравнительного анализа ультраструктурных показателей хлоропластов и митохондрий клеток листовой ткани подсолнечника в норме и после окислительного стресса. Объектом исследования служили растения инбредной линии 3629 и полученный на ее генетической основе пластидный хлорофильный мутант *en:chlorina-7*, а также зеленый ревертант *г-en:chlorina-7*. Окислительный стресс моделировали гипербарической оксигенацией (ГБО). Обработку проростков ГБО проводили в барокамерах чистым кислородом под давлением 0.7 МПа в течение первых 10 ч роста растений. Для электронного анализа ультраструктуры органелл использовали первую пару настоящих листьев проростков.

Количественный анализ электроннограмм клеточных фрагментов исследуемых форм в контроле позволил выявить различия их ультраструктурной организации. Так, при сходной средней площади среза пластид площадь их внутренних мембран у мутанта существенно меньше, чем у исходной формы 3629 и ревертанта *г-en:chlorina-7* (на 40 и 30 % соответственно), что, очевидно, связано с пониженным содержанием в пластидах мутанта *en:chlorina-7* зеленых пигментов. Степень набухания митохондрий у мутантных форм выше по сравнению с исходной линией, а электронная плотность матрикса значительно ниже. Площадь среза митохондриальных крист наибольшая у линии 3629, что может свидетельствовать о высокой интенсивности процессов аэробного дыхания.

После окислительного стресса на фоне незначительного увеличения площади среза пластид выявлено уменьшение площади среза внутренних мембран хлоропластов у всех исследуемых линий

(на 40 % – у исходной линии и ревертанта и 20 – у *en:chlorina-7*). Степень набухания митохондрий линии 3629 возросла по сравнению с контролем более чем на 40 %, а у мутантных линий, напротив, произошло снижение значения этого параметра почти в два раза. Площадь среза митохондриальных крист у исходной линии уменьшилась (на 30 %), а у мутантных форм увеличилась более чем в два раза.

Таким образом, после окислительного стресса выявленные изменения ультраструктуры пластид и митохондрий, отражающие снижение уровня их функциональной активности, оказались наиболее выраженными у исходной линии 3629. У мутантных форм, напротив, отмечена нормализация структуры митохондрий, которая наиболее выражена у ревертанта. Очевидно, эти структурные особенности органелл связаны с более высокой устойчивостью мутантных форм к окислительному стрессу, выявленную нами ранее на организменном (всхожесть семян, динамика роста и развития растений) и клеточном уровнях, по сравнению с исходной линией.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ р\_юг (06-04-96754).

**УСТОЙЧИВОСТЬ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ  
К ДЕЙСТВИЮ ПОВЫШЕННЫХ ТЕМПЕРАТУР  
КАК ПРЕДПОЛАГАЕМОГО ПРЕДСТАВИТЕЛЯ ФОТОТРОФНОГО ЗВЕНА  
БИОРЕГЕНЕРАТИВНЫХ СИСТЕМ ЖИЗНЕОБЕСПЕЧЕНИЯ**

**Tolerance of the photosynthetic apparatus of wheat plants  
to action of the increased temperatures as prospective representative  
phototroph link of bioregenerative life-support systems**

**С.А. Ушакова<sup>1</sup>, А.А. Тихомиров<sup>1</sup>, Т.К. Головкин<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Институт биофизики Сибирского отделения РАН, г. Красноярск  
E-mail: [ubflab@ibp.ru](mailto:ubflab@ibp.ru)

<sup>2</sup> Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар  
E-mail: [t\\_golovko@ib.komisc.ru](mailto:t_golovko@ib.komisc.ru)

Биорегенеративные системы жизнеобеспечения человека являются частным случаем частично замкнутых искусственных экологических систем, в которых потребности звеньев системы удовлетворяются как за счет круговорота веществ, так и за счет их запасов. При этом главная роль в круговороте воды, воздуха и частиц пищи отводится фототрофному звену, основную часть которого должны составлять высшие сельскохозяйственные растения. Устойчивое функционирование такой системы в значительной степени определяется устойчивостью работы фотосинтезирующего зве-

на. Поэтому важно знать поведение растительного звена в норме и при возникновении внештатных ситуаций, которые могут привести к нарушению продукционной деятельности растений, в результате чего могут существенно нарушиться условия жизни человека. Цель настоящих исследований – выявление ответных реакций фотосинтетического аппарата растений пшеницы на уровне листа и фитоценоза на 20-часовое воздействие повышенной температуры воздуха ( $T = 35\text{ }^{\circ}\text{C}$ ), относящейся к зоне закалывающих температур по отношению к исследуемым растениям, в зависимости от интенсивности света во время действия стресс-фактора.

В качестве объектов исследования были взяты двухнедельные ценозы яровой пшеницы (линия 232), основной культуры для формирования растительной диеты европейского типа. Короткостебельный и устойчивый к полеганию сорт 232 был выведен специально для использования в системах жизнеобеспечения. Ценоз этой линии пшеницы обеспечивает определенную стабильность своей структуры в течение большей части вегетационного периода. Линия 232 имеет сравнительно короткую вегетацию, которая в условиях используемых радиационных режимов составляет около 60-70 суток. До воздействия стресс-фактором ценозы были выращены при температуре воздуха  $24\text{ }^{\circ}\text{C}$  и интенсивности фотосинтетически активной радиации (ФАР), равной  $150\text{ Вт/м}^2$ . Субстратом для корнеобитаемой зоны служил керамзит, в качестве питательного раствора была использована смесь Кнопа с добавками микроэлементов и цитрата железа.

Было проведено три серии экспериментов, отличающиеся во время 20-часового воздействия повышенной температуры воздуха ( $T = 35\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) интенсивностью ФАР, которая была равна 240, 150 или  $70\text{ Вт/м}^2$ . Выбор уровней облученности при повышении температуры в камере диктовался особенностями реакции фитоценозов и имеющимися техническими возможностями. Нижнюю границу облученности выбирали близкой к уровню компенсационной точки фотосинтеза ценозов пшеницы, что соответствует  $70\text{ Вт/м}^2$  ФАР для сформированных в указанных условиях ценозов. Верхний уровень облученности ценоза был равен  $240\text{ Вт/м}^2$  ФАР. Концентрацию  $\text{CO}_2$  во время действия повышенной температуры поддерживали на уровне 0.2 %.

Состояние растений до, во время и после воздействия оценивали по показателям внешнего  $\text{CO}_2$ -газообмена ценозов пшеницы при повышенной и естественной концентрации  $\text{CO}_2$  по следующим показателям: видимый и фактический фотосинтез, суммарное выделение  $\text{CO}_2$  на свету, эффект Варбурга. О состоянии фотосинтетического аппарата растений судили по содержанию пигментов в листьях различных ярусов главного побега растений пшеницы.

Показано, что воздействие температурой 35 °С в течение 20 часов на ценоз пшеницы, независимо от уровня облученности ценоза во время этого воздействия, не приводит к значительным нарушениям фотосинтетической деятельности растений. Но во время действия стресс-фактора интенсивность связывания CO<sub>2</sub> и соотношение между окислительными и фотосинтетическими процессами определяются интенсивностью ФАР. Это позволяет предполагать, что при возникновении нестандартных ситуаций в БСЖО, связанных с повышением температуры, регулируя интенсивность ФАР, можно стабилизировать в ней газовый состав воздушной среды.

Работа выполнена при поддержке гранта ИНТАС № 05-1000008-8010 и комплексного интеграционного проекта СО РАН и УрО РАН № 5.16.

**УСТЬИЧНАЯ РЕАКЦИЯ НА ДЕФИЦИТ ВОДЫ У РАСТЕНИЙ ЯЧМЕНЯ,  
РЕКОМЕНДОВАННЫХ К РАЙОНИРОВАНИЮ  
В КОНТРАСТНЫХ КЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ**

**Stomatal reaction to water deficit in barley plants acclimated  
to contrasting regions**

**Р.Г. Фархутдинов, Р.Г. Фаизов, Л.Б. Высоцкая, Г.В. Шарипова, Д.С. Веселов,  
Г.Р. Кудоярова**

Институт биологии Уфимского НЦ РАН, г. Уфа  
E-mail: [farkhutdin@anrb.ru](mailto:farkhutdin@anrb.ru)

Разработка рекомендаций по районированию сортов требует нескольких лет испытания их урожайности в различных климатических условиях. Поэтому не прекращается поиск физиологических показателей, оценка которых в лабораторных условиях позволила бы прогнозировать урожайность растений в зависимости от климатических условий. Ранее нами было показано, что оценка устьичной реакции растений пшеницы на небольшое повышение температуры воздуха позволяет прогнозировать степень засухоустойчивости растений: растения, которые быстро закрывали устьица проявляли засухоустойчивость, а растения, склонные поддерживать высокую устьичную проводимость, давали высокий урожай на фоне достаточной влажности почвы. В данной работе мы пытались проверить, можно ли по устьичной реакции растений ячменя также прогнозировать их урожайность в полевых условиях на фоне различного уровня обеспеченности влагой.

Были отобраны два сорта ячменя, рекомендованные к возделыванию в Республике Башкортостан: сорт Михайловский и Прерия. Анализ результатов Госсортоиспытания за 2004-2006 гг. в двух районах с различным уровнем влагообеспеченности показал, что

урожайность растений сорта Михайловский резко падала на фоне снижения гидротермического коэффициента. Особенно чувствительными растения этого сорта оказались к погодным условиям мая месяца, т.е. на ранних стадиях онтогенеза. Урожайность растений сорта Прерия гораздо меньше зависела от количества осадков: коэффициент корреляции гидротермического коэффициента за май-июнь с урожайностью не превышал 0.2 по абсолютной величине. Таким образом, растения сорта Прерия проявили себя как более засухоустойчивые и рекомендованы в возделыванию в засушливых условиях.

Попытка использовать реакцию устьиц на повышение температуры в качестве теста на чувствительность растений к воздушной засухе оказалась неудачной. Различий в реакции растений обнаружить не удалось: при нагреве воздуха на два-три градуса транспирация растений обоих сортов увеличивалась в одинаковой степени (на 30 % по сравнению с исходным уровнем). Такое небольшое возрастание транспирации было вызвано лишь возрастанием дефицита паров воды в воздухе, в то время как устьичная проводимость у растений не менялась. Следовательно, у растений данных сортов ячменя мы не обнаружили такой яркой реакции на повышение температуры, как у растений пшеницы. Эта неудача заставила нас переключиться от воздушной засухи на воздействия, которые снижают приток воды из корней. В первой серии опытов было изучено влияние на растения удаления всех корней, кроме одного. На растениях пшеницы было показано, что один оставшийся корень был способен обеспечить побег водой за счет повышения его осмотической гидравлической проводимости. У растений ячменя мы также обнаружили повышение гидравлической проводимости корней, которую вычисляли по аналогии с законом Ома на основе измерения потока воды из отделенных корней и осмотического потенциала ксилемного сока. Между растениями сорта Михайловский и Прерия обнаружены различия количественного плана: у первых частичное удаление корней приводило в среднем к четырехкратному возрастанию гидравлической проводимости оставшегося корня, в то время как у второго сорта – только к двукратному. Таким образом, корни растений сорта Михайловский лучше справлялись с обеспечением растений водой и транспирация растений с частично удаленными корнями не только не снижалась, но и была выше, чем у интактных растений, что указывает на возрастание у этих растений устьичной проводимости. Такая реакция растений ячменя сорта Михайловский напоминала реакцию растений пшеницы. У растений сорта Прерия способность корней проводить воду оказалась менее высокой, и у растений с частично удаленными корнями транспирация снижалась за счет закрытия устьиц. Таким обра-

зом, в лабораторных условиях обнаружены различия между растениями двух сортов: растения сорта Михайловский лучше поглощали воду, а растения сорта Прерия – сэкономили ее за счет ограничения испарения.

Различия между сортами проявились в лабораторных условиях и при действии засоления. Засоление вызывало быстрое закрытие устьиц, которое было сильнее выражено у растений Прерии: у них транспирация снизилась за 30 мин. засоления на 25 %, в то время как у растений сорта Михайловский – лишь на 10. При повышении температуры различия в реакции растений двух сортов на засоление стали еще более заметны: у растений сорта Михайловский транспирация стала всего только на 5 % ниже контроля.

Таким образом, оценка в лабораторных условиях устьичной реакции позволила выявить различия между растениями сортов, различающихся по степени засухоустойчивости: растения более засухоустойчивого сорта закрывали устьица при удалении корней и засолении, в то время как у растений, адаптированных к влажным условиям, при удалении корней транспирация возрастала, а при засолении устьица закрывались в меньшей степени.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ-Агидель.

#### ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ АЗОТНОГО ПИТАНИЯ И МЕДИ НА РОСТ И АЛЬТЕРНАТИВНЫЕ ПУТИ ДЫХАНИЯ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ

##### The influence of nitrogen nutrition conditions and copper on growth and respiration alternative pathways of wheat plants

В.В. Федяев, З.Ф. Рахманкулова

Башкирский государственный университет, г. Уфа

E-mail: [fvadimv@yahoo.com](mailto:fvadimv@yahoo.com)

Проблема восстановления почв загрязненных тяжелыми металлами (ТМ) решается разными способами, например, с помощью растений-гипераккумуляторов (Assuncao et al., 2003), использованием хелаторов (Lasat, 2002) и др. В качестве одного из средств повышения устойчивости растений к различным стрессам может быть рассмотрено изменение формы азотного питания (Полесская и др., 1999; Misra, Gupta, 2006).

Цель настоящей работы состояла в изучении влияния повышенной концентрации меди (70  $\mu\text{M}$ ) на растения пшеницы (сорт Симбирка), выращенные при разных режимах азотного питания: 1) получавших нитратный азот ( $\text{N}_\text{H}$  – вариант) в составе смеси Хогланда-Арнона; 2) получавших азот в составе смеси нитратов и

мочевины (1:1) ( $N_{H+M}$  – вариант).

Сухая масса побегов 14-суточных обоих вариантов достоверно не различалась, но у  $N_{H+M}$ -растений достоверно снижались длина и сухая масса корней (соответственно в 1.4 и 1.3 раза).

Показано влияние условий азотного питания на соотношение активностей терминальных путей дыхания (цитохромоксидазного (*Cyt*), альтернативного (*Alt*) и остаточного (*Res*)). У  $N_{H+M}$ -растений доля *Alt* возрастала в 1.9 раза по сравнению с  $N_H$ -растениями, *Cyt* и *Res* снижались, соответственно, в 1.3 и 4.8 раза.

Обнаружена отрицательная корреляция между активностью *Alt* и скоростью образования супероксид-аниона ( $O_2^-$ ). Наряду со снижением образования  $O_2^-$ , у  $N_{H+M}$ -растений уменьшалось содержание малонового диальдегида (МДА) в побегах (в 1.12 раза) и корнях (в 2.5 раза).

Негативное влияние Си сказывалось на состоянии корней растений обоих вариантов азотного питания, что приводило к отставанию их роста относительно соответствующего контроля. Длина корня снижалась у  $N_H$ -растений в 3.2 раза (с 121.10 мм в контроле до 37.87 мм при стрессе), у  $N_{H+M}$ -растений – в 3.1 раза (соответственно с 84.40 до 27.20 мм), сухая масса корня – в 1.5 (с 5.35 до 3.64 мг) и 1.07 раза (с 4.01 до 3.74).

В присутствии Си снижалась активность *Alt* у растений обоих вариантов азотного питания. У  $N_H$ -растений в 5.2 раза (с 26 % от суммарного дыхания в контроле до 5 – при стрессе). У  $N_{H+M}$ -растений – только в 1.8 раза (с 55 до 30 %). По сравнению с  $N_H$ -растений, *Res* у  $N_{H+M}$ -растений снижалась в среднем в 1.8 раза.

В присутствии Си образование  $O_2^-$  увеличивалось у  $N_H$ -растений в 1.6, у  $N_{H+M}$ -растений – в 1.34 раза. Активность *Alt* также отрицательно коррелировала с величиной скорости образования  $O_2^-$ .

Совместное внесение нитратов и мочевины приводило к снижению содержания МДА в побегах растений, выращенных в условиях превышения предельно допустимой концентрации Си, относительно  $N_H$ -растений (в 1.1 раза). Однако в корнях обнаружен обратный эффект: уровень МДА у  $N_{H+M}$ -растений был выше в 1.15 раза по сравнению с  $N_H$ -растениями.

Предполагается, что корни  $N_{H+M}$ -растений в связи изменением формы азотного питания более эффективно выполняют барьерную функцию, предохраняя побеги от негативных последствий избыточного содержания меди в среде.

Протекторное влияние разных источников азота может быть обусловлено также и изменением соотношения альтернативных путей дыхания.

**АМИДАЗНАЯ АКТИВНОСТЬ ПРОРОСТКОВ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ  
ПРИ ХОЛОДОВОМ ЗАКАЛИВАНИИ****Amidase activity of wheat seedlings in cold hardening****С.А. Фролова, А.Ф. Титов**Институт биологии Карельского НЦ РАН, г. Петрозаводск  
E-mail: [frolova@bio.krc.karelia.ru](mailto:frolova@bio.krc.karelia.ru)

Цель работы – изучение влияния холодого закаливания на амидазную активность проростков озимой пшеницы. Для этого растения морозостойкого сорта Московская 39 выращивали в течение недели в рулонах фильтровальной бумаги на питательном растворе Кнопа в вегетационной камере при постоянных условиях, а затем в течение семи суток подвергали воздействию закаливающих температур разной интенсивности (5, 10 или 15 °С). Об устойчивости проростков судили по температуре, вызывающей гибель 50 % палисадных клеток паренхимы листовых высечек (ЛТ<sub>50</sub>) после их пятиминутного промораживания в термоэлектрическом микрохолодильнике. Амидазную активность ферментов определяли с помощью метода Эрлангера с соавт., используя синтетический субстрат – БАПА (N $\alpha$ -бензоил-DL-аргинин-4-нитроанилида гидрохлорид).

Проведенные исследования показали, что под влиянием закаливающих температур разной интенсивности холодоустойчивость проростков пшеницы возрастает с различной скоростью и на неодинаковую величину. Так, под влиянием температуры 5 °С уже через один час от начала воздействия холода устойчивость увеличивалась, а к концу вторых суток достигала максимального значения, сохраняясь в дальнейшем неизменной. Температуры 10 и 15 °С не вызвали изменений устойчивости в первые сутки закаливания проростков, но через четверо суток она достигала при 10 °С примерно 80 % от максимального уровня, а при 15 °С – около 60.

Одновременно с этим у закаленных проростков пшеницы наблюдались определенные изменения амидазной активности, в значительной степени зависящие от интенсивности закаливающей температуры. В частности, часовое воздействие температуры 5 °С вызывало некоторое увеличение амидазной активности, но уже через 5 час закаливания наблюдалось снижение этого показателя. При достижении максимального уровня устойчивости (на вторые сутки закаливания) амидазная активность проростков пшеницы составляла около 60 % от максимальной и в дальнейшем продолжала снижаться, достигая значений, характерных для контрольных (не подвергавшихся низкотемпературной обработке) растений того же возраста. Под влиянием температуры 10 °С увеличение амидазной активности происходило в течение первых суток закаливания, после

чего активность изучаемого фермента снижалась, достигая к моменту выхода устойчивости проростков на плато контрольного уровня. Воздействие температуры 15 °С также вызывало снижение амидазной активности. Однако, несмотря на сходную динамику изменения активности данного фермента, закаленные проростки по сравнению с контрольными характеризовались более высокими ее значениями.

Таким образом, установлено, что в начальный период холодого закаливания растений пшеницы происходит увеличение амидазной активности, которое предшествует росту их холодоустойчивости, независимо от интенсивности низкотемпературного воздействия. Учитывая, что амидазы играют важную роль в протеолитических процессах, в результате которых образуются различные физиологически активные соединения, необходимые для жизнедеятельности в новых условиях, можно предположить их участие в адаптации растений к холоду.

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

**ВЛИЯНИЕ ВОДНОГО СТРЕССА  
НА ОВОДНЕННОСТЬ АПОПЛАСТА ЛИСТЬЕВ  
В СВЯЗИ С МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ АДАПТАЦИЕЙ К ЗАСУХЕ**

**Leaf apoplast water content upon prolonged water stress  
and morphological adaptation to drought**

О.А. Харчук, А.Ф. Кириллов

Институт генетики и физиологии растений АН Молдовы, г. Кишинев

E-mail: *kharchuk.biology@mail.ru*

Приводятся результаты (2002-2005 гг.) изучения водного статуса растений сои, в особенности содержания воды в апопласте, в связи с морфофизиологической адаптацией к засухе. Объект – два скороспелых сорта сои (саратовский Соер 3 и молдавский Мида).

Воздействие водного стресса изучали при четырех уровнях влагообеспеченности на протяжении фаз бутонизации, цветения и формирования бобов, с предположительными уровнями влажности почвы 70 % ПВ (контроль), 50-55% ПВ, 40-45% ПВ и 30-35% ПВ. По завершении стресса все растения по фазу налива зерна выращивали при 70 % ПВ. Для определения содержания воды в разных компартментах листьев регистрировали с использованием импульсной последовательности КаррПарселла(90°-τ-180°-2τ-180°-2τ-...) суммарную кривую затухания сигналов спинового эха ЯМР от протонов всех фракций воды листьев; определяли по ней общее содержание воды посредством экстраполяции амплитуды эхо-сигналов

ЯМР от протонов воды к нулевому времени спада (для определения общей воды листьев применяли и термостатно-весовой метод); часть высечек инфильтрировали водным раствором парамагнитной соли, определяли в них содержание воды, как без инфильтрации. Затем обе суммарные кривые ЯМР-релаксации (до и после инфильтрации) разделяли на компоненты по критерию разной скорости спиновой релаксации ( $T_2$ ) протонов воды. Содержание вакуолярной воды определяли посредством экстраполяции к нулевому времени спада амплитуды эхо-сигналов медленнозатухающей компоненты кривой ЯМР-релаксации протонов воды образцов после парамагнитной инфильтрации, а содержание воды в апопласте определяли по разности между значениями экстраполированной к нулевому времени спада амплитуды эхо-сигналов медленнозатухающей компоненты до и после парамагнитной инфильтрации. Для определения водоудерживающей способности листьев, относительной активности воды в листьях, содержания воды в апопласте листьев и водного потенциала листьев (ПЭГ 6000, по компенсационной точке) использовали также гравитометрический метод. Площадь листьев и полную листовую поверхность растений определяли методом контуров.

Сравнение содержания свободной воды апопласта как в нативных листьях, так и в отделенных жилках показало, что для одних и тех же листьев (середина августа 2005 г.) содержание свободной воды апопласта (от сухого веса образцов) составляло 5 % в нативных листьях и 60 % – в изолированных жилках. Апопласт как «вся жидкая среда за пределами симпласта, начиная от внешней поверхности плазмалеммы клеток», включает в себя и пространство проводящей ткани жилок листьев, что важно при изучении водного режима в связи с разворачиванием листовой пластинки. К концу стрессового периода у растений низких фонов влагообеспеченности вода апопласта не выявляется в виде свободной воды и может присутствовать как связанная вода клеточных стенок (по своим релаксационным характеристикам близкая к цитоплазматической воде). После перевода растений на высокую влагообеспеченность (репарация) свободная вода апопласта регистрируется в существенном количестве у всех фенотипов, включая варианты предшествующей низкой влагообеспеченности, но в разном количестве в зависимости от глубины водного стресса: от 0.7 мг/см<sup>2</sup> (по площади листьев) у ранее стрессированных при 35 % ПВ растений до 1.0 мг/см<sup>2</sup> при 55 % ПВ. Неполное восстановление оводненности апопласта является следствием кавитации в сосудах; более выражено при увеличении длительности стресса. Длина, ширина и площадь листовой пластинки к окончанию стрессового периода прямо зависят от оводненности апопласта, которая, в свою очередь, прямо зависит от уровня влагообеспеченности (зависимость размеров

листовой пластинки и оводненности апопласта от уровня влагообеспеченности описывается линейными уравнениями, со значениями коэффициентов корреляции в диапазоне 0.96-0.99). Морфологические изменения отражают участие механизмов морфофизиологической адаптации к дефициту влаги как на генотипическом (суккулентность сорта Соер 3), так и фенотипическом уровне. Сезонная динамика оводненности апопласта регулирует нарастание площади листовой поверхности растений в зависимости от режима почвенной влагообеспеченности и реализацию морфофизиологических механизмов адаптации к засухе. Листовая поверхность растения, сформировавшаяся за весь вегетационный сезон, является интегральной суммой воздействия чередующихся влажных периодов с засушливыми межполивными (или междождевыми) периодами, а поскольку продуктивность растения во многом определяется суммарной листовой поверхностью, то сезонная динамика оводненности апопласта становится существенным фактором продуктивности.

#### **ЗНАЧЕНИЕ СВЕТО-ТЕМПЕРАТУРНОЙ ХАРАКТЕРИСТИКИ РАСТЕНИЙ В ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ОЦЕНКЕ ВИДА И СОРТА**

##### **Light-temperature characteristic in the ecological evaluation of plant species and varieties**

**Е.С. Холопцева, Э.Г. Попов, А.В. Таланов**  
Институт биологии Карельского НЦ РАН, г. Петрозаводск  
E-mail: *holoptseva@krc.karelia.ru*

Разнообразие природных условий нашей страны диктует необходимость поиска новых и наиболее полного использования уже имеющихся видов и сортов растений, которые могли бы обеспечить в конкретных почвенно-климатических условиях стабильный и высокий урожай (Романенко, 1999). Особенно остро вопрос адаптации растений стоит в условиях Северного региона. Кроме того, дефицит растительного белка в кормовой базе сельского хозяйства России указывает на необходимость изучения высокобелковых культур, таких как представители семейства бобовых, генетический потенциал которых в настоящее время использован не достаточно полно. Имеющиеся в научной литературе сведения о биолого-экологической характеристике растений в основном получены в полевых и вегетационных исследованиях и базируются на фенологических наблюдениях, анатомо-морфологических и цитогенетических данных. Экофизиологические показатели используются гораздо реже, в то время как именно они определяют возможности произраста-

ния растений в конкретных условиях среды (Жученко, 2001). Для обоснования возможности выращивания того или иного сорта или вида растений необходимо знать диапазон его световых и температурных требований, в пределах которого данный вид или сорт может активно развиваться.

Подобные исследования стали возможными благодаря разработке методики постановки активного многофакторного планируемого эксперимента. Обработка экспериментальных данных методом регрессионного анализа дает возможность получить модельные уравнения второго порядка зависимости  $\text{CO}_2$ -газообмена растений от света и температуры, которые можно рассматривать как эколого-физиологические характеристики видов и сортов по изученным факторам (Курец, Попов, 1991).

Исследования проводили с несколькими видами и сортами представителей семейства бобовых: тремя сортами клевера красного – с. Тимирязевец, с. ВИК-7, с. НИВА; пятью видами люпина – белый, изменчивый, желтый, многолистный и четырьмя сортами люпина узколистного – с. 846, с. 22, с. 843 и с. Ладный, тремя видами астрагалов – серпоплодный, нутовый и сладколистный, а также с восемью различными генотипами гороха посевного – тремя листочковыми и пятью усиковыми формами.

Проведение многофакторного эксперимента и получение достоверных результатов возможны только при использовании выровненного материала, что требует повышенного внимания на всех этапах его подготовки – от качества семян до исследуемой фазы развития растений. В наших экспериментах растения выращивали в песчаной культуре в специальных для фитотрона сосудах объемом 0.5 л с поливом питательным раствором и добавлением микроэлементов, с заданным рН в диапазоне 6.0-6.8 и фотопериоде 12-16 ч, при освещенности 100-150 Вт/м<sup>2</sup> и температуре 20-18 °С (день/ночь) – с использованием конкретных параметров в зависимости от культуры в пределах ее зоны оптимума. Нетипичные растения удаляли. В определенном, индивидуальном для каждого вида возрасте растения по одному сосуду помещали в установку для исследования  $\text{CO}_2$ -газообмена. Далее в трех повторностях проводили активный двухфакторный эксперимент, в котором облученность варьировали на трех, а температуру на четырех уровнях, измеряя  $\text{CO}_2$ -газообмен при каждом сочетании факторов.

Исследования показали, что по эколого-физиологической характеристике изученные виды и сорта значительно различаются как по величине потенциального максимума нетто-фотосинтеза – 18-47 мг/г ч, так и по условиям его проявления. Наиболее высокий его уровень наблюдался у люпина многолистного с. Вашингтон – 47.1 мг/г ч при освещенности 640 Вт/м<sup>2</sup> и температуре воздуха 26.5 °С. В то же время наименее требовательным к температурным услови-

ям среди всех изученных видов и сортов оказались люпин узколистный сорт Ладный, который проявлял максимум нетто-фотосинтеза при 17 °С, и горох посевной с. Мультик (14 °С), а наиболее теплолюбивым – клевер красный с. ВИК-7 (32 °С). Менее требовательными к уровню освещенности оказались клевер луговой сорт Тимирязевец, которому для проявления максимума нетто-фотосинтеза необходима облученность 390 Вт/м<sup>2</sup>, и горох посевной с. Мультик (360 Вт/м<sup>2</sup>), а наиболее требовательным к этому же фактору – люпин изменчивый с. Популас (650 Вт/м<sup>2</sup>).

Полученные результаты показали, что каждому виду и сорту растений соответствуют свои совершенно определенные условия свето-температурного режима для проявления их потенциальных продуктивных возможностей. Получение подобных характеристик позволит прогнозировать успешность внедрения того или иного вида и сорта растений в регионы с соответствующими природно-климатическими условиями, а также облегчит подбор селекционного материала при выведении новых более продуктивных и устойчивых сортов.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ-Карелия № 05-04-97515.

#### МЕХАНИЗМ ДЕЙСТВИЯ АБСЦИЗОВОЙ КИСЛОТЫ НА ЦИТОСКЕЛЕТ КАК СТРЕССОВОГО ФИТОГОРМОНА

##### The mechanism of abscisic acid action as stress phytohormone on cytoskeleton

Л.П. Хохлова, О.В. Олиневич, М.В. Макарова  
Казанский государственный университет, г. Казань  
E-mail: [Ludmila.Khokhlova@ksu.ru](mailto:Ludmila.Khokhlova@ksu.ru)

Известно, что основой универсального физиологического эффекта АБК, повышающей устойчивость растений к неблагоприятным внешним условиям, является замедление ростовой функции, обусловленное изменением экспрессии генов и синтезом новых белков. Процессы роста и морфогенеза клеток, тканей и органов растений контролируются цитоскелетом, прежде всего, тубулиновыми микротрубочками (МТ) и актиновыми микрофиламентами и ассоциированными с ними белками. Однако информация о структурной реорганизации цитоскелетной сети в связи с формированием стресса у растений под влиянием АБК была малочисленной и противоречивой. Мы занимались выяснением этого вопроса, используя в качестве объекта исследования первичные корни проростков озимой пшеницы. Согласно биометрическим измерениям, гормон

уменьшал длину корней, т.е. ингибировал их линейный рост. Это укорочение корней усиливалось под действием высокоспецифического блокатора полимеризации тубулиновых белков растительных клеток-оризалина, что указывает на участие цитоскелета в АБК-индуцированном торможении ростовых процессов. Визуализацию МТ и МФ в клетках разных зон корней и определение содержания тубулина и актина в экстрактах корней проводили методами непрямой иммунофлуоресцентной микроскопии, одномерного ДДС- $\text{Na}$ -электрофореза и иммуноблотинга с использованием моноклональных тубулиновых и актиновых антител. АБК (30 мкМ) добавляли в среду выращивания к семисуточным проросткам, после чего их выращивали на растворе гормона трое суток. Установлено, что содержание тубулиновых белков в меристематических и растягивающихся клетках (кончик корня длиной 0.5 см) как необработанных, так и обработанных АБК проростков было одинаковым. Однако в зоне дифференциации отмечено АБК-индуцированное уменьшение уровня тубулина, и этот ингибиторный эффект гормона более всего проявился в корнях растений высокоморозоустойчивого сорта по сравнению с менее устойчивыми. В противоположность этому количество актина после обработки растений АБК снижалось в зонах меристемы и элонгации, а в зоне дифференциации не изменялось. Выявлены также особенности зонального действия АБК на структурную организацию МТ и МФ. В меристематических и растягивающихся клетках гормон-обработанных корней наблюдали усиление флуоресценции и агрегации МТ (утолщение пучков), в то время как в зоне дифференциации гормон вызывал обратные процессы, способствуя не только уменьшению флуоресценции и толщины тубулиновых пучков, в результате чего появлялась менее разветвленная сеть слабо флуоресцирующих МТ, но и снижал их содержание в клетках. На актиновый цитоскелет АБК оказывала деструктивное влияние в клетках всех исследуемых зон корней. При этом отмечены укорочение длины актиновых пучков и их разборка вплоть до полной деполимеризации актиновых нитей, особенно сильной в клетках меристемы и растяжения. Вместе с тем показано, что оризалин вызывал полную деполимеризацию (разрушение) МТ в зонах меристемы и элонгации. Однако в дифференцирующихся клетках были визуализированы хорошо организованные наклонно ориентированные интактные МТ, которые отсутствовали в необработанных гормоном клетках. Этот результат свидетельствует о стабилизирующем действии АБК на МТ только в клетках зоны дифференциации, что было подтверждено и количественным анализом путем подсчета числа клеток с сохраненными в полимерной форме МТ после обработки корней оризалином. Важно, что наибольшее АБК-индуцированное повышение стабильности МТ обнаружено у более морозоустойчивых генотипов пшеницы в отли-

чие от менее устойчивых. Стабилизация МТ может иметь непосредственное отношение к изменению водного обмена корней и индукции их морозоустойчивости, так как в дифференцирующихся клетках формируются ксилемные элементы и обнаружено наиболее высокое присутствие белков водных каналов-аквапоринов, регулируемых АБК и взаимодействующих с МТ.

В связи с полученными данными обсуждается возможность участия деструкции актинового цитоскелета, происходящей в меристематических и растягивающихся клетках под влиянием АБК (уменьшение содержания актина и деполимеризации МФ), в активации  $Ca^{2+}$ -каналов плазматической мембраны и увеличении концентрации цитозольного  $Ca^{2+}$ . Последнее может явиться сигналом для замедления роста клеток растяжением и начала программы стресс-устойчивого состояния растений.

#### **ДЕЙСТВИЕ СЕЛЕНИТА НАТРИЯ НА ПОКАЗАТЕЛИ ВОДООБМЕНА РАСТЕНИЙ КАРТОФЕЛЯ В УСЛОВИЯХ ПОЧВЕННОЙ ЗАСУХИ**

##### **Action of selenite sodium on parameters of potato plants water exchange in conditions of the drought soil**

**М.А. Цуканова, Т.И. Пузина**

Орловский государственный университет, г. Орел  
E-mail: [prudnicov@inbox.ru](mailto:prudnicov@inbox.ru)

Изучение регуляции водообмена растений в стрессовых условиях приобретает особую актуальность. В реализации защитно-приспособительных механизмов растения к неблагоприятным условиям среды принимают участие антиоксидантная и гормональная системы. Требуется пристального изучения влияние антиоксидантов на элементы продукционного процесса растения. Физиологическая роль антиоксиданта селена в растительном организме остается мало изученной. В вегетационном опыте (почвенная культура) исследовали влияние селенита натрия в концентрации 0.0058 мМ (содержание селена 0.0029 мМ) на показатели водообмена растений картофеля, содержание зеатина и АБК в оптимальных условиях водоснабжения и при почвенной засухе, которая создавалась путем прекращения полива в течение девяти суток. Отмечена неизменность оводненности листьев у растений, обогащенных селеном. В условиях засухи (влажность почвы 30 % ПВ) обработка селенитом способствовала поддержанию оводненности листьев на первоначальном уровне, тогда как в контрольном варианте содержание воды снизилось (на 21.4 %). В результате в конце девятидневной засухи на-

блюдали повышение оводненности у растений, обогащенных селеном, против контрольных. Выявлено, что обработка селенитом практически не изменила интенсивность транспирации у растений, выращенных при оптимальной влажности почвы (60 % ПВ), несмотря на существенное увеличение (38.6 %) количества устьиц. Повидимому, селен участвует в регуляции устьичной проводимости через уменьшение уровня цитокининов. Как известно, цитокинины регулируют степень отомкнутости устьичной щели. В условиях засухи транспирационная активность в большей степени снизилась у растений, обработанных селенитом (в два раза против контроля), на фоне возрастания содержания абсцизовой кислоты, уменьшающей устьичную проводимость. Возможно, этим обусловлено сохранение оводненности листьев в варианте с селеном. Предыдущие данные показали повышение водоудерживающей способности листьев под влиянием селена, что также могло содействовать поддержанию оводненности. Не исключено, что этому способствует и регуляция формирования анатомо-морфологических структур, участвующих в сохранении воды в растении. В частности, обнаружено увеличение толщины феллемы (пробки) во вторичной покровной ткани клубней картофеля. Таким образом, протекторные свойства селена проявились при адаптации растений картофеля к условиям водного дефицита.

#### АКТИВИРОВАНИЕ ПРОДУКЦИИ СУПЕРОКСИДА В ПРИСУТСТВИИ ФЕНОЛОВ

##### Activation of superoxide generation in the presence of phenols

А.В. Часов<sup>1</sup>, А.В. Коновалова<sup>2</sup>, Ф.В. Минибаева<sup>1</sup>, Л.Х. Гордон<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Казанский институт биохимии и биофизики КазНЦ РАН, г. Казань  
E-mail: [chasov@mail.knc.ru](mailto:chasov@mail.knc.ru)

<sup>2</sup> Казанский государственный университет, г. Казань

Известно, что активные формы кислорода (АФК), в том числе супероксид ( $O_2^{\bullet-}$ ), могут контролировать важнейшие биологические процессы. В качестве объекта исследования были использованы отсеченные корни пшеницы, являющиеся прекрасной модельной системой для изучения функционирования сигнальных систем клетки и механизмов включения различных программ адаптации растительных клеток. Предполагается, что значительное активирование  $O_2^{\bullet-}$ -образующей пероксидазы (ПО) в начальный период после отсечения корней от проростков необходимо для формирования неспецифического адаптационного синдрома корневых клеток

пшеницы. Ранее нами было показано, что при раневом стрессе с клеточной поверхности корней в экстраклеточный раствор (ЭКР – постинкубационный раствор после извлечения из него корней) высвобождаются слабо-связанные изоформы ПО. Механизмы и факторы активации этих ПО в условиях раневого стресса до сих пор не изучены. Одним из необходимых факторов активации ПО, вероятно, является наличие в апопласте соответствующих субстратов, в частности, природных фенолов. В связи с этим нами было исследовано влияние экзогенных феруловой кислоты и кониферилового спирта на продукцию  $O_2^{\cdot-}$  экстраклеточной ПО. Показано, что раздельное внесение в реакционную среду  $H_2O_2$  в различных концентрациях феруловой кислоты и кониферилового спирта в концентрации 1 мМ практически не оказывало никакого влияния на продукцию  $O_2^{\cdot-}$  экстраклеточной ПО, тогда как при совместном действии одного из фенолов и  $H_2O_2$  наблюдалось увеличение образования  $O_2^{\cdot-}$  в несколько раз. По-видимому, в определенных условиях природные фенолы, обнаруживаемые в ЭКР при стрессе, могут служить субстратами для ПО при образовании  $O_2^{\cdot-}$ . Мы предполагаем, что для активирования окисления ПО медленных субстратов – фенолов – с последующим быстрым образованием АФЖ, окислительным взрывом необходимо появление на клеточной поверхности при стрессе какого-либо компонента, являющегося быстрым субстратом для ПО и служащего катализатором окисления медленных субстратов.

Работа поддержана грантом РФФИ № 06-04-48143.

#### СПОСОБНОСТЬ *SPIRULINA PLATENSIS* К НАКОПЛЕНИЮ МАРГАНЦА И ЕГО РАСПРЕДЕЛЕНИЕ В КЛЕТКЕ

##### The capability of *Spirulina platensis* to manganese accumulation and its distribution in the cell

А.А. Черникова, Н.А. Пронина

Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, г. Москва  
E-mail: [pronina@ippras.ru](mailto:pronina@ippras.ru)

Клетки *S. platensis* устойчивы к высоким концентрациям марганца и сохраняют хотя и сильно подавленный рост при содержании в среде 5.1 мМ этого металла. При этом отмечено, что даже в присутствии не ингибирующих рост концентраций марганца ультраструктура клеток значительно нарушается, а также изменяется профиль белкового состава. Накопление марганца клетками *S. platensis* происходит пропорционально времени культивирования

и увеличению концентрации металла в среде с выходом на насыщение около 2.6 мМ. Пороговой внутриклеточной концентрацией этого металла, по-видимому, следует считать 30 мкмоль/г сухой массы. При разделении биомассы, обогащенной марганцем, на отдельные фракции установлено, что большая часть внутриклеточного марганца содержалась в составе суммарного клеточного белка (свыше 90%). Хроматографическое разделение фракции растворимых белков показало, что марганец включается в белки с молекулярными массами от 2 до 15 кДа. Показано, что сухая биомасса адсорбирует катионы марганца, что указывает, вероятно, на способность *S. platanensis* формировать связи металла с клеточными оболочками.

**ИДЕНТИФИКАЦИЯ ЛОКУСОВ АДАПТИВНО ЗНАЧИМЫХ  
КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У ГЕКСАПЛОИДНОЙ ПШЕНИЦЫ  
(*TRITICUM AESTIVUM* L.) В РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ЗОНАХ**

**Identification of adaptively important quantitative trait loci  
in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) at different ecological zones**

Ю.В. Чесноков<sup>1</sup>, Н.В. Почепня<sup>1</sup>, В.Г. Вержук<sup>1</sup>, Л.В. Козленко<sup>1</sup>, Э.А. Гончарова<sup>1</sup>,  
А.М. Капешинский<sup>1</sup>, Л.Г. Тырышкин<sup>1</sup>, А. Бёрнер<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства  
им. Н.И. Вавилова, г. Санкт-Петербург

<sup>2</sup> Институт генетики растений и исследования возделываемых культур,  
Гатерслебен

E-mail: [yu.chesnokov@vir.nw.ru](mailto:yu.chesnokov@vir.nw.ru)

Адаптивно значимые количественные морфологические и агрономически важные признаки анализировались в 110 рекомбинантных инбредных линиях ITMI, насыщенных RFLP и SSR маркерами. Эксперименты проводились в двух различных экологических точках: на Пушкинской и Московской научных станциях ГНУ ГНЦ РФ ВИР.

Полученные в течение 2005-2006 гг. данные были статистически обработаны с помощью компьютерных программ JointMap и MAPMAKER/QTL 1.1 (Paterson et al., 1988). Эти программы используют функцию картирования по Haldane (1919), поэтому полученные ранее данные по картированию локусов количественных признаков (ЛКП), опубликованные в базе данных GrainGenes ([gopher:http://www.greengenes.cit.cornell.edu](http://www.greengenes.cit.cornell.edu)), были использованы для построения карт с помощью MAPMAKER/EXP 3.0 (Lander et al., 1987) на основе функций картирования по Haldane. В настоя-

щем исследовании были задействованы только те маркеры, которые отвечали требованиям функций Kosambi (1944) по картированию маркеров.

В каждой из экологических точек было проведено более 30 измерений каждой из 110 РИЛ по семи различным морфологическим и агрономическим адаптивно значимым признакам. Все определяемые признаки проявили, как минимум, один ЛКП, имеющий LOD-score (десятичный логарифм вероятности того, что нуль-гипотеза, утверждающая, что между двумя классами рекомбинантных линий, несущих отцовскую (AA) и материнскую (aa) аллель, нет достоверных фенотипических различий, неверна. Так, например, LOD = 2 означает, что гипотеза, альтернативная нулевой, является в  $10^2 = 100$  раз более вероятной, LOD = 3 – в  $10^3 = 1000$  раз, и так далее) более 2 или 3. В нашем исследовании локусы с LOD-score между 2 и 3 обозначали ЛКП с минорным эффектом. ЛКП с LOD-score более 3 являлись основными. Установленные локусы распределялись по пяти хромосомам. При этом аллели признаков времени цветения, высоты растения, массы 1000 зерен и устойчивости к заболеваниям были привнесены в РИЛ отцовской формой, а ЛКП таких признаков, как число зерен на колос, длина колоса, а также время цветения, привнесены материнской формой.

Для двух сопутствующих признаков начало цветения и цветение 75 % растений были определены два минорных ЛКП в случае экологической зоны (ЭЗ) МОВИР и шесть основных – как в случае ЭЗ МОВИР, так и ЭЗ Пушкинского филиала ВИР. Все указанные ЛКП оказались локализованными на хромосомах 5A и 5D. Причем локализация по признаку начала цветения и цветение 75 % растений была идентичной для обеих экологических точек по обеим хромосомам.

Локализация ЛКП определяющих такие признаки, как масса 1000 зерен, длина колоса, число зерен на колос, была установлена на хромосомах 1D и 4A. Интересно то, что локализации ЛКП определяющих такие признаки, как длина колоса и число зерен на колос, совпадали на хромосоме 4A. В то время как ЛКП признаков масса 1000 зерен и высота растений идентифицированы на хромосомах 1D и 5A соответственно. Причем оба ЛКП были расположены на дистальных концах хромосом. Следует отметить, что и по такому признаку, как урожайность, обе родительские формы приносили свои аллельные локусы, что еще раз подчеркивает сложность формирования этого признака.

ЛКП, определяющие признаки устойчивости к заболеваниям (септориозу и бурой ржавчине), оказались ко-локализованы на хромосоме 4B. При этом ЛКП устойчивости к септориозу не совпадал

по своему положению с ЛКП устойчивости к бурой ржавчине, хотя и располагался по соседству. ЛКП, определяющие устойчивость к бурой ржавчине, идентифицированные в условиях МОВИР и Пушкинского филиала, также были близко расположены на хромосоме 4В. Однако их положение было не идентичным. Интересно то, что ЛКП признака устойчивости к бурой ржавчине, идентифицированные в условиях Западной Европы (Германия), были локализованы на плечах хромосом 2BS, 7AL и 7DS. Причем в данном случае аллели, определяющие устойчивость, были привнесены материнской формой. Аллели, определяющие устойчивость к этому заболеванию в двух ЭЗ России, были привнесены отцовской формой, а ЛКП, как это уже указывалось выше, локализованы на хромосоме 4В. В то же время следует отметить, что данный признак определялся основными ЛКП как в условиях различных ЭЗ России, так и ЭЗ Германии. Такое переопределение действия генов в различных экологических точках хорошо согласуется с аналогичного рода данными, полученными ранее американскими исследователями для таких культур, как кукуруза и томат (Paterson et al., 1991; Stuber et al., 1992).

#### **ВЛИЯНИЕ ХИТООЛИГОСАХАРИДОВ НА ИЗОФЕРМЕНТНЫЙ СОСТАВ ПЕРОКСИДАЗЫ В КАЛЛУСАХ ПШЕНИЦЫ**

##### **The influence of chitooolygosaccharides on isoperoxidases spectrum in the wheat calluses**

**Е.А. Черепанова, О.Б. Сурина, И.В. Максимов**

Институт биохимии и генетики Уфимского НЦ РАН, г. Уфа

E-mail: [phyto@anrb.ru](mailto:phyto@anrb.ru)

Олигомеры хитина, являясь элиситорами, запускают в растительных клетках целый каскад ответных биохимических реакций, усиливающих устойчивость растений к патогенам. Рядом исследователей показано, что их элиситорная способность сильно зависит от степени ацетилирования. Считается, что высокоацетилированные хитоолигосахариды (ХОС) обладают большей элиситорной активностью по сравнению с низкоацетилированными в отношении злаковых культур. Среди ферментов, вовлеченных в защитные реакции растений, исключительно важное место занимает пероксидаза, изоферментный спектр которой может значительно изменяться под влиянием различных факторов среды. К сожалению, роль отдельных изоферментов в реализации устойчивости растений, в том числе и к фитопатогенам, до конца остается не изученной. В связи

с этим представляет большой интерес, каким образом степень ацетилирования хитоолигомеров влияет на активность изопероксидаз в устойчивой и восприимчивой к инфицированию твердой головней формах пшеницы.

Работу проводили на каллусах мягкой пшеницы *Triticum aestivum* сорта Жница и *Triticum timopheevii* К-58666, восприимчивой и устойчивой к твердой головне формам, соответственно. Каллусы выращивали при 26 °С в темноте, на среде Мурасиге и Скуга, в присутствии или отсутствии низкомолекулярных производных хитина – хитоолигосахаридов со степенью ацетилирования 30 и 65 %. Контролем служили каллусы, растущие на среде МС без добавления ХОС. Каллусы фиксировали в жидком азоте через три, шесть и девять дней после пересадки на среду, содержащую ХОС различной степени ацетилирования. Для выделения пероксидазы каллусы гомогенизировали в 0.01 М фосфатном буфере, рН 6.0 (1:3), фермент экстрагировали 1 ч при +4 °С. Экстракт центрифугировали 5 мин. при 14000 об./мин., супернатант после диализа против дистиллированной воды подвергали изоэлектрофокусированию. Опыт проводили в трех биохимических повторах, фиксируя по пять каллусов на каждый вариант опыта.

На третьи сутки после посадки на среды, содержащие ХОС, как у восприимчивого, так и у устойчивого вида происходило увеличение активности изопероксидаз с рI ~ 4.3-5.2, индуцируемых, как ранее было показано, абсцизовой кислотой и с рI ~ 9.8, способными взаимодействовать с клеточными стенками фитопатогенных грибов. Интересно отметить, что при дальнейшем культивировании (на шестые сутки) в изоферментном спектре каллусов *T. timopheevii*, растущих на среде с добавлением высокоацетилированных ХОС, активировалась пероксидаза с рI ~ 3.5, чего не наблюдалось у восприимчивой формы пшеницы. Данная изопероксидаза, согласно нашим исследованиям, способна связываться с хитином, входящим, как известно, в состав клеточных стенок грибных патогенов, а кроме того, ее активность коррелирует с устойчивостью растений к патогенным грибам. В отличие от устойчивой формы, в каллусах *T. aestivum* пероксидаза с рI ~ 3.5 активировалась под влиянием низкоацетилированных олигомеров хитина, но ее активность была заметно ниже, чем в каллусах устойчивого вида, выращенного на ХОС с высокой степенью ацетилирования.

Таким образом, в восприимчивом виде пшеницы к активации этой изопероксидазы приводили низкоацетилированные олигомеры, тогда как в устойчивом происходила более сильная ее активация высокоацетилированными ХОС. Эти данные наводят на мысль, что высокая чувствительность *T. timopheevii* к хитоолигомерам с

высокой степенью ацетилирования является еще одной составляющей ее иммунитета к твердой головне, тогда как в восприимчивом виде, вероятно, активация пероксидазы с  $pI \sim 3.5$  происходит через механизмы распознавания низкоацетилированных олигомеров хитина. Дальнейшие исследования процессов формирования и регуляции устойчивости у растений помогут разобраться в этом факте и сделать выбор в пользу определенных препаратов на основе хитоолигомеров для защиты растений.

Работа выполнялась при финансовой поддержке РФФИ (№ 05-04-48310) и гранта президента РФ МД-1651.2005.4.

**ПРИМЕНЕНИЕ РЕГУЛЯТОРА РОСТА ЦИРКОН  
ДЛЯ СНИЖЕНИЯ ТОКСИЧНОГО ДЕЙСТВИЯ ЦИНКА  
НА ПРОДУКТИВНОСТЬ И ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ**

**Using the regulator of the growing zircon for reduction of the zinc toxic action  
of the zinc on productivity and chemical composition of the spring wheat**

**Е.В. Чурсина, И.П. Малахова, Н.К. Сидоренкова**

Российский государственный аграрный университет им. К.А. Тимирязева,  
г. Москва

E-mail: *seregina@timacad.ru*

В последнее время все больший интерес представляют биологически активные вещества, например, регуляторы роста, которые применяют в качестве средств защиты и повышения устойчивости растений не только к биотическим, но и абиотическим факторам. В то же время сведений о влиянии регуляторов роста и других химических веществ на снижение негативного действия токсических металлов и радионуклидов на растение в литературе очень мало.

В наших экспериментах установлено, что высокие концентрации цинка в почве оказывали токсичное влияние на продуктивность растений пшеницы сорта Лада. Опрыскивание вегетирующих растений цирконом в отличие от предпосевной обработки семян стабилизировало зерновую продуктивность растений яровой пшеницы на различных уровнях содержания цинка в почве. Получено, что использование циркона снизило ингибирующее действие высоких концентраций цинка на формирование ассимиляционной поверхности, улучшило условия закладки элементов продуктивности и увеличило урожай зерна. Применение предпосевной обработки семян не привело к достоверному изменению продуктивности.

Установлено, что использование опрыскивания вегетирующих

растений цирконом снизило содержание цинка в растениях пшеницы по сравнению с вариантами без его применения. При этом отмечено увеличение выноса азота, фосфора и калия, что, вероятно, связано с восстановлением процессов поглощения и использования растениями макроэлементов.

Таким образом, можно сделать вывод, что применение опрыскивания растений цирконом способствовало снижению токсического действия цинка на продуктивность пшеницы сорта Лада и поступление в растения основных элементов минерального питания.

#### РЕГУЛЯЦИЯ ЭКСПРЕССИИ *TADHN* ГЕНА ДЕГИДРИНА В ПРОРОСТКАХ ПШЕНИЦЫ ПРИ СТРЕССЕ

##### The regulation of expression dehydrin gene *TADHN* in wheat seedlings under stress

Ф.М. Шакирова

Институт биохимии и генетики Уфимского НЦ РАН, г. Уфа

E-mail: [shakirova@anrb.ru](mailto:shakirova@anrb.ru)

Неблагоприятные факторы среды индуцируют в растениях экспрессию ряда генов, кодирующих, в частности, стрессовые белки. Среди них особое место принадлежит дегидринам, объединенным в II группу (или D 11 семейство) LEA-белков (Late embryogenesis abundant), экспрессия генов которых наблюдается в условиях засухи, засоления, низкотемпературного стресса, вызывающих нарушение водного режима, а также при обработке АБК. Совокупность данных о накоплении дегидринов в тканях вегетирующих растений в ответ на водный стресс, а также особенности строения и физико-химических свойств этих белков указывают на вовлечение их в формирование стресс-устойчивости растений. Вместе с тем, известно, что в условиях обезвоживания в растениях наблюдается накопление АБК, которой отводят ключевую роль в передаче стрессовых сигналов и индукции экспрессии генов стрессовых белков. С использованием в качестве зонда полученного нами ПЦР-продукта размером нуклеотидов и названного дегидрин-подобным геном *TADHN* (*Triticum aestivum* dehydrin) было выявлено, что засоление и моделируемая 18 %-ным маннитом засуха вызывают двукратное усиление его транскрипционной активности в растениях пшеницы, которой предшествует стресс-индуцированное накопление АБК. Этот факт, видимо, имеет принципиальное значение для индукции экспрессии гена *TADHN* дегидрина при стрессе, поскольку обработка проростков АБК в нормальных условиях произрастания вызывала

сопоставимое по уровню повышение экспрессионного статуса исследуемого гена.

В то же время секвенирование и сравнительный анализ *TADHN* выявили более чем 90 % -ную гомологию его нуклеотидной последовательности с таковой *dhn8* гена дегидрина ячменя и последовательностями мРНК *Wcor410*, *Wcor410b*, *Wcor410c* дегидринов пшеницы, что предполагает его высокую чувствительность именно к холодному стрессу. Действительно, низкая температура (6 °С) приводила к постепенному увеличению концентрации дегидриновых мРНК в проростках пшеницы: к девяти часам этот показатель превышал контрольный уровень втрое. Приведенные результаты подтверждают вовлечение *TADHN* гена в ответные реакции пшеницы на гипотермию. Детальный анализ динамики содержания АБК в подвергнутых низкотемпературной обработке проростках выявил обратимое увеличение концентрации гормона с максимумом на 1-2 часа. Следовательно, существенная активация экспрессии дегидрин-подобного гена *TADHN* в растениях пшеницы в ответ на низкотемпературное воздействие может быть обусловлена стресс-индуцируемым накоплением АБК. Однако, основываясь на данных о том, что в ряду дегидринов пшеницы, например белков семейства WCS, обнаружены белки, индуцируемые холодом, но не АБК, нельзя исключить и независимой от АБК регуляции экспрессии *TADHN* гена дегидрина именно холодом. Для проверки этого предположения были проведены опыты с флуридоном, эффективным ингибитором синтеза АБК. Предобработка проростков 5 мг/л флуридоном полностью предотвращала холод-индуцируемое накопление АБК. Это отразилось в существенном снижении, но не предотвращении вызываемой низкой температурой активации транскрипционной активности гена *TADHN* в растениях пшеницы. Таким образом, АБК, действительно, играет важную сигнальную роль в индукции экспрессии *TADHN* гена, однако полученные результаты свидетельствуют в пользу существования независимых от АБК путей регуляции экспрессии гена этого дегидрина при стрессе.

Работа поддержана грантами РФФИ-Агидель № 05-04-97913, НШ 3692.2006.4.

**РОСТОВАЯ РЕАКЦИЯ НА ЗАСОЛЕНИЕ  
У РАСТЕНИЙ РАЗНЫХ СОРТОВ ЯЧМЕНЯ  
И ЕЕ СВЯЗЬ С СООТНОШЕНИЕМ МАССЫ ПОБЕГ/КОРЕНЬ  
И ХАРАКТЕРОМ ИЗМЕНЕНИЯ ТРАНСПИРАЦИИ**

**Growth reaction to salinization with different barley sorts  
and ins connection with shoot: root mass ratio  
and transpiration change character**

**Г.В. Шарипова, Д.С. Веселов, В.Е. Чернов, Г.И. Пендинен, Г.Р. Кудоярова**  
Институт биологии Уфимского НЦ РАН, г. Уфа  
E-mail: *G.V.Sharipova@mail.ru*  
Всероссийский институт растениеводства им. Н.И.Вавилова,  
г. Санкт-Петербург  
E-mail: *pendinen@mail.ru*

Была изучена ростовая реакция на кратковременное (1-2 часа) и длительное (10 дней) засоление у растений пяти сортов ячменя из коллекции ВИР: Красноярский 1 и 80, Ранний-1, Riso-1058 и Rogvenir. Засоление приводило к снижению скорости роста растений, и через 10 дней масса побега был ниже, чем в контроле на 30-70 %. В процентном отношении по сравнению с контролем засоление в наибольшей степени (до 28 % уровня контроля) ингибировало рост побега у растений сорта Красноярский 80 и в наименьшей – у сорта Красноярский 1 (67 % уровня контроля). Однако поскольку масса побега контрольных растения сорта Красноярский 80 была в 2.5 раза выше, чем у Красноярский 1, их побеги на засолении имели одинаковую биомассу. По абсолютному весу побегов на фоне длительного действия засоления его ростиингибирующее действие было в наименьшей степени выражено у растений сорта Ранний-1, у которого вес побега на фоне засоления был на 40 % выше, чем в среднем у остальных сортов. Как в абсолютном, так и относительном выражении ростиингибирующее действие засоления в наибольшей степени проявлялось у растений сорта Rogvenir. Таким образом, по способности поддерживать накопление биомассы побега на фоне засоления самым солеустойчивым оказался сорт Ранний-1, а наименее – Rogvenir. Высокий уровень корреляции обнаружен между массой побегов растений разных сортов на фоне засоления и соотношением массы побег/корень у контрольных растений ( $r = 0.95$ ). У растений сорта Ранний-1 соотношение веса побег/корень было самым низким (1.1), в то время как у растений сорта Rogvenir это соотношение было самым высоким (1.5). Хорошо известно, что степень развития корневой системы определяет

устойчивость растений к дефициту воды, а именно дефицит воды – один из важных факторов ростигибирующего действия засоления. Таким образом, более высокую устойчивость растений сорта Ранний-1 можно объяснить тем, что на момент воздействия засоления они имели относительно более развитую корневую систему, что позволяло их корням обеспечивать побеги достаточным количеством воды. Наоборот, высокая чувствительность растений сорта *Porvenir*, вероятно, объясняется относительно слабым развитием их корневой системы, что усиливало дефицит воды на фоне засоления. Растения сорта *Riso-1058* также хорошо вписывались в данную картину: были вторыми после Раннего-1 по весу побега на засолении и имели самое низкое после Раннего-1 соотношение массы побег/корень в контроле. Лишь у двух сортов (Красноярский 1 и 80) не проявлялась зависимость ростигибирующего действия засоления от исходного соотношения массы побег/корень. У растений сорта Красноярский 1, которые были вторыми по слабости развития корней после сорта *Porvenir*, снижение веса побега по сравнению с контролем было минимальным (их вес на фоне засоления составил почти 70 % веса контрольных растений), в то время как у растений сорта Красноярский 80, которые имели столь же хорошо развитую корневую систему, как и растения сорта *Riso-1058* (соотношение побег/корень 1.2), масса побега при засолении резко снижалась (почти как у *Porvenir* – в три раза по сравнению с контролем). Объяснить это противоречие можно тем, что приток воды из корней зависит не только от степени развития корневой системы, но и от их способности проводить воду. Замечено, что растения с короткими корнями имеют более высокую гидравлическую проводимость. Изучение влияния засоления на транспирацию растений показало, что через 1-2 дня после начала действия засоления скорость потери воды растениями Красноярский 1 и *Porvenir* сохранялась на уровне контрольных растений, в то время как у всех остальных растений к этому времени она снижалась. Отсутствие видимого завядания растений сортов Красноярский 1 и *Porvenir* указывает на высокую гидравлическую проводимость этих растений на фоне засоления. Однако в последующем транспирация падала у растений сорта *Porvenir*, в то время как у Красноярский 1 она сохранялась на высоком уровне, что указывает на снижение способности корней растений *Porvenir* проводить воду, что могло быть проявлением их чувствительности к токсичному действию ионов и причиной резкого торможения роста у растений этого сорта. Представляет также интерес анализ изменений уровня транспирации у растения сорта Красноярский 80 при засолении. У этих растений скорость транспирации не снижалась в первые часы дей-

ствия засоления, но резко падала в дальнейшем. Можно предполагать, что низкая чувствительность растений к кратковременному действию засоления привела к запаздыванию необходимых адаптивных реакций, что стало причиной резкого торможения роста побега у растений этого сорта. Полученными результатами указывают на то, что устойчивость растений к засолению в какой-то мере зависит от развития их корневой системы и способности корней проводить воду в условиях ее дефицита. Вместе с тем, для более полного понимания механизма солеустойчивости необходимо учитывать токсический компонент, т.е. способность растений предотвращать поступление и накопление токсичных ионов.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ -04-49276.

**ВЛИЯНИЕ СОЛЕВОГО ШОКА  
НА СОДЕРЖАНИЕ СВОБОДНЫХ И КОНЪЮГИРОВАННЫХ ФОРМ  
ПОЛИАМИНОВ У ГАЛОФИТА *MESEMBRYANTHEMUM CRYSTALLINUM* L.**

**Influence of salt shock on content of free and conjugated polyamines  
in the halophyte *Mesembryanthemum crystallinum* L.**

Н.И. Шевякова, Л.А. Стеценко, В.Ю. Ракитин, В.В. Кузнецов  
Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, г. Москва,  
E-mail: [larstet@mail.ru](mailto:larstet@mail.ru)

Ранее было исследовано содержание свободных полиаминов (путресцина, спермидина, спермина и кадаверина) и их конъюгатов в первичных листьях и во вторичных побегах с листьями, а также в корнях растений *M. crystallinum*, переходящих на САМ путь фотосинтеза при действии засоления (400 мМ NaCl, 6-48 ч). В листьях были найдены свободные полиамины (ПА) и их HClO<sub>4</sub>-нерастворимые конъюгаты, а растворимые конъюгаты ПА не удалось определить общепринятым методом (Langebartis, Kerner et al., 1991) из-за присутствия в листьях *M. crystallinum* значительных количеств полисахаридов, которые препятствовали выделению свободных ПА после проведения кислотного гидролиза. По этой причине HClO<sub>4</sub>-экстракт из листьев освобождали от полисахаридов осаждением их 2-(2-бутоксид) этанолом, а затем подвергали гидролизу (6 н HCl, при +96 °С, 24 ч). В результате модификации общепринятого метода во вторичных побегах с листьями были определены кислоторастворимые конъюгаты ПА. Было обнаружено, что в стареющих первичных листьях содержание свободных и конъюгированных форм ПА в нормальных условиях или при засолении значительно ниже по сравнению с их уровнем во вторичных побе-

гах с листьями. Наблюдаемые изменения количества свободных и конъюгированных форм ПА в процессе засоления имеют органныю специфичность. Так, содержание свободных ПА во вторичных побегах с листьями возрастает (в 1.3-5 раз) по мере увеличения длительности засоления, а в корнях – снижается (кроме свободного спермина). В тех же условиях содержание растворимых конъюгатов диаминов (путресцина и кадаверина) во вторичных побегах с листьями снижалось, а растворимых конъюгатов полиаминов (спермидина и спермина) – увеличивалось. Уровень  $\text{HClO}_4$ -нерастворимых конъюгатов семейства путресцина (путресцин, спермидин и, особенно, спермин) возрастал в процессе засоления, а этот же показатель у кадаверина снижался за 48 ч на 32 %.

Таким образом, внесение в корневую среду стрессорной концентрации  $\text{NaCl}$  вызывает значительные количественные и динамические изменения внутриклеточного пула свободных и конъюгированных ПА в корнях и листьях, что свидетельствует об активном участии ПА в антистрессорной системе целого растения.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (07-04-0024) и программы Президиума РАН «Клеточная и молекулярная биология».

#### ОТВЕТНАЯ РЕАКЦИЯ ПРОРОСТКОВ *BRASSICA NAPUS* L. НА СТИМУЛИРУЮЩИЕ И ТОКСИЧНЫЕ КОНЦЕНТРАЦИИ НИКЕЛЯ И ЗАЩИТНОЕ ДЕЙСТВИЕ ПОЛИАМИНОВ

Response of *Brassica napus* L. seedlings to stimulated  
and toxic concentration of Ni and defence effect polyamines

Н.И. Шевякова, Е.Н. Ильина

Институт физиологии растений им К.А. Тимирязева РАН, г. Москва  
E-mail: [nshevyakova@yandex.ru](mailto:nshevyakova@yandex.ru)

*Brassica napus* (рапс) может оказаться одним из перспективных видов для целей фиторемедиации как представитель семейства капустных, среди которых найдено большое число природных металлофитов. Растения-аккумуляторы никеля обладают высокой степенью устойчивости и способностью транспортировать Ni в надземные органы, что позволяет широко их использовать с целью реабилитации загрязненных почв. Среди растений – гипераккумуляторов ТМ наибольшее число видов принадлежит к Ni-гипераккумуляторам. Самая высокая способность накапливать в побегах Ni (3 % от сухой биомассы побегов) характерна для *Alyssum lesbiacum* (Brassicaceae). Практически все Ni-аккумуляторы из семейства капустных распространены в районах с теплым климатом.

У видов растений, обитающих в зонах с умеренным климатом, подобные сверхаккумуляторы не найдены. Представители семейства капустных, среди которых встречаются виды, устойчивые к загрязнению никелем и одновременно способные к его аккумуляции в надземной массе, не исследовались. По этой причине мы выбрали в качестве объекта исследования рапс, районированный и широко возделываемый в условиях умеренного климата, который в силу принадлежности к семейству капустных может оказаться перспективным для этой зоны накопителем Ni. Судя по результатам наших предыдущих исследований, загрязнение никелем почв в нашей зоне широко распространено, особенно в городских почвах.

На первом этапе работы провели исследование устойчивости растений рапса в фазе прорастания семян к действию различных концентраций никеля, что показало проявление токсичности металла ( $\text{NiCl}_2$ ) в виде хлороза семядольных листьев, угнетения элонгации гипокотилей и угнетения развития первичного корня при действии 250-1000 мкМ  $\text{NiCl}_2$ . Интенсивность прорастания семян при концентрации хлорида никеля 125 мкМ практически не отличалась от контроля (вода), а рост гипокотиля, первичного корня и семядольных листьев был резко повышен по сравнению с контролем, что может свидетельствовать о необходимости этого микроэлемента для начальных этапов роста растений рапса. Известно, что бобовые растения испытывают потребность в никеле как микроэlemente, входящем в белок фермента уреазы. Стимулирующее действие 125 мкМ Ni резко понизило интенсивность перекисного окисления липидов (ПОЛ) даже по сравнению с контролем. Резкое повышение ПОЛ прослеживалось начиная с 250 мкМ Ni. Внесение в среду прорастания семян 1 мМ путресцина или 1 мМ спермидина на фоне различных концентраций хлорида никеля при соблюдении стерильности не оказало влияния на содержание в семядолях хлорофилла, но вызвало достоверно значимое снижение интенсивности ПОЛ только при действии стимулирующей концентрации Ni (125 мкМ). Повышение интенсивности ПОЛ в прорастающих семенах рапса при растяжении гипокотиля и образование первичного корня при действии токсических концентраций Ni (250-1000 мкМ) в значительной степени могут быть связаны с активацией окислительных реакций с образованием активных форм кислорода.

**К ВОПРОСУ О МЕХАНИЗМАХ РЕАКЦИИ РАСТЕНИЙ  
НА КРАТКОВРЕМЕННОЕ ДЕЙСТВИЕ  
НИЗКОЙ ЗАКАЛИВАЮЩЕЙ ТЕМПЕРАТУРЫ**

**To the problem of plant response mechanism on temperature drop**

**Е.Г. Шеруди́ло, Е.Ф. Марковская, М.И. Сысоева, Л.В. Топчиева**  
Институт биологии Карельского НЦ РАН, г. Петрозаводск  
E-mail: [sherudil@krc.karelia.ru](mailto:sherudil@krc.karelia.ru)

Установленные ранее (Sysoeva et al., 2005) на различных объектах (огурец, пшеница, капуста, картофель, петуния) более высокие значения прироста холодоустойчивости при действии кратковременного ежесуточного снижения температуры (ДРОП воздействие) по сравнению с постоянным воздействием низкой температуры позволили высказать гипотезу о разных механизмах формирования холодоустойчивости растений в этих условиях (Markovskaya et al., 2003). Известно, что холодоустойчивость растений находится под контролем генетического аппарата, и ее повышение в ходе длительного низкотемпературного закаливания связано с изменением экспрессии генов и индукцией синтеза стрессовых белков (Gu, 1990; Thomashow, 1998, 1999, 2001; Колесниченко, Войников, 2003). Вопрос об изменении экспрессии генов в растительной клетке при ДРОП воздействии остается открытым. В связи с этим в задачу исследования входил сравнительный анализ пула матричной РНК в виде фрагментов кДНК из листьев растений огурца, подвергнутых ПНТ и ДРОП воздействию.

Опыты проводили с растениями огурца с. Зозуля, выращенными в вазонах с песком в вегетационных камерах. В фазу полностью раскрытых семядолей растения подвергали в течение шести суток низкотемпературным обработкам: постоянной суточной температуре 12 °С (вариант ПНТ) или снижали температуру до 12 °С на 2 ч в конце ночи (вариант ДРОП). Растения контрольного варианта оставались при температуре 20 °С на протяжении всего эксперимента. Холодоустойчивость (ХУ) растений определяли по методу ЛТ<sub>50</sub> (Дроздов и др., 1976). Реакцию генетического аппарата растений огурца оценивали с помощью метода «дифференциал дисплей», основанного на ПЦР. Об изменении пула мРНК в клетках растений огурца судили по сравнению ПЦР-фрагментов кДНК в условиях ПНТ и ДРОП.

Установлено, что ХУ листьев проростков огурца возрастает на вторые сутки в обоих вариантах низкотемпературного воздействия.

Существенные различия в изменениях ХУ выявлены к концу шестых суток: в варианте ДРОП прирост ХУ был в три раза выше, чем в варианте ПНТ.

Анализ динамики изменений количества фрагментов кДНК в вариантах ПНТ и ДРОП показал возрастание их общего количества в первые и вторые сутки экспозиции растений в условиях низкотемпературных обработок. К концу третьих суток пул мРНК уменьшался в обоих вариантах, сохраняя эту тенденцию до конца опыта. Выявленные изменения в экспрессии генов проходили на фоне возрастания уровня ХУ проростков огурца в вариантах ПНТ и ДРОП. Динамика появления в клетках новых транскриптов в ответ на указанные температурные воздействия также находится в прямой зависимости с ростом ХУ в начальный период низкотемпературного воздействия и в обратной – в последующие сутки. Наибольшее количество новых транскриптов приходится на вторые сутки – период, когда ХУ в обоих вариантах низкотемпературного воздействия все еще возрастает, не достигнув своего максимума. Начиная с третьих суток ПНТ и ДРОП действия, количество индуцированных фрагментов кДНК резко снижается, оставаясь на пониженном уровне до конца опыта. ХУ проростков огурца в варианте ПНТ к этому моменту достигает максимального уровня, в то время как в варианте ДРОП – продолжает возрастать.

Таким образом, рост ХУ растений в условиях ПНТ и ДРОП сопровождается изменением экспрессии генов и появлением новых фрагментов кДНК, что особенно заметно в первые сутки действия низкой температуры. В последующие сутки, когда ХУ выходит на свой максимальный уровень (вариант ПНТ) или приближается к нему (вариант ДРОП), изменения на уровне транскрипции генов, по-видимому, уже не так важны для процесса формирования повышенной устойчивости, что подтверждается снижением транскрипционной активности генетического аппарата. Видимо, максимум прироста ХУ в варианте с ДРОП воздействием на растения огурца обеспечивается иным механизмом, не связанным с изменением экспрессии генов на уровне транскрипции.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 05-04-97515.

**ОБРАЗОВАНИЕ СИНГЛЕТНОГО КИСЛОРОДА  
В ФОТОСИСТЕМЕ II ХЛОРОПЛАСТОВ И ЕГО УЧАСТИЕ  
В ПРОГРАММИРУЕМОЙ ГИБЕЛИ УСТЬИЧНЫХ КЛЕТКОК ГОРОХА**

**Generation of singlet oxygen in Photosystem II of chloroplasts  
and its implication in programmed death of pea guard cells**

**А.А. Шестак, Д.Б. Киселевский, В.Д. Самуилов**

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, г. Москва  
E-mail: [ann-shestak@mail.ru](mailto:ann-shestak@mail.ru)

Исследовано влияние синглетного кислорода на программированную клеточную смерть (ПКС). В качестве индуктора ПКС использован цианид. Образование  $H_2O_2$  регистрировали по флуоресценции 2',7'-дихлорфлуоресцеина (DCF), образующегося из нефлуоресцирующего дихлорфлуоресцеина в результате окисления с участием внутриклеточных пероксидаз. Опыты проводили с эпидермисом, изолированным с нижней стороны листьев гороха. Это монослой из замыкающих клеток устьиц и основных эпидермальных клеток, различающихся структурно и функционально. Устьичные клетки содержат хлоропласты и митохондрии, эпидермальные клетки – только митохондрии.

Испытаны гербициды 3-(3',4'-дихлорофенил)-1,1-диметилмочевина (диурон) и 3,5-дибром-4-гидроскибензонитрил (бромоксинил), которые ингибируют перенос электронов в фотосистеме II и вызывают образование триплетного хлорофилла, а затем синглетного кислорода. В присутствии гербицидов в эпидермисе, исходно нагруженном дихлорфлуоресцеиндиацетатом образуется DCF. Каталаза и нитросиний тетразолий (НСТ), окисляющий супероксидный анион-радикал, не ингибировали рост выхода флуоресценции красителя. Диурон и бромоксинил сами по себе не вызывали разрушения ядер устьичных клеток, но предотвращали их  $CN^-$ -индуцированное разрушение на свету.

Краситель бенгальский розовый (БР) является фотосенсибилизатором образования  $^1O_2$ . При добавлении в комбинации с NADH БР увеличивал выход флуоресценции DCF, этот процесс подавлялся НСТ, добавленной супероксиддисмутазой или хинакрином. В темноте БР не оказывал влияния на  $CN^-$ -индуцированное разрушение ядер устьичных клеток, а на свету предотвращал его. Обработка насечек листьев БР на свету значительно снижала скорость фотосинтетического выделения  $O_2$ ; известно, что синглетный кислород инактивирует белок D1 фотосистемы II.

Полученные данные показывают, что бенгальский розовый, диурон или бромоксинил, вызывая образование  $^1O_2$ , подавляют действие нециклической электротранспортной цепи и предотвращают ПКС устьичных клеток на свету.

**АКВАПОРИНЫ ТОНОПЛАСТА И ПЛАЗМАЛЕММЫ  
В ОСЕВЫХ ОРГАНАХ ПРОРАСТАЮЩИХ СЕМЯН****Aquaporins of tonoplast and plasmalemma  
in axial organs of germinating seeds**

И.А. Шижнева, Г.В. Новикова, Н.В. Обручева  
Институт физиологии растений, г. Москва  
E-mail: [obroucheva@ippras.ru](mailto:obroucheva@ippras.ru)

Успешное прорастание всех семян происходит за счет растяжения клеток осевых органов зародыша и зависит от уровня оводненности. Его повышение в начале происходит за счет набухания, после чего вода может поступать только в результате образования и накопления осмотиков в осевых органах. Скорость такого поступления воды зависит от присутствия и функционирования белков аквапоринов в плазмалемме и тонопласте клеток.

В качестве объекта исследования были выбраны семена контрастных типов: ортодоксальные (кормовые бобы *Vicia faba minor*) и рекальцитрантные (конский каштан *Aesculus hippocastanum*). Мембраны выделяли из осевых органов семян кормовых бобов, которые набухали в течение 6, 12, 16, 18 ч, а также из проросших и проросших семян, осевые органы которых достигали 1 см. Из осевых органов конского каштана мембраны выделяли по мере выхода семян из глубокого покоя в течение периода холодной стратификации, а также из изолированных в те же сроки осевых органов. Мембранные белки анализировали при помощи электрофореза в денатурирующих условиях и подвергали вестерн-блоттингу. Для идентификации плазмалеммных аквапоринов использовали поликлональные антитела против полипептида из N-концевой области аквапоринов плазмалеммы. Иммунологический анализ фракции плазматических мембран из семян бобов показал наличие специфического взаимодействия антител с белками, имеющими мол. массу 64, 59, 44, 35, 28, 20 кД, что соответствует димерам и мономерам, и плазмалеммных аквапоринов. Содержание аквапоринов по ходу набухания почти не менялось, при проклевывании оно снижалось, а в растущих растяжением осевых органах несколько увеличивалось. Для исследования изменений в содержании аквапоринов тонопласта использовали пептид-специфическую сыворотку. Аминокислотная последовательность полипептида для получения антисыворотки представляла собой полипептид, характерный только для тонопластного аквапорина, специфически экспрессирующегося в мембранах белковых тел семян. При иммунологической идентификации аквапоринов тонопласта было обнаруже-

но специфическое взаимодействие антител с полипептидами, имеющими мол. массу 26, 27, 32 и 47 кД в препаратах микросом. Полипептиды с мол. массой 26 и 27 кД соответствуют мономерным формам аквапоринов тонопласта, тогда как пептид с массой 47 кД скорее всего представляет собой димер. В микросомальной и тонопластной фракциях из каштана обнаружены полипептиды с массами 64 и 52 кДа, которые, возможно, представляют собой димеры, и полипептид с массой 27 кДа – мономер аквапорина.

Участие аквапоринов в поглощении воды при растяжении клеток было подтверждено в опытах по инкубации осевых органов, изолированных из семян при их набухании и прорастании, в растворах хлорида ртути с последующим снятием ингибирования дитиотреитолом. Поглощение воды проростками каштана и бобов ингибировалось на 45-50 % 0.5 и 0.75 мМ хлоридом ртути соответственно. Ингибирующий эффект снимался обработкой 10 мМ дитиотреитолом. У осевых органов каштана до начала роста эффекта не обнаружено.

Таким образом, в осевых органах семян были идентифицированы аквапорины плазмалеммы и тонопласта. До начала растяжения клеток сохраняется неизменным уровень аквапоринов в тонопласте и плазмалемме. Однако при переходе от набухания к инициации роста клеток растяжением возрастает количество плазмалеммных аквапоринов, что связано с увеличением поверхности плазмалеммы в растягивающихся клетках и постепенно усиливающимся поступлением воды за счет осмотических сил. Возрастание уровня аквапоринов в плазмалемме существенно для дальнейшего поступления воды, так как именно плазмалемма менее проницаема для воды, чем тонопласт, и прохождение воды через плазмалемму определяет скорость потока воды внутрь клетки. В осевых органах бобов инициации роста предшествует увеличение объема вакуолей при поддержании неизменного уровня тонопластных аквапоринов, которые исходно присутствовали в белковых телах семян до набухания. К началу роста эти аквапорины, характерные для зрелых семян, исчезают и, вероятно, заменяются аквапоринами другого типа. В отличие от семян бобов, в осевых органах семян конского каштана содержание аквапоринов тонопласта не меняется, что, видимо, связано с высокой оводненностью осевых органов и наличием вакуолей в них в течение периода покоя и прорастания. Существенно, что у обоих типов семян аквапорины принимают участие в поглощении воды только после начала роста клеток растяжением и увеличения объема вакуолей.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 05-04-48381.

**ИЗМЕНЕНИЕ АКТИВНОСТИ ИНГИБИТОРОВ ГИДРОЛАЗ  
В ЛИСТЬЯХ КАРТОФЕЛЯ ПРИ ДЕЙСТВИИ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ****Activity change of inhibitor hydrolytic enzymes  
in potato leaves under various factors**

**И.А. Шпирная, Р.И. Ибрагимов, А.Ф. Сяляхова, Н.Д. Шевченко**  
Башкирский государственный университет, г. Уфа  
E-mail: *i-shia@yandex.ru*

Белковые ингибиторы, подавляющие активность гидролитических ферментов, в первую очередь протеиназ и амилаз, обнаружены в растениях многих семейств. Широкое распространение и значительное содержание ингибиторов в тканях растений позволяют говорить о них как об одном из важных звеньев в регуляции различных физиологических процессов. Практический интерес представляют белки, способные подавлять активность экзогенных гидролитических ферментов насекомых, микроорганизмов и млекопитающих.

Нами исследован процесс изменения активности ингибиторов экзогенных гидролаз (трипсина, проназы E, протеиназы и амилазы личинок колорадского жука) в листьях картофеля при действии на них факторов различной природы. Эксперименты проводились на растениях картофеля 30-суточного возраста (сорт Элит). Растения подвергали механическому повреждению, воздействию низких температур, обработке инсектицидным препаратом «Децис», повреждению личинками колорадского жука.

Протеолитическую активность определяли по интенсивности гидролиза белковых субстратов и синтетического субстрата БАП-НА, амилазную – по интенсивности гидролиза крахмала. Активность ингибиторов рассчитывали по степени инактивации соответствующих гидролаз.

Все изученные типы воздействий на листья (механическое, температурное, химическое, биотическое) повышают активность ингибиторов протеолитических ферментов. Так, механическое повреждение листовой пластины приводит к повышению активности ингибиторов проназы E и ингибиторов протеиназ личинок колорадского жука в листьях более чем в два раза. Важным является факт повышения антипротеолитической активности не только в поврежденных (обработанных) листьях, но и в неповрежденных (необработанных) участках одного растения, при этом активность ингибиторов протеиназ личинок и ингибиторов проназы E в неповрежденных листьях определяется на уровне антипротеолитической активности в поврежденных листьях.

В практическом отношении значимым является факт повышения активности ингибиторов гидролитических ферментов при обработке растений раствором инсектицида Децис. Это свидетельствует о том, что обработка растений защитными препаратами не только подавляет жизнедеятельность организмов-фитофагов, но и стимулирует механизмы защиты самого растительного организма. В наших опытах обработка листьев картофеля препаратом Децис сопровождалась повышением активности ингибиторов чужеродных протеиназ различного происхождения (насекомых, млекопитающих, микроорганизмов). Важно, что антипротеолитическая активность повышалась и в листьях того же растения, не контактировавших с химическим веществом.

Эксперименты показывают, что выявленные закономерности изменения активности протеиназ при различных способах воздействия в целом подтверждаются и при исследовании активности ингибиторов амилаз. Следует, однако, отметить, что процесс индукции антиамилазной активности в растениях картофеля носит более специфичный характер. Повышение активности ингибиторов амилаз личинок колорадского жука обнаруживалось только в листьях, непосредственно подвергнутых механической, химической и биотической обработке. Белки из интактных листьев, также как и белки из необработанных (контрольных) растений, не подавляли активность амилаз насекомого. Интересно отметить, что экстракты листьев ни контрольного, ни опытных вариантов не подавляли амилазную активность слюнной жидкости человека. Повидимому, растительные ингибиторы амилаз обладают высокой специфичностью и преимущественно подавляют активность ферментов специализированных фитофагов.

Таким образом, при действии на растения различных факторов значительно изменяется уровень активности ингибиторов, подавляющих активность протеиназ микроорганизмов, млекопитающих, личинок колорадского жука. При различных видах воздействия в листьях изменяется и активность ингибиторов амилаз личинок колорадского жука. Полученные результаты показывают возможность искусственного регулирования уровня ингибиторов чужеродных для растительного организма гидролитических ферментов, что открывает принципиально новые подходы к поиску защитных препаратов, стимулирующих естественные механизмы устойчивости растений. Активация генов ингибиторов гидролаз при обработке подобными препаратами будет способствовать повышению устойчивости растений к патогенным микроорганизмам и насекомым-вредителям.

**ВЛИЯНИЕ САЛИЦИЛАТОВ НА РОСТ, РАЗВИТИЕ И УСТОЙЧИВОСТЬ  
РАСТЕНИЙ КУКУРУЗЫ И СОРГО В УСЛОВИЯХ УМЕРЕННОГО  
ВОДНОГО ДЕФИЦИТА**

**Influence of some salicylates on growth, development  
and resistance of *Zea mays* L. and *Sorgum bicolor* L. plants  
in moderate water deficit conditions**

**А. Штефырцэ, М. Меленчук**

Институт генетики и физиологии растений АН Республики Молдова,  
г. Кишинев

E-mail: [ifpdirect@mail.md](mailto:ifpdirect@mail.md)

Известно, что некоторые эндогенные физиологически активные вещества (абсцизовая кислота, этилен, жасмонат, салицилат) индуцируют накопление метаболитов, способствующих адаптации растений к неблагоприятным флуктуациям условий среды. Имеются сведения о том, что под влиянием салициловой кислоты повышается солеустойчивость растений пшеницы, о которой судили по степени ингибирования роста растений на солевом фоне. Цель настоящих исследований – выявить эффект салицилатов  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  на особенности роста, развития и продуктивности растений кукурузы и сорго в оптимальных условиях влажности и при умеренном водном дефиците. Исследования на ранних этапах онтогенеза осуществлялись на семи-восьмидневных проростках (растений), выращенных из семян, обработанных раствором салицилатов в концентрации  $8 \cdot 10^{-4}$  М, в рулонах фильтровальной бумаги в стеклянных сосудах с соответствующим раствором или водой, инкорпорированных в термостате при температуре  $27^\circ\text{C}$  и влажности 70 %. Для установления адаптивных реакций растений к условиям недостаточного влагообеспечения была осуществлена серия вегетационных опытов с контролируемой влажностью 70 и 30 % от ПВ. Условия водного стресса продолжительностью 10 дней создавались на VI этапе онтогенеза растений. Параллельные варианты включали обработанные салицилатами растения. Полевые опыты проводились в течение 2004-2006 гг. методом блоков в трехкратной повторности с рендомизированным расположением вариантов. Об эффекте салицилатов и недостатка влаги на растения в вегетационных и полевых опытах судили по идентификации различий в морфофизиологических параметрах устойчивости, первичной продуктивности и хозяйственно ценной части урожая. Установлено достоверное влияние салицилатов на физиологическое состояние

растений уже на начальных этапах онтогенеза и благоприятное влияние на рост растений, особенно корневой системы.

Идентификация морфофизиологических особенностей растений *Zea mays* L. гибрид Р 459 и *Sorgum bicolor* L. сорт Молдовенеск 40 в контролируемых условиях влажности показала различную реакцию на недостаток влаги в почве и компенсаторные изменения, обусловленные салицилатами, которые проявлялись на уровне организма поддержанием роста, лучшим накоплением биомассы, образованием ассимиляционной поверхности, а также устойчивостью к жаре и засухе. Аналогичные результаты получены и в полевых опытах. Установлено достоверное усиление продукционного процесса, который нашел свою экспрессию в величине урожая как результат не только увеличения продуктивности растений, но и количества растений на единицу площади вследствие повышения энергии проростания семян. Наблюдается тенденция увеличения массы початка и метелки, массы зерен на початок и массы 1000 зерен. У обработанных растений полнее реализуется потенциал продуктивности. Соотношение доли распределения ассимилянтов, израсходованных на формирование репродуктивных и вегетативных органов у обработанных и контрольных растений, имеет тот же характер, но с определенной тенденцией увеличения у первых. Салицилаты уменьшают отрицательное влияние засухи на растения в течение вегетационного периода. Фенотип растений, образованный из семян обработанных салицилатами в период вегетации, проявляет повышенную толерантность к комплексному воздействию «обезвоживания и жары» и «обезвоживания и охлаждения». У первых величина коэффициента повреждения обезвоживанием и гипертермией значительно меньше по сравнению со степенью повреждения контрольных растений. Обработанные растения отличаются повышенной толерантностью и к относительной засухе на фоне пониженной температуры. Следовательно, полученные данные лабораторных, вегетационных и полевых опытов позволяют заключить, что салицилаты  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  оказывают достоверное влияние на процессы роста, развития и устойчивости растений не только в оптимальных условиях влажности, но и при умеренном недостатке влаги в почве. Отличительный эффект салицилатов – повышать устойчивость не только к патогенам, что достаточно хорошо показано в литературе, но и к факторам климатического происхождения (недостаток влажности, жара, холод) – демонстрирует универсальный характер некоторых адаптационных механизмов.

**ВЛИЯНИЕ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ  
НА ИНТЕНСИВНОСТЬ ПЕРОКСИДНОГО ОКИСЛЕНИЯ ЛИПИДОВ  
И АКТИВНОСТЬ АНТИОКСИДАНТНОЙ СИСТЕМЫ  
МХА *DREPANOCLOUDUS ADUNCUS* (HEDW.) WARNST.**

**Influence of heavy metals on intensity of lipids peroxide oxidation  
and the activity of antioxidative system  
of the moss *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst.**

**О.И. Щербаченко**

Институт экологии Карпат НАН Украины, г. Львов  
E-mail: [morphogenesis@mail.lviv.ua](mailto:morphogenesis@mail.lviv.ua)

Перекисное окисление липидов (ПОЛ) – физиологический процесс, который обусловлен постоянным контактом липидов биологических мембран с молекулярным кислородом, а также присутствием активных форм кислорода. В нормальных условиях роста и развития растений концентрация свободных радикалов и инициированное ими ПОЛ находятся на некотором низком и более или менее постоянном уровне, который не токсичен для клеток и всего организма. В экстремальных условиях происходит накопление свободных радикалов, вследствие чего возрастает интенсивность процессов ПОЛ. Малоновый диальдегид (МДА) является одним из конечных продуктов ПОЛ. Существует предположение, что концентрация МДА в клетках значительно возрастает в ответ на разные стрессовые влияния и может являться показателем активности свободнорадикальных окислительных процессов в клетках. В опытах использовали гаметофоры мха *D. aduncus*, полученные путем регенерации образцов из природы. Растения выращивали на водных питательных средах Кноп-П с металлами (опытные) и без металлов – контроль, в течение одного месяца. Анализ МДА в гаметофорах мха *D. aduncus* показал, что при влиянии 0.1-1.0 мкмоль/л  $Pb(NO_3)_2$  уровень окислительных процессов в клетках мха оставался достаточно стабильным и содержащее МДА мало отличалось от контроля. С повышением концентраций нитрата свинца до 10.0-100.0 мкмоль/л зафиксировано существенное возрастание концентрации МДА по сравнению с контролем. При действии кадмия уровень МДА в гаметофорах мха *D. aduncus* повышался пропорционально к концентрации металла в субстрате.

Важным регулятором ПОЛ в клетке является защитная антиоксидантная система (АОС), к которой принадлежат ферменты (супероксиддисмутаза, каталаза, пероксидаза и др.) и низкомолеку-

лярные метаболиты – глутатион, аскорбиновая кислота, каротиноиды,  $\alpha$ -токоферол, фенолы и др., которые могут обезвреживать высокоактивные кислородные интермедиаты или быть субстратами для ферментов. Супероксиддисмутаза (СОД) катализирует реакцию дисмутации супероксидного радикала  $O_2^{\cdot -}$  к молекулярному кислороду или пероксиду водорода. Эта реакция обеспечивает первичную защиту клеток в условиях окислительного стресса. Установлено, что активность СОД в побегах мха возрастала пропорционально к концентрации тяжелых металлов в субстрате. Пероксид водорода, который в повышенных концентрациях накапливается в условиях стресса, инактивирует каталазу. В гаметофорах *D. aduncus* уровень каталазной активности существенно возрастал под влиянием 10.0-100.0 мкмоль/л  $Pb(NO_3)_2$  и 10.0 мкмоль/л  $CdCl_2$ . Возможно, это обусловлено увеличением количества  $H_2O_2$  в результате супероксиддисмутазной реакции, поскольку активность СОД тоже существенным образом возрастала. Незначительное повышение активности каталазы, сравнительно с контролем, под влиянием низких концентраций  $Pb(NO_3)_2$  (0.1-1.0 мкмоль/л) и 0.1 мкмоль/л  $CdCl_2$  могло быть вызвано ингибирующим действием свободных радикалов на железо активного центра фермента. Подобная тенденция зафиксирована нами и относительно влияния ионов кадмия. Следовательно, в защите клеток мха *D. aduncus* от окислительного стресса, вызванного высокими концентрациями  $H_2O_2$ , каталаза выполняет важную роль. В редукции цитотоксичных гидропероксидов в растительных клетках в значительной мере задействована глутатионпероксидаза (ГП). В опытах свинец и кадмий индуцировали существенное повышение активности ГП в побегах мха *D. aduncus*. ГП эффективнее, чем каталаза, инактивирует  $H_2O_2$ , что может быть связано с ее высшей специфичностью по отношению к  $H_2O_2$  или повышенной устойчивостью фермента к влиянию тяжелых металлов за счет накопления органических гидроперекисей и восстановленного глутатиона.

Таким образом, повышенный уровень ПОЛ в гаметофорах *D. aduncus* активировал функционирование АОС, которое является одним из важнейших механизмов защиты в условиях стресса и определяет адаптивный потенциал данного вида мха в условиях токсичного влияния тяжелых металлов.

**ЭКОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ  
СОРТООБРАЗЦОВ *AMARANTHIS* L.  
В УСЛОВИЯХ МОСКОВСКОГО И НОВГОРОДСКОГО РЕГИОНОВ**

***Amaranthus* L. ecophysiological research  
in the regions of Moscow and Novgorod**

**А.К. Юзбеков<sup>1</sup>, Д.И. Казиахмедов<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, г. Москва  
E-mail: [uak2003@mail.ru](mailto:uak2003@mail.ru)

<sup>2</sup> Новгородский государственный университет им. Ярослава Мудрого,  
г. Великий Новгород  
E-mail: [DZHARULLAKH@mtu-net.ru](mailto:DZHARULLAKH@mtu-net.ru)

В настоящее время амарант рассматривается как культура многоцелевого использования: пищевая, кормовая, лекарственная, техническая и декоративная. Однако для успешной интродукции рода *Amaranthus* L. на первых этапах необходимо провести фундаментальные исследования по биологии развития, фотосинтезу, фотопериодизму и биохимическому составу таких растений и их адаптации к условиям региона произрастания. Целью настоящей работы являлось изучение основных агробиологических особенностей коллекции сортов образцов амаранта в почвенно-климатических условиях Северо-Запада России (Новгородская область) и Московского региона (Плодовая станция ТСХА им. Тимирязева). При этом особое внимание уделялось исследованию экологической пластичности сортов образцов амаранта на уровне ферментов C4-фотосинтеза, характерного для рода *Amaranthus* L., фракционного и аминокислотного состава белков: альбуминов, глобулинов, глютелинов и проламинов. Объектом изучения служила коллекция сортов образцов амаранта, созданная в лаборатории селекции кормовых культур Института кормов Украинской Академии аграрных наук: Атлант, Ацтек, Котигорошко, Легинь, Орхидея, Пониклый. Листья отбирались в фазу вегетации (период наибольшего содержания белков) и высушивались при 45 °С в течение 50 ч. Основные характеристики роста и развития растений в условиях Северо-Запада и Московского региона отличались от естественного ареала прежде всего из-за различий в световом, температурном и водном режимах. Наибольшей облиственностью отличался низкорослый сорт образец Орхидея. Вегетационный период сортов образцов составил 90-135 дней в зависимости от условий произрастания. Выявлены существенные различия в содержании, фракционном и аминокислотном составе белков. Значительное количество белков (30-35 % от сухого вещества) у всех сортов образцов отмечено в фазы бутонизации и цветения, в которых преобладали наиболее ценные легко-

растворимые фракции альбуминов и глобулинов. Наибольшая активность и высокая степень гетерогенности ферментов метаболизма С4-кислот наблюдались у сортообразцов Атлант, Ацтек, Орхидея и Легинь: ФЕПК представлена двумя основными изоферментами, АспАТ – двумя основными и тремя минорными изоформами. Наименьшая активность ферментов выявлена у сортообразцов Поникий. Легинь, Ацтек и Котигорошко занимали промежуточное положение. В качестве перспективных для дальнейшего исследования и селекции высокопродуктивных сортов выделены сортообразцы, наиболее адаптированные к условиям Северо-Запада России и Московского региона: Атлант, Ацтек, Орхидея и Легинь; декоративных – Легинь и Поникий.

#### ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ПРОДУКЦИИ АКТИВНЫХ ФОРМ КИСЛОРОДА В КАЛЛУСАХ ПШЕНИЦЫ

##### The hormonal regulation of reactive oxygen species production in wheat calluses

З.Р. Юсупова, И.В. Максимов, О.Б. Сурина

Институт биохимии и генетики Уфимского НЦ РАН, г. Уфа

E-mail: [phyto@anrb.ru](mailto:phyto@anrb.ru)

Огромная роль в реализации иммунного ответа растительной клетки принадлежит фитогормонам. Любой стресс и воздействие экзогенными физиологически активными соединениями сопровождаются сдвигом гормонального баланса растительной клетки. Мнения о роли фитогормонов в устойчивости растений противоречивы и до сих пор активно дискутируются. Особый интерес вызывает вовлечение фитогормонов в регуляцию свободно-радикальных процессов в растениях, являющихся одним из главных звеньев их иммунного ответа. В связи с этим естественно возникает необходимость изучения роли ИУК и кинетина в регуляции генерации АФК в клетках каллусов пшеницы.

В качестве эксплантов для получения каллусной ткани использовали незрелые зародыши пшеницы *Triticum aestivum* L. сорта Жница и *T. timopheevii* Zhuk. (каталог ВИР К-58666), культивируемые на питательной среде Мурасиге и Скуга (МС). Вид *T. timopheevii* является иммунным, вид *T. aestivum* – восприимчивым к твердой головне. Образование  $O_2^-$  определяли по восстановлению ТТХ (2,3,5-трифенилтетразолий хлорид), пероксида водорода – с использованием ксиленолового оранжевого.

Анализ продукции АФК под действием фитогормонов и инфи-

цирования твердой головней показал, что каллусы пшеницы с различной устойчивостью к *T. caries* отличались соотношением супероксид радикал ( $O_2^-$ )/ пероксид водорода ( $H_2O_2$ ). Так, каллусы восприимчивой пшеницы имели меньшее содержание  $O_2^-$  и большее  $H_2O_2$  по сравнению с устойчивой и, соответственно, коэффициент  $O_2^-/H_2O_2$  в контрольных каллусах восприимчивой пшеницы составлял 0.76, а в устойчивой – 4.6.

При добавлении фитогормонов и инфицировании их спорами возбудителя твердой головни в каллусе восприимчивой пшеницы в начале опыта обнаружено многократное (дотрех раз) повышение уровня  $O_2^-$  и, напротив, снижение содержания  $H_2O_2$ . Особенно четко эти изменения проявлялись при добавлении в среду культивирования каллусов ИУК. Последующее культивирование показало, что со временем уровень пероксида водорода в вариантах с ИУК и кинетином возрастал. Наибольшее накопление  $H_2O_2$  происходило в варианте с добавлением в среду культивирования каллусов пшеницы кинетина. Каллусы пшеницы Тимофеева, в отличие от мягкой, реагировали на внесение фитогормонов и инфицирование значительным повышением уровня  $H_2O_2$ .

При совместном культивировании с головневый грибом в каллусных культурах пшеницы в присутствии фитогормонов клетки отвечали на инфицирование активной генерацией пероксида водорода у обоих изученных видов. Так у восприимчивой пшеницы его содержание под влиянием ИУК возросло почти втрое, а под влиянием кинетина – почти в семь раз, в то время как у устойчивой пшеницы эти изменения были только в 1.3 и 1.6 раза соответственно. При этом коэффициент  $O_2^-/H_2O_2$  восприимчивой пшеницы приближался к таковому устойчивой. Следовательно, у восприимчивого сорта фитогормоны и в особенности цитокинины могут корректировать ответные реакции растительных клеток на заражение фитопатогенами и способствовать последующему укреплению защитных свойств растений.

Таким образом, фитогормоны повышали окислительно-восстановительный статус в каллусах и переводя соотношение  $O_2^-/H_2O_2$  в сторону повышенного содержания пероксида водорода, вероятно, могут способствовать активации процессов лигнификации, где последний играет немаловажную роль.

Работа выполнялась при финансовой поддержке РФФИ №05-04-48310 и индивидуального гранта президента Российской Федерации МД-1651.2005.4.

**СПЕЦИФИКА РЕАКЦИИ ИНДИВИДУУМА И ОРГАНОВ РАСТЕНИЙ  
НА ЗАСОЛЕНИЕ СРЕДЫ****The specificity reaction of individual plants and its organs to salt stress****А.Г. Юсуфов, М.А. Магомедова**Дагестанский государственный университет, г. Махачкала  
E-mail: [dgu@dgu.ru](mailto:dgu@dgu.ru)

Норма реакции (I) – адаптивное наследственное свойство фенотипов, отличается у популяций разных видов и широко варьирует в онтогенезе. У растений она складывается путем взаимодействия органов и структур (II), отличающихся по специфике реагирования на факторы. К факторам I относятся генетические, онтогенетические (эпигенетические) и механизмы гомеостаза.

У II ответ на воздействия характеризуется показателями устойчивости, что отражает лишь часть реализации I фенотипов. Тем не менее изучение характера реагирования отдельных II на стрессы по комплексу показателей жизнеспособности имеет значение для целостной оценки I растений.

Для конкретизации этого вопроса проведены эксперименты с *Beta vulgaris* L., *Citrullus linnets* Mansf., *Cucumis melo* L., *C. sativa* L., *Cucurbita pepo* L., *Gleditschia triacanthus* L., *Helianthus annuus* L., *Lycopersicon esculentum* Mill., *Phaseolus vulgaris* L., *Solanum melogona* L.

Сравнивали по жизнеспособности интактные листья, семядоли и цветки, а также проростки, гипокотильные и эпикотильные черенки, изолированные листья и семядоли при культивировании в растворах ( $10^{-5}$ – $10^{-2}$  М) NaCl, Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, MgSO<sub>4</sub>, CuSO<sub>4</sub>, ZnSO<sub>4</sub>, CoCl<sub>2</sub>. Контроль – вода. В опытах *in vitro* для эксплантов (5-10 мм) гипокотилей, семядолей, междоузлий побега, пластинки и черешка листьев засоление достигалось насыщением среды Мурасиге-Скуга – МС (1/6 ее нормы). Варианты II постоянного и временного культивирования на засолении дополнялись предобработкой ИМК (50 мг/л) и БАП (25 мг/л) в течение шести часов.

По некоторым из объектов сравнивали и разные сорта между собой (арбуз, свекла, тыква и фасоль). В интактном и изолированном состоянии II у видов и индивидуумов обнаружены существенные различия в реакции на уровень и специфику засоления среды. Наиболее чувствительны II к растворам CuSO<sub>4</sub>, ZnSO<sub>4</sub>, CoCl<sub>2</sub>, летальный эффект которых проявляется уже при  $10^{-4}$  М, особенно у цветков и лепестков (Юсуфов, 2006). Жизнеспособность сравниваемых моделей заметно меняется в зависимости от уровня их орга-

низации: проростки в разном состоянии развития, гипокотильные и эпикотильные черенки с семядолями, листьями и без них, листья с черешками и без них (Юсуфов, Алиева, 2002; Рамазанова, 2005). Это определяется изменением уровня накопления ионов в разных их тканях (Алиева, 2001; Юсуфов, Алиева, 2002; Магомедова и др., 2003). С упрощением организации моделей аккумуляция ионов в их тканях усиливается, что приводит к летальному эффекту. Со структурным усложнением моделей этот эффект снижается за счет перераспределения ионов в разных тканях.

Специфика I растений на засоление влияет и на особенности II, что проявляется в большей их устойчивости к засолению у солеустойчивых видов. Отсюда изолированные II, как и растения, составляют возрастающий ряд чувствительности к засолению: свекла, арбуз, подсолнечник, баклажан, томаты, гледичия и фасоль. Однако гомологичные II у сравниваемых видов по жизнеспособности обнаруживают различия в случае оценки ее по разным показателям.

Выживаемость и продолжительность жизни на засолении снижаются в следующей последовательности: проростки, гипокотильные и стеблевые черенки, отрезки гипокотилей без семядолей, изолированные листья с черешками и без них, отрезки эпикотилей без листьев. Этот ряд с некоторыми отклонениями повторяется по активности ризогенеза и пороговой дозе накопления ионов в тканях, а также и у эксплантов *in vitro* соответствующих органов и растений. Однако и экспланты проявляют органо- и видоспецифичность в устойчивости к засолению.

С упрощением организации моделей возрастает их чувствительность к засолению, что сопровождается сдвигом зоны летальности к растворам низкой концентрации. На примере II видна роль эпигенетических факторов устойчивости к засолению, связанных с дифференциацией в онтогенезе. Поэтому она различна у II в пределах индивидуума. Для сравнения с растениями нужно учитывать комплекс показателей жизнеспособности у интактных и изолированных II. Она у растений выше, чем II. По особенностям морфо- и ризогенеза и накопления ионов в тканях при засолении к проросткам близки только стеблевые и гипокотильные черенки.

**ВЛИЯНИЕ СРОКА И КРАТНОСТИ ПРИМЕНЕНИЯ АНТИДОТА ФУРОЛАН  
НА УСТОЙЧИВОСТЬ ПРОРОСТКОВ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ  
К ТОКСИЧЕСКОМУ ВОЗДЕЙСТВИЮ ГЕРБИЦИДА 2,4-Д**

**The period and antidot furolan using amount  
on winter wheat stability to herbicide 2,4-D toxic influence**

**Е.К. Яблонская<sup>1, 2</sup>, В.К. Плотников<sup>1, 2</sup>, Н.И. Ненько<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Краснодарский научно-исследовательский институт  
сельского хозяйства им. П.П. Лукьяненко, г. Краснодар,  
E-mail: *molbio@mail.kubtelecom.ru*

<sup>2</sup> Кубанский государственный технологический университет, г. Краснодар  
E-mail: *yablonskay@mail.ru*

Один из путей снижения токсического воздействия гербицида 2,4-Д на растения озимой пшеницы – применение регуляторов роста, обладающих антистрессовой активностью. К таким препаратам относится созданный в Кубанском ГТУ синтетический регулятор роста растений фуrolан, проявляющий свойства антидота гербицида 2,4-Д на подсолнечнике. Фуrolан повышает устойчивость растений пшеницы к засухе и поражению грибковыми заболеваниями, способствует увеличению стабильности полиаденилированных мРНК, обуславливающей активацию синтеза белка. В двухмерной системе признаков координат «масса проростка – длина проростка» охарактеризовано влияние обработки гербицидом 2,4-Д, антидотом фуrolан (обработка семян и проростков) и совместного их применения (обработка проростков) на экспрессивность генетических систем аттракции и адаптивности проростков озимой пшеницы короткостебельных сортов Краснодарской селекции Батько, Краснодарская-99 и среднерослого – Дея, отличающихся потенциалом накопления белка. Установлено, что у всех испытываемых сортов гербицид 2,4-Д оказывает ингибирующее воздействие на ростовые и синтетические процессы в проростках, в том числе у раннеспелого сорта Батько преимущественно в корневой, среднеспелых сортов Краснодарская 99 – побеговой и Дея – корневой и побеговой систем проростков, в сравнении с контролем (без обработки регуляторами роста). Гербицид снижает экспрессивность генетических систем как аттракции, так и адаптивности у среднеспелых сортов озимой пшеницы и адаптивности – у раннеспелого сорта Батько. Предпосевная обработка семян озимой пшеницы препаратом фуrolан активизирует рост преимущественно корней и накопление биомассы в корнях и побеговой системе проростков, оказывая влияние на донорно-акцепторные отношения. При изучении влияния срока и кратности применения антидота фуrolан на ус-

тойчивость проростков к токсическому воздействию гербицида установлено, что у сорта Батько одинаково эффективны как одно- (обработка семян и проростков), так и двукратное внесение, у сорта Краснодарская 99 – обработка проростков и двукратное внесение, у сорта Дея – обработка семян и двукратное внесение. Таким образом, у всех изучаемых сортов озимой пшеницы наиболее целесообразно совместное внесение антидота фуролан с гербицидом 2,4-Д.

**ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПЕРЕСТРОЙКИ ИОН-ТРАНСПОРТНЫХ СИСТЕМ  
ПЛАЗМАЛЕММЫ КЛЕТОК ХАРОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ  
В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СТРУКТУРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ  
СИМ-ТРИАЗИНОВЫХ ГЕРБИЦИДОВ**

**Functional reorganization of ion-transport systems  
in protoplasmatic charophytes cells depending  
on sim-triazin herbicide structure**

**О.Г. Яковец, В.М. Юрин, А.П. Кудряшов**  
Белорусский государственный университет, г. Минск  
E-mail: yakovets@inbox.ru

Исследование механизмов физиологического воздействия гербицидов на растительный организм целесообразно начинать с установления первичных мишеней их действия. Пройдя через клеточную стенку, чужеродное вещество должно преодолеть внешнюю плазматическую мембрану, которая, с одной стороны, является реальной преградой на пути движения ксенобиотиков внутрь растения, а с другой, – именно той структурой, которая испытывает максимальное давление со стороны экзогенных стрессовых факторов, к которым можно отнести сим-триазиновые гербициды.

Изменения электрофизиологических характеристик плазмалеммы интернодальных клеток харовой водоросли *Nitella flexilis* при действии отличающихся по химической структуре сим-триазинов (тиометилсодержащего прометрина, хлорсодержащих атразина и симазина) в диапазоне концентраций от  $10^{-6}$  до  $10^{-4}$  моль/л исследовались *in vivo* с помощью микроэлектродной техники в режиме фиксации потенциала на мембране. Оценка свойств конкретных транспортных систем производилась путем целенаправленного изменения ионного состава наружной среды, времени экспозиции, режима освещения, использования ингибиторов метаболизма и блокаторов ионных каналов.

Значительные мембранотропные эффекты атразина и симазина позволяют заключить, что именно сочетание длины углеводород-

ных заместителей с присутствием в молекуле гербицида атома галогена определяет количественные характеристики мембранотропного действия сим-триазинов. Это согласуется с тем фактом, что присутствие атомов галогена в молекуле химического соединения увеличивает его биологическую активность и хлорсодержащие пестициды являются наиболее сильнодействующими. Наличие же одинаковых углеводородных заместителей в четвертом и шестом положениях сим-триазинового кольца, свойственное прометрину и симазину, определяет качественные характеристики сдвигов электрофизиологических параметров плазмалеммы.

Наблюдаемое в присутствии  $8.4 \cdot 10^{-5}$  моль/л прометрина и  $9.3 \cdot 10^{-5}$  моль/л атразина увеличение величины коэффициентов  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -селективности плазмалеммы ( $\alpha$ ) за счет уменьшения калиевой проницаемости, а также выявленный характер воздействия сим-триазинов на проводимость  $\text{K}^+$ -каналов свидетельствуют о решающей роли изопропильной группы, присутствующей в молекуле прометрина и атразина, в модификации структур, ответственных за проницаемость плазмалеммы к ионам  $\text{K}^+$ . Наблюдаемое же увеличение величины  $\alpha$  в присутствии  $9.9 \cdot 10^{-5}$  моль/л симазина за счет повышения натриевой проницаемости плазмалеммы, а также исследование проводимости неселективной ионной утечки, являющейся косвенным показателем состояния липидного бислоя и оценивающейся по степени увеличения проводимости мембраны к ионам  $\text{Na}^+$ , свидетельствует о том, что присутствие в структуре молекулы сим-триазина атома хлора является причиной преимущественного изменения проницаемости плазмалеммы к ионам  $\text{Na}^+$ . Наблюдаемое ослабление влияния сим-триазинов на проводимость неселективной ионной утечки с ростом их концентрации коррелирует с аналогичным характером вызываемых данными гербицидами сдвигов биоэлектрических параметров мембраны, что свидетельствует о существенном вкладе модификации данной транспортной системы в общее состояние плазмалеммы при гербицидном стрессе.

Снятые стационарные вольт-амперные характеристики (СВАХ)  $\text{H}^+$ -АТФазной помпы выявили повышение активности последней при развивающейся адаптации растения в условиях гербицидного стресса. Такое наблюдается после 0.75 и 1.5 ч экспозиций в растворе  $4.2 \cdot 10^{-5}$  моль/л прометрина, через 1.5 ч действия  $4.6 \cdot 10^{-5}$  моль/л атразина. При этом рост концентрации последнего в два раза приводит к сокращению до 0.5 ч временного интервала возникновения активации  $\text{H}^+$ -АТФазы.

Учитывая, что приток энергии АТФ необходим не только для транспорта ионов  $\text{H}^+$ , но и  $\text{NH}_4^+$ , было проведено исследование функционирования системы транспорта последних. Под действием  $2.3 \cdot 10^{-5}$  моль/л атразина полное подавление транспорта  $\text{NH}_4^+$  на-

ступало через 3.5 ч, а под действием  $4.6 \cdot 10^{-5}$  моль/л – через 1.5 ч, т.е. увеличение концентрации гербицида в два раза сокращало время ингибирования практически во столько же раз. Симазин в концентрации  $2.5 \cdot 10^{-5}$  моль/л индуцировал подобно атразину полное подавление транспорта  $\text{NH}_4^+$  к трехчасовому периоду и подобно прометрину в концентрации  $2.1 \cdot 10^{-5}$  моль/л – кратковременную активацию транспортной системы на фоне ингибирования, что подтверждает зависимость мембранотропных эффектов от химической структуры гербицидов.

Таким образом, показаны разные характер и преимущественная направленность влияния тиометил- и хлорсодержащих симтриазиновых гербицидов на ион-транспортные системы внешней плазматической мембраны растительной клетки.

**СТРАТЕГИЯ АНТИОКСИДАНТНОЙ ЗАЩИТЫ  
МОРСКИХ КРАСНЫХ ВОДРОСЛЕЙ  
ПРИ ИЗМЕНЕНИИ СВЕТОВЫХ И ТЕМПЕРАТУРНЫХ УСЛОВИЙ ОБИТАНИЯ**

**Antioxidant defence strategy of marine red algae  
under different light and temperature environment**

**И.М. Яковлева**

Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, г. Владивосток  
E-mail: [yakovleva72@mail.ru](mailto:yakovleva72@mail.ru)

Представлены результаты исследования путей детоксикации активных кислородных радикалов у морских макроводорослей Японского моря при их долговременной акклимации к различным температурам в контролируемых лабораторных условиях, а также под воздействием высоких интенсивностей видимого света в условиях колебания температурного режима. В качестве объектов исследования были выбраны два вида водорослей из отдела Rhodophyta: *Tichocarpus crinitus*, представляющий интерес как потенциальный источник каррагинана, и агарофит *Gracilaria gracilis*, широко используемая в марикультуре. Установлено, что у красных водорослей основным источником окислительного стресса при колебании температурного режима воды является перекись водорода ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ), вырабатываемая в процессах, связанных с фотодыханием. Обнаружено, что устойчивость растений к высоким интенсивностям фотосинтетически активной радиации (ФАР) в условиях повышенной температуры воды (25-30 °С) определяется размером пулов низкомолекулярных антиоксидантов: аскорбата и глутатиона, скоростью их регенерации, а также активностью дегидроаскорбат редук-

тазы, принимающей активное участие в восстановлении дегидроаскорбата до аскорбата. Показано повышение устойчивости красных водорослей к окислительному стрессу, вызванному воздействием высоких интенсивностей ФАР в условиях пониженной температуры воды (5-10 °С). Установлено, что такая повышенная резистентность связана с высокой активностью антиоксидантных ферментов: каталазы, глутатин пероксидазы и аскорбатпероксидазы, осуществляющих детоксификацию перекиси водорода. Способность *T. crinitus* активно экскретировать перекись водорода в окружающую среду рассматривается как альтернативный механизм защиты против накопления высоких концентрации  $H_2O_2$  в талломах водорослей в стрессовых условиях.

**ИЗУЧЕНИЕ ПАРАМЕТРОВ ФЛУОРЕСЦЕНЦИИ ХЛОРОФИЛЛА  
И ОСОБЕННОСТЕЙ АККУМУЛЯЦИИ МИКРОЭЛЕМЕНТОВ  
В ЛИСТЬЯХ ЛЕКАРСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ,  
ПРОИЗРАСТАЮЩИХ В РАЗНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ  
НА ТЕРРИТОРИИ КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ**

**Studying of chlorophyll fluorescence parameters and characteristics  
of microelements accumulation in leaves of medicinal plants growing  
under different ecological conditions over the territory of Kirov region**

**О.В. Яковлева, Е.В. Талипова<sup>1</sup>, Г.П. Кукарских, Т.Е. Кренделева,  
Г.А. Гасимова<sup>2</sup>**

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, г. Москва  
E-mail: [krendel@biophys.msu.ru](mailto:krendel@biophys.msu.ru)

<sup>1</sup> Всероссийский научно-исследовательский институт  
охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б.М. Житкова, г. Киров  
E-mail: [etalipova@mail.ru](mailto:etalipova@mail.ru)

<sup>2</sup> Казанский государственный университет, г. Казань  
E-mail: [gulshat.gasimova@ksu.ru](mailto:gulshat.gasimova@ksu.ru)

В листьях лекарственных растений *Convallaria majalis* L. и *Vaccinium vitis-idaea* L., произрастающих в разных типах леса и на разном удалении от автодорог территориального значения Киров–Йошкар-Ола, Киров–Пермь, были изучены параметры флуоресценции в зависимости от особенностей накопления микроэлементного состава. Способность растений, произрастающих в зонах интенсивной антропогенной нагрузки и используемых человеком в качестве лекарственного сырья, аккумулировать микроэлементы, в том числе тяжелые металлы (Pb, Cd, Zn, Fe), опасна для здоровья человека. Поэтому исследования влияния антропогенных воздей-

ствий на физиологические параметры лекарственных растений, произрастающих в разных экологических условиях, являются актуальными. Надежный и высокочувствительный метод импульсной флуорометрии, основанный на измерении относительной флуоресценции хлорофилла (являющегося естественным зондом) позволяющий производить измерения непосредственно на интактном растении в месте его произрастания, широко используется в настоящее время для характеристики физиологического состояния растений в экологических и природоохранных исследованиях.

Показано, что содержание кадмия в листьях ландыша майского, произрастающего на удалении 10-20 м от дорожного полотна, превышает в три раза его содержание в листьях ландыша, произрастающих на расстоянии 1000 м. При сравнении содержания свинца, цинка, железа в листьях ландыша, произрастающего на разном удалении от автодороги, достоверных отличий не выявлено. Установлено, что в листьях однолетних побегов брусники, произрастающих на удалении 15-20 м от дорожного полотна, содержание свинца, цинка и железа превышает содержание этих элементов в листьях растений из более благоприятных мест произрастания (1000 м) (на 40, 50 и 30 % соответственно). В листьях двухлетних побегов, произрастающих на расстоянии 15 м от автодороги, содержание свинца превышает его содержание в листьях растений из более удаленного места произрастания (100 м) в 2, кадмия – в 2.5, цинка – в 2.4 раза и железа на 30 %.

Изучена зависимость относительного выхода переменной флуоресценции  $F_v/F_m$  в листьях исследуемых растений от удаленности от автодорог. Выявлено, что величина относительной флуоресценции  $F_v/F_m$  в более благоприятном районе для произрастания, удаленном на один километр от трассы, в листьях ландыша ( $0.802 \pm 0.005$ ) и однолетних листьях брусники обыкновенной ( $0.821 \pm 0.010$ ) близка к теоретически возможной. По мере приближения к трассе – 5 м для листьев ландыша ( $0.762 \pm 0.021$ ) и 15-20 м – для однолетних листьев брусники ( $0.803 \pm 0.016$ ,  $0.768 \pm 0.027$ ) прослеживается незначительное снижение величины  $F_v/F_m$ . Однако среднестатистический разброс данных возрастает по мере приближения к дороге. Отсутствие такой закономерности у двухлетних листьев может свидетельствовать об адаптации растений к условиям повышенного содержания тяжелых металлов, не являющегося в данном случае критическим.

На расстоянии 20 м от дорожного полотна наблюдалось увеличение содержания микроэлементов в листьях ландыша и на 15-20 м в однолетних и двухлетних побегах с листьями брусники обыкновенной. Это увеличение, по-видимому, может быть связано

с образованием на этом расстоянии естественной преграды (стволов деревьев), которая способствует осаждению выхлопных газов из загрязненных у трассы воздушных потоков. Увеличение содержания тяжелых металлов коррелирует с некоторым уменьшением относительной флуоресценции на этом расстоянии.

Таким образом, в проведенных исследованиях установлено следующее. При изучении концентрации Cd в листьях *Convallaria majalis* L. и Pb, Cd, Zn, Fe в надземных побегах с листьями *Vaccinium vitis-idaea* L. зарегистрировано их наибольшее накопление на территориях, близко прилегающих к дорожному полотну. Величина отношения интенсивности переменной флуоресценции тем больше, а величина статистического разброса тем меньше, чем в более благоприятных условиях произрастают растения. Таким образом, исследованные растения могут использоваться в качестве растительных индикаторов окружающей среды под воздействием автотранспортного загрязнения.

**ПРОНИЦАЕМОСТЬ МЕМБРАН КЛЕТОК КОРНЕЙ  
В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СПЕКТРАЛЬНОГО СОСТАВА СВЕТА  
ПРИ ИНГИБИРОВАНИИ СИНТЕЗА БЕЛКА**

**Permeability of root cell membranes depending on quality light  
at protein synthesis inhibition**

Т.П. Якушенкова<sup>1</sup>, Н.Л. Лосева, А.Ю. Алябьев, К.В. Брагина

<sup>1</sup> Казанский государственный университет, г. Казань  
Казанский институт биохимии и биофизики КазНЦ РАН, г. Казань  
E-mail: loseva@kcn.ru

Свет является одним из важнейших экологических факторов, воздействующих на растение. Он играет основную роль в энергетическом обмене растений и выступает в качестве регулятора многих, если не большинства процессов, протекающих в растительном организме. Известно, что формирование устойчивости растений тесно сопряжено с функционированием белок синтезирующей системы и во многом определяется состоянием цитоплазматической мембраны.

Целью настоящей работы явилось исследование регуляторной роли синего и красного света при действии ингибитора синтеза белка ЦГ на проницаемость плазматической мембраны у двух различных по засухоустойчивости сортов яровой пшеницы. В литературе имеются данные, касающиеся влияния цитоплазматического ингибитора синтеза белка циклогексимида (ЦГ) на фосфатидатфос-

фоинозитольный цикл. В частности, отмечается нарушение функционирования данного цикла под действием ЦГ. Считают, что эти нарушения могут лежать в основе механизма прямого действия ЦГ на клеточные мембраны.

Растения выращивались в растильне, разделенной на три светоизолированных блока: 1 – белый свет (источник освещения – люминесцентные лампы ЛДС-40), 2 – синий свет (источник освещения – люминесцентные лампы ЛГ-40, пик пропускания 420-460 нм), 3 – красный свет (источник освещения люминесцентные лампы ЛК-40, пик пропускания 620-640 нм) при 12-часовом фотопериоде. Проростки выращивались на водопроводной воде в кюветах (контроль) и с добавлением в среду выращивания на пятые сутки ингибитора синтеза цитоплазматического белка в концентрации 10 мг/л. Возраст исследуемых проростков – семь суток. Определение проницаемости мембран контролировали по экзосмосу электролитов из тканей корней кондуктометрическим методом ЭП водных вытяжек.

Было установлено, что в контрольных вариантах (ЦГ) под действием КС независимо от устойчивости сортов к засухе регистрируется повышение выхода электролитов. Синий свет снижал выход электролитов. Это позволило нам установить спектральную зависимость выхода электролитов, которая не зависела от степени засухоустойчивости сортов. Возможно, что полученная закономерность обусловлена двумя причинами – различной направленностью метаболизма и изменением липидной фазы мембран в зависимости от спектрального состава света.

На следующем этапе исследований нами было изучено влияние ингибитора синтеза белка ЦГ и света различного качества на проницаемость цитоплазматической мембраны. Циклогексемид способствовал увеличению выхода электролитов у обоих сортов, во всех вариантах, но в разной степени. Самое незначительное повышение выхода электролитов под действием ЦГ наблюдали у корней проростков устойчивого сорта, выращенных на СС. Красный свет у неустойчивого сорта вызывал самый наибольший выход электролитов.

Совокупность полученных экспериментальных данных позволяет заключить, что при действии ЦГ наблюдается регуляторное влияние качества света, и величина эффекта зависела от сортоспецифичности.

**МОРФОМЕТРИЯ И ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЕ ПИГМЕНТЫ  
ХВОИ СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА КЕДРОВОЙ И СОСНОВОЙ  
«ВЕДЬМИНЫХ МЁТЛ»**

**The needles morphometry and the content of photosynthetic pigments  
of siberian stone pine and scotch pine «witches brooms» seed progeny**

**М.С. Ямбуров**

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН,  
г. Томск

E-mail: [yamburov@mail.ru](mailto:yamburov@mail.ru)

Очень редко у древесных растений формируются «ведьмины мётлы» (ВМ), представляющие собой локальную систему ветвления с аномальным морфогенезом. В зависимости от причины возникновения выделяют два типа ВМ: паразитарные и мутационные. Паразитарные ВМ – результат инвазии растения патогенными организмами. В роли патогенов могут выступать грибы, бактерии, микоплазмы и вирусы. Такие ВМ характеризуются очаговым распространением, болезненным видом, гибелью хвои, угнетением репродуктивной функции и общей тенденцией к отмиранию. Причина возникновения ВМ второго типа – мутационные изменения в меристемах побегов. ВМ мутационного типа отличаются от паразитарных спорадическим распространением, нормальной жизнеспособностью, наличием плодоношения и высокой долговечностью. В них не удастся обнаружить каких-либо патогенов или следов их жизнедеятельности. Такие мутации относятся к естественным, но у деревьев в природных условиях встречаются редко. В семенном потомстве ВМ от свободного опыления происходит расщепление семян на две группы в соотношении, близком 1:1, на нормальные растения и карликовые, сохраняющие морфологические признаки материнской ВМ. Цель данной работы – исследование фотосинтетических пигментов хвои семян, полученных из семян ВМ, и сравнение их с сеянцами из семян нормальной части кроны того же дерева.

Семенное потомство изучали на примере трех-четырёх-летних сеянцев кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) и сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Сеянцы были выращены на научном стационаре «Кедр», на юге Томской области. Для определения содержания пигментов, длины и веса хвои собирали однолетнюю хвою с центральных и боковых побегов.

При исследовании семенного потомства ВМ кедра (инвентарный номер семьи полусибсов – 012) кроме растений с нормальной зеленой окраской хвои были обнаружены растения с желтоватой

хвоей. Распределение по группам было следующим: карлики желтые (21.5 %), карлики зеленые (20.8 %), нормы желтые (19.2 %) и нормы зеленые (38.5 %). Установлено, что у желтых карликов и норм снижено содержание хлорофиллов *a* и *b* по сравнению с растениями с нормальной зеленой окраской хвои на 40 и 20 % соответственно.

Из основных семян было выращено потомство ВМ (ПВМ) и потомство нормальной кроны (ПНК) того же дерева. В трехлетнем ПВМ выделили две группы сеянцев: (1) аномальные (ПВМ-А), растения с замедленным ростом и интенсивным ветвлением и (2) нормальные (ПВМ-Н), не отличающиеся по совокупности морфологических признаков от ПНК. Эти две группы сравнивали с потомством ПНК. Длина хвои и вес у всех трех групп характеризуются средним уровнем варьирования ( $CV < 25$ ), а содержание фотосинтетических пигментов – низким ( $CV < 10$ ). По длине хвои между группами ПНК и ПВМ-Н нет статистически значимых отличий. Но в этих двух группах хвоя центрального побега длиннее хвои бокового побега на 14.6 и 22.6 % соответственно ( $p \leq 0.01$ ). В группе ПВМ-А, наоборот, хвоя центрального и бокового побегов не отличается, но короче, чем у ПНК, на 8.7 % (центральный побег). По весу хвои центральных побегов между группами ПНК и ПВМ-Н также не различается, но хвоя бокового побега ПВМ-Н на 15.9 % легче, чем ПНК. Хвоя ПВМ-А и центрального и бокового побегов весит меньше ПНК на 19.4 и 7 % соответственно. В группе ПВМ-А хвоя бокового побега весит меньше центрального на 25.9 %. По содержанию фотосинтетических пигментов все группы достоверно отличаются. Наибольшее содержание пигментов в группе ПНК; меньше содержится в ПВМ-Н и еще меньше в ПВМ-А – соответственно для хлорофилла *a* на 15-45.1, хлорофилла *b* – на 16.7-41.1 % и каротиноидов на 6-32.1 %.

Различия по весу и длине хвои в группах ПНК и ПВМ-Н связаны с апикальным контролем центрального побега, что проявляется в некотором угнетении ростовых процессов бокового побега и хвои. Сеянцы ПВМ-А имеют замедленный рост и нарушение апикального контроля. Хвоя бокового побега не различалась по длине имела меньший вес по сравнению с хвоей центрального побега. Различия по содержанию пигментов между группами свидетельствуют о том, что мутация, приводящая к нарушению апикального доминирования, также влияет на накопление фотосинтетических пигментов и, возможно, на процессы фотосинтеза.

**ФИТОГОРМОНЫ В РЕГУЛЯЦИИ ЗАЩИТНОГО ОТВЕТА  
КАЛЛУСОВ ПШЕНИЦЫ ПРИ ИНФИЦИРОВАНИИ ВОЗБУДИТЕЛЕМ  
ТВЕРДОЙ ГОЛОВНИ**

**Phytohormones and regulation of wheat calluses protective response  
on bunt agent**

Л.Г. Яруллина, Н.Б. Трошина, О.Б. Сурина, З.Р. Юсупова, И.В. Максимов  
Институт биохимии и генетики Уфимского НЦ РАН, г. Уфа  
E-mail: *phyto@anrb.ru*

В ответных реакциях растений на воздействие патогенов определяющая роль принадлежит фитогормонам, проявляющим свое действие на транскрипционном и трансляционном уровнях. В последнее время появились данные о влиянии эндогенных фитогормонов на экспрессию некоторых генов, регулирующих уровень активных форм кислорода (АФК) при патогенезе. В частности, установлено, что транскрипция пшеничного гена оксалатоксидазы регулируется ауксином. Одна из форм АФК, перекись водорода, образуясь в зоне инфицирования, легко проникает в клетки растений, где индуцирует каскад защитных реакций. Удобной моделью для изучения механизмов клеточной устойчивости к фитопатогенным грибам являются совместные с ними каллусные культуры растений. В нашей лаборатории созданы совместные культуры каллусов пшеницы с возбудителем твердой головни. Установлено, что возбудитель твердой головни развивался только на участках рыхлого каллуса пшеницы.

В задачу данной работы входило изучение влияния ИУК, АБК и кинетина на морфологию и устойчивость каллусов восприимчивого к патогену образца пшеницы, обусловленные генерацией перекиси водорода с участием оксалатоксидазы, в сравнении с морфологией и устойчивостью каллусов иммунного образца пшеницы. Выявлены морфологические различия каллусов восприимчивого и иммунного образцов пшеницы. Так, каллусы восприимчивого образца характеризовались наличием небольшого количества плотных участков (участков организованного роста клеток), в то время как в каллусах иммунного образца плотных участков было значительно больше. Показано различие в сроках прорастания телиоспор и скорости роста патогена в каллусах этих образцов пшеницы. Более того, обнаружено, что через 20 сут. после инокуляции мицелий гриба покрывал гораздо большую площадь поверхности каллусов восприимчивого образца по сравнению с иммунным образцом. Каллусы восприимчивого образца пшеницы характеризовались низкой активностью оксалатоксидазы в области клеточной стенки и низким уровнем перекиси водорода в сравнении с каллусами иммунного образца пшеницы. Важно отметить, что инфицирование каллусов восприимчивого образца пшеницы вызывало ри-

зогенез. Это обусловлено способностью головневых грибов продуцировать ауксин-подобные соединения.

В результате исследований выявлено развитие устойчивой или восприимчивой реакции каллусов в зависимости от вида гормона. Обнаружено, что АБК и кинетин инициировали появление не поражаемых патогеном плотных участков на фоне сокращения площади участков рыхлого каллуса, на двое-трое суток увеличивали сроки прорастания спор и замедляли рост гриба в каллусах восприимчивого образца пшеницы. Одновременно в каллусах наблюдались повышение активности оксалатоксидазы, увеличение количества генерирующих перекись водорода рыхло расположенных паренхимоподобных клеток в зоне роста патогена и увеличение эндогенного уровня перекиси водорода. Введение ИУК в среду культивирования инициировало ризогенез, сокращало сроки прорастания спор и ускоряло рост гриба в каллусах, приводило к снижению активности оксалатоксидазы, уменьшению генерирующих перекись водорода клеток и не приводило к существенному накоплению перекиси водорода в каллусах. Высказывается мнение, что обработка каллусов пшеницы восприимчивого образца АБК и кинетином увеличивает устойчивость каллусов к возбудителю твердой головни как за счет усиления генерации перекиси и накопления этого соединения, так и за счет инициации появления в каллусах плотных участков, не поражаемых грибом.

Работа выполнялась при финансовой поддержке РФФИ № 05-04-48310 и гранта президента РФ МД-1651.2005.4.

**НАУЧНО-МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СОЗДАНИЯ  
И МОЛЕКУЛЯРНО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ  
АКТИВНОСТИ АНТИСТРЕССОВЫХ БИОРЕГУЛЯТОРОВ  
НА ОСНОВЕ ПРИРОДНОГО СЫРЬЯ**

**Scientific, methodological principles of development and molecular-biological aspects of functional activity of naturally occurring antistress bioregulators**

**И.И. Яхин<sup>1</sup>, И.А. Яхин<sup>1</sup>, А.А. Лубянов<sup>1</sup>, З.Ф. Калимуллина<sup>2, 3</sup>, И.Ф. Яппаров<sup>2, 3</sup>,  
Г.А. Махмудияров<sup>2, 3</sup>, Р.А. Маникаев<sup>3, 4</sup>, Ф.Ф. Кадыров<sup>3</sup>, Р.В. Кунакова<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Институт биохимии и генетики Уфимского НЦ РАН, г. Уфа

<sup>2</sup> Уфимская государственная академия экономики и сервиса, г. Уфа

<sup>3</sup> Научно-производственное предприятие «Эко Природа», с. Улькунды

<sup>4</sup> Башкирский государственный университет, г. Уфа

E-mail: [yakhin@anrb.ru](mailto:yakhin@anrb.ru)

Неблагоприятные факторы абиотического, биотического, техногенного происхождения существенно лимитируют рост, продуктивность и качество продовольственных и технических культур. Актуальной является разработка научно-методологических основ

направленного скрининга и применения высокоэффективных средств регуляции роста и устойчивости растений на основе биологически активных веществ природного происхождения, их синтетических аналогов и производных. Биорегуляторы на основе гибберелловой, индолилуксусной, арахидоновой, тритерпеновых, гуминовых кислот, эпибрассинолида, а также сбалансированных многокомпонентных систем физиологически активных веществ, состоящих из белков, аминокислот, органических кислот, витаминов, фитогормонов и других соединений, уже нашли широкое применение в практическом растениеводстве в качестве регуляторов роста растений, антистрессовых агентов, а также индукторов устойчивости к болезням. Оригинальным и перспективным направлением является создание и применение препаратов биорегуляторов на основе метаболитов растений, что обусловлено их экономичностью, оптимальными эколого-токсикологическими характеристиками, наличием высокоэффективных технологий получения и выраженной способностью стимулировать рост, повышать устойчивость растений к стрессовым воздействиям, увеличивать урожайность сельскохозяйственных культур. Механизмы действия данной группы биорегуляторов мало изучены, их раскрытие позволит внести вклад в разработку фундаментальных основ регуляции роста и устойчивости растений. В рамках проводимых нами исследований проводилась стандартизация состава многокомпонентных систем физиологически активных соединений метаболитического происхождения, получаемых из растительного сырья и используемых при получении препаратов, предназначенных для повышения устойчивости и продуктивности сельскохозяйственных растений. В работе использовали методы тонкослойной и высокоэффективной жидкостной хроматографии, иммуноферментного анализа, ИК-, УФ-спектроскопии, ЯМР, элементного анализа, масс-спектрометрии. Разработанные нами препаративные формы новых биорегуляторов «ИБГ-3», «ИБГ-4», «ИБГ-5», «ИБГ-6», «ИБГ-16», «стифуна» и его модификаций характеризовались качественными и количественными различиями состава и обладали специфичностью физиологического действия. Биорегуляторы активно влияли как на общий метаболизм растений в нормальных условиях, так и на синтез соединений, участвующих в формировании защитных реакций растений при действии различных неблагоприятных для культурных растений факторов (засуха, низкие температуры, фитопатогенные микроорганизмы, засоление, гербициды, тяжелые металлы). При действии биорегуляторов выявлено: активация роста растений, усиление интенсивности деления и растяжения клеток, изменение баланса фитогормонов АБК, ИУК, цитокининов, возрастание АТФазной активности, изменение баланса свободных аминокислот и активация био-

синтеза белка. Биорегуляторы предотвращали в определенной степени негативное действие гербицидов на зерновые культуры. Показано, что стифун и эпин существенно уменьшали количество хромосомных нарушений (хромосомные и хроматидные фрагменты, одиночные и парные мосты, отставания хромосом), индуцированных действием кадмия. Выявлено уменьшение содержания кадмия в растениях пшеницы и кукурузы при обработке биорегуляторами. С использованием гено-специфической Real-Time-PCR с использованием FRET-эффекта (технологии межпраймерного переноса флуоресцентной резонансной энергии) установлено увеличение уровня экспрессии ряда генов, связанных с устойчивостью растений к стрессовым факторам, при воздействии биорегуляторов. В полевых экспериментах показана их биологическая эффективность на широком спектре сельскохозяйственных культур. Показано, что изучаемые биорегуляторы обладают оптимальными эколого-токсикологическими характеристиками.

Работа выполнена при финансовой поддержке Фонда содействия отечественной науке, Российского фонда фундаментальных исследований (грант 02-04-97917), Фонда содействия развитию малых форм предприятий в научно-технической сфере, целевого гранта Министерства промышленности, науки и технологий РФ, в рамках программы «Государственной поддержки ведущих научных школ РФ» (грант НШ-2217.2003.4).

#### **ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ КОНЦЕНТРАЦИЙ CO<sub>2</sub> НА РАЗНОВОЗРАСТНЫЙ КОНВЕЙЕР ОВОЩНЫХ РАСТЕНИЙ**

#### **The influence of different CO<sub>2</sub> concentrations on age structure of conveyor of vegetable plants**

**В.В. Величко, А.А. Тихомиров, С.А. Ушакова**  
Институт биофизики СО РАН, г. Красноярск  
E-mail: [ubflab@ibp.ru](mailto:ubflab@ibp.ru)

Из многолетнего опыта по созданию замкнутых систем жизнеобеспечения (ЗСЖО) показано, что концентрация углекислоты в воздухе таких систем может держаться на уровне 0.4-0.6 %. Поскольку планируется, что в состав долгофункционирующих ЗСЖО будут входить высшие растения, а фотосинтез в них будет являться единственным путем стока CO<sub>2</sub>, то необходимо определить границы содержания CO<sub>2</sub> в атмосфере систем, при котором будет оптимизирован продукционный процесс растений для полного удовлетворения потребностей человека.

К настоящему времени хорошо изучены ответные реакции ав-

тотрофов на непродолжительное увеличение концентрации  $\text{CO}_2$  в атмосфере, в то время как влияние повышенного содержания  $\text{CO}_2$  в течение более длительного периода времени на физиологию и рост растений менее ясно. Это связано с тем, что большая часть исследований ограничивалась только одной вегетацией исследуемых растений или неким временным диапазоном из их вегетативного цикла.

Цель наших исследований – изучение влияния концентрации  $\text{CO}_2$  на внешний  $\text{CO}_2$ -газообмен и продуктивность ряда овощных культур (редис – *Raphanus sativus* L., капуста – *Brassica caulorapa* L. и морковь – *Daucus carota* L.) на протяжении нескольких вегетационных циклов. Культуры были выращены в конвейерном режиме при различных концентрациях  $\text{CO}_2$ . В состав разновозрастного конвейера входило по три возраста растений капусты и моркови с шагом в 26 сут. и два возраста растений редиса с шагом 13 сут. В зависимости от варианта опыта концентрацию  $\text{CO}_2$  на протяжении всего периода работы конвейера поддерживали в диапазоне 0.03-0.04, 0.15-0.3, или 0.7-0.9 %.

Показано, что имеется видовая специфика в ответ на длительное воздействие повышенными концентрациями  $\text{CO}_2$ . Так, редис, выращенный при повышенных концентрациях  $\text{CO}_2$  (в дальнейшем опытные растения), имел по сравнению с растениями при естественной концентрации  $\text{CO}_2$  (контрольные растения) меньшую (в 1.7 раза) общую сухую биомассу, тогда как у опытных растений капусты в конце вегетации отмечается увеличение сухой массы растений в среднем на 11 %. Темпы роста капусты при различных концентрациях  $\text{CO}_2$  зависели от возраста растений. Так, на 26-е сут. роста при концентрации  $\text{CO}_2$  0.15-0.3 % в атмосфере вегетационной камеры растения имели двукратное увеличение общей сухой биомассы по сравнению с контрольными растениями, но при дальнейшем выращивании в данном диапазоне концентраций темпы их роста постепенно снижались, а конечная биомасса стала практически равной общей сухой массе контрольных растений. Иная картина наблюдается у растений капусты при концентрации  $\text{CO}_2$  0.7-0.9 %, поскольку они практически не отличались от контрольных растений в возрасте 26 сут. Однако при последующем росте скорость накопления массы данных растений возрастала, что привело к большему накоплению сухого вещества. Растения моркови при выращивании на повышенных концентрациях  $\text{CO}_2$  отличались по характеру реакции от растений редиса и капусты. Так, на начальных этапах роста скорость прироста биомассы у опытных растений была выше, чем у контрольных, причем с ростом концентрации  $\text{CO}_2$  она увеличивалась, но на последнем этапе вегетации скорость прироста биомассы опытных растений моркови по

---

сравнению с контролем замедлялась. В результате конечная масса контрольных растений оказалась даже выше массы растений в опыте.

В докладе на основании газометрических измерений для различных частей растений рассматриваются возможные физиологические особенности видовой специфики реакций на изменения концентрации углекислого газа в системе.

Работа выполнена при поддержке гранта ИНТАС № 05-1000008-8010 и проекта № 5.16 СО РАН.

## АВТОРСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ

Андреев В.Ю.	54	Amiri H.	4
Анисимов А.В.	21, 160, 366	Amiri T.	4
Антипина О.В.	107, 330	Avertcheva O.V.	382
Антонюк Л.П.	104	Babykin M.M.	214
Арзиев А.Ш.	250, 252	Balakhnina T.I.	214
Асафов Е.В.	22	Biel K.Y.	214
Астафурова Т.П.	72	Brambilla I.	5
Астахова Н.В.	23, 330	de Boer A.H.	232
Афанасьева О.Г.	31	Fomina I.R.	214
Бабаков А.В.	124	Grubisic D.	7
Бабаков А.В.	227, 232, 350	Herbert S.K.	214
Бажанов Д.П.	141	Ivanov A.A.	214
Баик О.Л.	24	Ivanov Y.	5
Балнокин Ю.В.	227, 307	Kreslavski V.D.	214
Баранова Е.Н.	26	Kuznetsov V.I.	5
Батова Ю.В.	167, 230	Lyubimiv V.Yu.	214
Бахтенко Е.Ю.	152	Maksimovic V.	7
Башмаков Д.И.	28	Mapelli S.	5
Баштовая С.И.	179	Merzlyak M.N.	382
Безделева Т.А.	77	Misic D.	7
Безрукова М.В.	30	Nazari M.	4
Белава В.Н.	31	Radukina N.	5
Белова Л.П.	55, 57	Siler B.	7
Бендер О.Г.	33	Simonovac A.	7
Березина В.Ю.	35	Solovchenko A.E.	382
Бернер А.	420	Van As H.	366
Билль К.Я.	247	Venne B.	366
Битюцкий Н.П.	36	Vergeldt F.J.	366
Бондаренко Н.А.	38	Voets I.	366
Борисова Г.Г.	40	Абдеева А.Р.	73, 8, 218
Бочкарева М.А.	42	Абдуллаев Х.А.	357
Бояршинов А.В.	22	Абдурахманов А.А.	10
Брагина К.В.	454	Абзаева К.А.	253
Братко Д.И.	59	Абрамова Н.А.	225
Буболо Л.С.	184	Абрамчик Л.М.	11
Бубякина В.В.	317	Авганова Х.Х.	106
Будаговская Н.В.	44	Акимова Г.П.	13
Будкевич Т.А.	45, 141	Алаудинова Е.В.	323, 368
Будыкина Н.П.	47	Александрова И.Ф.	15
Букреева Г.И.	321	Алексеев В.А.	317
Бургутин А.Б.	76	Алексеева Т.Ф.	47
Бурковская Е.В.	77	Алехина Н.Д.	325
Бурмистров Л.А.	63	Алиев К.А.	106, 275
Бурундукова О.Л.	77	Алиева З.М.	17, 284
Бурьянов Я.И.	151	Алябьев А.Ю.	454
Бурьянов Я.Н.	123	Ампилогова Я.Н.	19

Гасанов И.А.	112	Бутнякова О.А.	15
Гасанова А.О.	161	Быков О.Д.	184
Гасимова Г.А.	452	Быковская И.А.	291
Генерозова И.П.	54, 90	Быстрова Е.И.	362
Гилязетдинов Ш.Я.	298	Бычкова Н.А.	391
Гладков Е.А.	91	Вагун И.В.	335, 337
Глазунова М.А.	325	Вайшла О.Б.	49
Глянько А.К.	13	Валеев А.Ш.	51
Гнидюк В.И.	127	Валиуллина Р.Н.	53, 161
Гожинецки О.И.	127	Ваннини К.	337
Головки Т.К.	404	Ванюшин Б.Ф.	142
Гончарова Э.А.	420	Вартапетян Б.Б.	54
Гордон Л.Х.	93, 115, 193, 206, 418	Васекина А.В.	350
Горенкова Л.Г.	357	Васильева Г.Г.	13
Грабельных О.И.	94, 96, 311	Великанов Г.А.	55, 57
Грати М.И.	354	Велисар С.Г.	59
Гринин А.А.	98	Величко В.В.	461
Гришин Е.В.	124	Венжик Ю.В.	61
Гришко В.Н.	99, 101	Вержук В.Г.	63, 420
Гродзинский Д.М.	113	Веселов А.П.	15, 64, 225, 304
Гулевич А.А.	26	Веселов Д.С.	66, 406, 427
Гулий О.И.	104	Ветчинникова Л.В.	68
Гуменюк И.Д.	105	Ветчинникова Т.Ю.	68
Гурин А.Г.	345	Винокурова Н.В.	135
Гурова Т.А.	35	Власов П.В.	339
Давид Т.И.	59	Вобликова В.Д.	124, 350
Давидовская Е.Н.	36	Водолеев А.С.	70
Давлятназарова З.Б.	106, 275	Войников В.К.	94, 96, 311
Давыдова М.А.	362	Войцеховская О.В.	401
Дайнен Л.	154	Войцеховская С.А.	72
Дарабан О.В.	127	Волков К.С.	8, 73, 218
Демин И.Н.	107	Волкова Е.В.	11
Демура Т.А.	110	Волкова Л.А.	76
Дерябин А.Н.	107, 330	Волотовский И.Д.	163, 248
Джумаев Б.Б.	357	Воронков М.Г.	253
Дзюбенко В.С.	112	Воронкова Н.М.	77
Дмитриев А.П.	113	Воронкова Т.В.	79
Дмитриева С.А.	115	Выскребенцева Э.И.	202
Добровольский М.В.	294	Высоцкая Л.Б.	406
Довганюк А.И.	116	Высоцкий Д.А.	232
Домаш В.И.	118	Вяль Ю.А.	81
Донцова С.В.	178	Гавзер С.И.	241
Дроздов С.Н.	120	Гаджиева И.Х.	83
Дударева Л.В.	38, 122, 252	Гаевский Н.А.	85
Дыдыкина С.А.	131	Гайдаш М.В.	87, 165
Дьяченко О.В.	123	Галибина Н.А.	397
Егоров Ц.А.	124	Гамбарова Н.Г.	112
Егоров Ц.А.	301	Гармаш Е.В.	89

Кантор Г.Я.	299	Емельянов В.В.	126
Канючкова Г.К.	68	Емнова Е.Е.	127
Капешинский А.М.	420	Епринцев А.Т.	129
Капустян А.В.	171	Еремина Н.А.	135
Карасев В.Н.	172	Ермаков И.П.	268, 270
Карасева М.А.	172, 265	Ерофеева Е.А.	131, 133
Каримов Х.Х.	357	Ершов П.В.	350
Карманенко Н.М.	175	Ершова А.Н.	135, 137
Карпец Ю.В.	198, 200	Жамалетдинов Н.К.	227
Карташов А.В.	158, 176	Жесткова И.М.	19
Картунова Ю.Е.	22	Жигалова Т.В.	387
Каспарова И.С.	178	Жук И.В.	171
Каширина Е.И.	325	Жук О.И.	139
Кильдибекова А.Р.	30	Журова П.Т.	329
Кин А.И.	49	Заболотный А.И.	141
Кипайкина Н.В.	330	Забрейко С.А.	118
Кириллов А.Ф.	179, 411	Завгородняя Ю.А.	387
Кириченко Е.Б.	307	Загоскина Н.В.	303
Кисилева И.С.	182	Замятнина В.А.	142
Киселевский Д.Б.	434	Зарипова Н.Р.	144
Кислова У.Л.	335, 337	Захаренко Н.С.	123
Кислюк И.М.	184	Захарин А.А.	145, 147, 149, 313
Кит Н.А.	185, 343	Захарченко Н.С.	151
Кияк Н.Я.	185	Зейслер Н.А.	152
Клейман Э.И.	179	Зибарева Л.Н.	154
Климов С.В.	189	Зубарева О.Н.	374, 376
Ковалева О.А.	191	Ибрагимов Р.И.	437
Кожевникова А.Д.	362	Иванов А.А.	156
Козленко Л.В.	420	Иванов В.Б.	362
Козлова Л.В.	42, 161	Иванов Ю.В.	158, 176
Козловская Г.В.	301	Игнатов О.В.	104
Козьмик Р.А.	179	Ильина Е.Н.	430
Козяева С.Ю.	165	Ильинова М.К.	68
Колесников О.П.	193	Ильинская Ю.А.	304
Колесниченко А.В.	96	Ионенко И.Ф.	21, 160
Колмыкова Т.С.	195	Ионова Н.Э.	53, 161
Колодяжная Я.С.	197	Исаев Р.Ф.	298
Колупаев Ю.Е.	198, 200	Ишеева О.Д.	331
Комарова Э.Н.	202	Кабачевская Е.М.	163, 248
Кондратьев М.Н.	204	Кабашникова Л.Ф.	11
Коненкина Т.А.	122, 250, 252	Кавиева А.А.	193
Коновалова А.В.	206, 418	Кадыров Ф.Ф.	459
Константинов Ю.М.	250	Казакова А.С.	87, 165
Корецкая Ю.Л.	234	Казиахмедов Д.И.	443
Корзун А.М.	207	Казнина Н.М.	167, 230
Корзюк О.В.	118	Каленич В.И.	321
Королева Н.А.	94, 96, 311	Калимуллина З.Ф.	459
Коростылева Т.В.	301	Канаш Е.В.	169, 369, 372
Косаковская И.В.	209		

Лукаткин А.С.	28, 239	Косарева И.А.	210
Лукашева Е.М.	309	Костюк В.И.	212
Лупашку Г.А.	241, 354	Кочетов А.В.	197
Луценко Э.К.	243, 245	Кочешкова Т.К.	294
Любимов В.Ю.	247	Кравец В.С.	324
Любушкина И.В.	94	Кравчук Ж.Н.	113
Ляхнович Г.В.	163, 248	Красавина М.С.	313
Ляшенко Е.А.	345	Красильникова Л.А.	356
Магомедова М.А.	17, 446	Крауз В.О.	391
Маевская С.Н.	76	Кренделева Т.Е.	452
Макаренко С.П.	250, 252	Кретинин С.В.	324
Макарова Г.А.	369	Криволапова Н.В.	238
Макарова Л.Е.	253	Ктиторова И.Н.	169, 372
Макарова М.В.	415	Кудоярова Г.Р.	216, 406, 427
Макарова Н.А.	255	Кудряшева З.К.	309
Максимов И.В.	422, 444, 458	Кудряшов А.П.	449
Максимов И.В.	51	Кузембаева Н.А.	321
Малахова И.П.	424	Кузина О.Н.	309
Малеева М.Г.	257, 287	Кузнецов В.В.	98, 158, 176, 218, 222, 429
Малина Р.Б.	259	Кузнецов В.И.	298
Мальшев Р.В.	261	Кузнецов Вл.В.	8, 73, 335, 337
Мальшева И.Е.	396	Кузнецова Е.В.	253
Маменко Т.П.	263	Кузнецова Л.Г.	220
Маникаев Р.А.	459	Кузнецова Т.А.	253
Маркина Л.Н.	104	Кукарских Г.П.	452
Марковская Е.Ф.	432	Куликова А.П.	222
Марушко Е.А.	243	Кунакова Р.В.	459
Масленникова Д.Р.	298	Кунда М.С.	224
Маслова Т.Г.	401	Курганова Л.Н.	64, 225
Маторкин А.А.	265	Курец В.К.	120
Маттана М.	337	Куркова Е.Б.	227
Махмудияров Г.А.	459	Лаврушкина Н.И.	228
Машкина Е.В.	266, 403	Лайдинен Г.Ф.	167, 230
Мейчик Н.Р.	268, 270	Ларикова Ю.С.	204
Меленчук М.	439	Латышев Н.А.	38
Мережко А.Ф.	210	Лафон Р.	154
Мещерякова Е.В.	96	Лебедева А.С.	15
Милютина И.Л.	272, 389	Леванов В.Ю.	55, 57
Минибаева Ф.В.	115, 193, 206, 273, 418	Леонова Н.А.	81
Мирзохонова Г.О.	275	Леонова Т.Г.	232
Миронов К.С.	276	Линдберг С.М.	126
Миронов П.В.	323, 368	Лисицина О.Н.	131, 133
Михальская Л.М.	399	Лисник С.С.	234
Михальский Н.Ф.	278	Лобачевская О.В.	236, 343
Михеев А.Н.	393	Ломоватская Л.А.	238
Михня Н.И.	278, 354	Лосева Н.Л.	454
Монахова О.Ф.	281	Лубянов А.А.	459
Музафаров Е.Н.	282		

Паскарел Н.К.	337	Мунгиев А.А.	284
Пашенова Н.В.	384	Мунгиева М.А.	284
Пашковский П.П.	176	Мурашев С.В.	63
Пендин Г.И.	427	Мусолямов А.Х.	124
Перевозникова В.Д.	374, 376	Мясоедов Н.А.	227, 307
Перк А.А.	317, 319	Набиева Н.А.	286
Пестова Е.Л.	225	Назарова А.В.	38, 122, 250
Печникова Е.В.	142	Назарова Н.Н.	275
Пивоварова Н.Ю.	94	Насонов А.И.	321
Писковая О.Н.	99	Наумова М.М.	131, 133
Плотников В.К.	321, 448	Некрасова Г.Ф.	257, 287
Плыгун С.А.	345	Ненько Н.И.	448
Побежимова Т.П.	94, 96, 311	Нестеров В.Н.	289
Поваляева В.А.	323	Нечаева Л.В.	13
Покотило И.В.	324	Николаева Ю.И.	268, 270
Полесская О.Г.	325	Никонорова А.К.	124
Половинкина Е.О.	225	Ниловская Н.Т.	175, 291, 308, 364
Половинкина О.Е.	64	Ниязмухамедова М.Б.	178
Полонская Д.Е.	327	Новикова Г.В.	435
Полонский В.И.	327	Новикова Л.Ю.	210
Полыгалова О.О.	57	Новикова Н.Е.	292
Поляков В.Ю.	26	Новицкая Г.В.	294
Полякова Г.Г.	384	Новицкий Ю.И.	294, 296
Полякова Л.В.	329	Новичкова Н.С.	220
Пономарев А.Г.	317	Нурғалиева Д.К.	21
Пономарева А.А.	93, 115	Нурғалиева Р.В.	298
Попов А.А.	319	Нурминский В.Н.	207
Попов В.Н.	330	Оболкина Л.А.	38
Попов Э.Г.	120, 413	Обручева Н.В.	435
Попова Н.В.	137	Обуховская Л.В.	291
Почепня Н.В.	420	Огородникова С.Ю.	261, 299
Прадедова Е.В.	331	Огородникова Т.И.	93
Пронина Н.А.	419	Одинцова Т.И.	301
Прудников Г.А.	313	Олениченко Н.А.	303
Прудников П.С.	333	Олиневич О.В.	415
Прудникова О.Н.	339	Олюнина Л.Н.	304
Пузина Т.И.	333, 417	Омарова З.А.	305
Пузырев А.Б.	129	Оприлов В.А.	391
Пухальская Н.В.	228	Орлова А.В.	64
Пухальский В.А.	301	Орлова Ю.В.	307
Пятыгин С.С.	391	Осипов Ю.А.	169, 372
Рагимова Г.К.	334	Осипова Л.В.	38, 291, 308
Радионон Н.В.	335, 337	Осмоловская Н.Г.	309
Радюкина Н.Л.	158	Павлов А.В.	210
Радюкина Н.П.	176	Павловская Н.С.	94, 311
Райкова А.П.	149	Паничкин Л.А.	147, 149, 313
Ракитин В.Ю.	339, 429	Панюта О.А.	31
Ракитина Т.Я.	339	Парамонова Н.В.	315
Ралдугина Г.Н.	98, 224, 337		

Сосновская Т.Ф.	118	Рамазанова П.Б.	340
Сотникова Н.В.	72	Рахманкулова З.Ф.	342, 408
Стасова В.В.	374, 384	Рахматуллина Д.Ф.	93
Стеценко Л.А.	429	Рахматуллина С.Р.	342
Стовба А.А.	163, 248	Решетова С.В.	137
Столбиков А.С.	207	Рипецкий Р.Т.	185, 343
Стриж И.Г.	385, 387	Рогозянская Ю.А.	345
Суворова Т.А.	23	Розенцвет О.А.	289, 347
Судачкова Н.Е.	272, 389	Розинов С.В.	207
Сумина О.Н.	96	Романенко А.С.	238
Сурина О.Б.	422, 444	Романова А.К.	220
Сухов В.С.	391	Романова Л.И.	389
Сучкова Е.В.	364	Роньжина Е.С.	349
Сысоева М.И.	432	Рослякова Т.В.	350
Сытник С.В.	393	Россеев В.М.	352
Сыщиков Д.В.	394	Ротару В.И.	127
Таланов А.В.	120, 167, 413	Ротару Л.И.	354
Таланова В.В.	167, 396	Рошка Н.Д.	259
Талипова Е.В.	452	Рудиковская Е.Г.	122
Тараканов И.Г.	116	Савинова О.В.	311
Таран Н.Ю.	31	Садовниченко Ю.А.	356
Таранов В.В.	350	Салаяев Р.К.	207, 331
Татаринов Т.Д.	317	Салыхова А.Ф.	437
Татаринцев О.И.	374, 376	Самуилов В.Д.	434
Темниханов Т.Р.	232	Сафаров Ё.Х.	357
Теребова Е.Н.	397	Сашко Е.Ф.	241
Тимошкин О.А.	38	Севрюгина Ю.В.	28
Титов А.Ф.	61, 68, 167, 230, 396, 410	Селенина Е.А.	85
Титов С.Е.	197	Семенова Г.А.	220
Тихомиров А.А.	404, 461	Семенова Е.В.	210
Ткачев В.И.	399	Сергейчик С.А.	359
Толчиева Л.В.	432	Сердюченко Е.В.	11
Тома С.И.	59, 127, 179, 234	Серегин И.В.	362
Топчиева Л.В.	396	Серегина И.И.	363, 364
Трофимов С.Я.	387	Сибгатуллин Т.А.	366
Трофимова М.С.	19	Сивашова А.В.	363
Трошина Н.Б.	458	Сидоренкова Н.К.	424
Трубина М.Р.	182	Симкина С.Ю.	368
Трунова Т.И.	23, 107, 200, 330	Синицына Ю.В.	64
Тудораке Г.Ф.	59	Синькевич М.С.	107
Тырышкин Л.Г.	420	Синявина Н.Г.	369
Тютерева Е.В.	401	Скобелева О.В.	169, 372
Усатов А.В.	266, 403	Скрипальщикова Л.Н.	374, 376
Ушакова С.А.	404, 461	Скугорева С.Г.	261
Файзиева С.А.	106	Собачкин А.А.	228
Файзов Р.Г.	406	Соколова М.Г.	13, 253
		Соколова Н.А.	38, 122
		Солдатов С.А.	378
		Солдатова Н.А.	380

Шевякова Н.И.	429, 430	Фархутдинов Р.Г.	406
Шерстнева О.А.	184	Фатхутдинова Р.А.	30
Шерудило Е.Г.	432	Федоренко Г.М.	403
Шестак А.А.	434	Федорина О.С.	129
Шижнева И.А.	435	Федяев В.В.	342, 408
Шишкану Г.В.	259	Форрайтер К.	53
Шишова М.Ф.	126	Французова В.П.	304
Шмакова Н.Ю.	212	Фролова С.А.	410
Шпирная И.А.	437	Халилова Л.А.	227
Штефьрцэ А.	439	Харчук О.А.	179
Шукуров Р.Р.	124	Харчук О.А.	411
Щербаченко О.	И.441	Хилков Н.И.	47
Юдин А.В.	73, 335	Холодова В.П.	8, 73, 218, 222, 276, 335
Юдинцева Е.А.	349	Холопцева Е.С.	120, 413
Юзбеков А.К.	443	Хонарманд С.	268, 270
Юрин В.М.	449	Хоркавцив Я.Д.	343
Юсупова З.Р.	444, 458	Хохлова Л.П.	42, 53, 415
Юсуфов А.Г.	17, 446	Хрянин В.Н.	81, 378, 380
Юхманова А.А.	151	Церенова О.А.	294
Яблонская Е.К.	448	Цуканова М.А.	417
Яковец О.Г.	449	Часов А.В.	206, 418
Яковлева И.М.	451	Чепуренкова М.А.	42
Яковлева О.В.	452	Черепанова Е.А.	422
Якушенкова Т.П.	454	Черникова А.А.	419
Ямбуров М.С.	456	Черникова В.А.	122
Яппаров И.Ф.	459	Чернов В.Е.	427
Яруллина Л.Г.	458	Чернядьев И.И.	281
Яхин И.А.	459	Чесноков Ю.В.	420
Яхин И.И.	459	Чиркова Т.В.	126
		Чукина Н.В.	40
		Чурсина Е.В.	424
		Шакирова Ф.М.	30, 298, 425
		Шарипова Г.В.	66, 406, 427
		Шаркаева Э.Ш.	195
		Шарпио Т.П.	118
		Шаталова Н.Ю.	85
		Шатило В.И.	49
		Шахмурадян Е.Г.	245
		Шевченко Н.Д.	437
		Шевчук Т.В.	123

**VI съезд Общества физиологов растений России**

**Международная конференция  
«Современная физиология растений:  
от молекул до экосистем»**

**Материалы докладов в трех частях**

**Часть 2**

*Рекомендовано к изданию ученым советом  
Института биологии Коми НЦ УрО РАН*

Редакторы Т.В. Цветкова, О.П. Сыромолотова, В.В. Пархачева  
Оригинал-макет Е.А. Волкова  
Дизайн обложки А.Д. Ремизов, И.В. Далькэ

Лицензия № 0047 от 10.01.99

Компьютерный набор. Подписано в печать 7.06.2007. Формат 60×90<sup>1</sup>/<sub>16</sub>.  
Печать офсетная. Бум. офсетная. Усл. печ. л. 29.5. Уч.-изд. л. 29.5.  
Тираж 350. Заказ № 40.

---

Издательство Коми НЦ УрО РАН  
167982, ГСП, г. Сыктывкар, ул. Первомайская, 48















