



ВЕСТНИК

Института биологии
Коми НЦ УрО РАН

№ 7-8
(165-166)

В номере

СТАТЬИ

Головко Т. Лаборатория экологической физиологии растений	2
Далькэ И., Головко Т. Фотосинтез и дыхание растений бореальной зоны	5
Дымова О. Виолаксантиновый цикл и его экологическое значение	10
Гармаш Е., Головко Т. Вклад лаборатории в изучение вопросов дыхания растений	15
Гармаш Е., Малышев Р., Головко Т. Дыхание листьев и вовлечение альтернативного пути в связи с ростом и фенологической стратегией растений	21
Малышев Р., Головко Т. Дыхание и энергетический баланс побегов древесных растений на начальном этапе внепочечного роста	25
Маслова С., Головко Т., Маркаров А. Структурно-функциональная организация подземного метамерного комплекса многолетних травянистых растений	29
Маслова С., Табаленкова Г., Головко Т. Физиология корневищных многолетних растений в связи с ростом и реализацией разных адаптивных стратегий	38
Табаленкова Г., Головко Т. Физиолого-биохимические факторы продуктивности культурных растений в условиях Севера	43
Буткин А., Григорай Е. Оптимизация светового режима культуры огурца и листовых овощей в закрытом грунте	49
Тихомиров А., Ушакова С., Величко В., Головко Т., Табаленкова Г. Захожий И., Гармаш Е. Оптимизация минерального питания растений – компонентов фототрофного звена замкнутых биорегенеративных систем жизнеобеспечения	52

МАЛАЯ АКАДЕМИЯ

Аннюк А., Леош В., Лазута А., Матвеева Е., Охлопкова Е. Эко-практика с Институтом биологии	55
------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Издается
с 1996 г.

Главный редактор: к.б.н. А.И. Таскаев

Зам. главного редактора: д.б.н. С.В. Дегтева

Ответственный секретарь: И.В. Рапота

Редакционная коллегия: д.б.н. В.В. Володин, д.э.н., д.т.н. А.Н. Киселенко,
к.х.н. Б.М. Кондратенко, к.б.н. Е.Г. Кузнецова, к.б.н. Е.Н. Мелехина,
д.б.н. А.А. Москалев, к.б.н. А.Н. Петров, к.с.-х.н. Н.В. Портнягина,
д.б.н. Г.Н. Табаленкова, к.с.-х.н. А.Л. Федорков, к.б.н. И.Ф. Чадин,
к.б.н. Т.П. Шубина

ЛАБОРАТОРИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Физиология растений (ФР) – наука об общих закономерностях жизнедеятельности и функциях растительного организма, отличающегося от всех других живых форм способностью синтезировать органическое вещество, используя неорганические ресурсы среды и энергию солнечной радиации. Раскрывая механизмы и регуляцию фундаментальных функций на разных уровнях организации (от молекул до экосистем) и их регуляторное взаимодействие, ФР создает теоретическую базу для развития растениеводства, лесоводства, биотехнологий, решения прикладных задач охраны и рационального использования растительных ресурсов. В настоящее время одной из приоритетных задач фитофизиологов является изучение структурно-функционального разнообразия и роли растительной биоты в поддержании стабильности экосистем. Важное место в разработке фундаментальной проблемы взаимодействия живых организмов с окружающей средой принадлежит экофизиологам.



Т. Головки

Главные работы лаборатории нацелены на выявление физиолого-биохимических основ адаптации и репродукции растений в условиях холодного климата. Это нашло отражение в основных направлениях теоретических и экспериментальных работ Института биологии, утвержденных президиумом РАН. В задачи входит: 1) эколого-физиологическое изучение фотосинтеза и дыхания как процессов, составляющих энерго-пластическую основу жизнедеятельности растений; 2) изучение механизмов защиты фотосинтетического аппарата; 3) выявление физиолого-биохимических основ адаптации различных видов и экологических групп растений к воздействию природных и антропогенных факторов.

Способность ассимилировать в неоптимальных условиях и поддерживать баланс ведущих функций в постоянно меняющейся среде является решающим для выживания растений как автотрофных организмов. Поэтому в центре нашего внимания фотосинтез – ключевой процесс запасаения солнечной энергии, обеспечивающий функционирование всех компонентов биосферы. Выдающийся отечественный ученый-физиолог К.А. Тимирязев удивительно точно отразил сущность растительного организма, указав на то, что связь между солнцем и зеленым листом приводит нас к самому широкому, самому обобщающему представлению о растении.

Солнечное излучение оказывает биологическое действие на растения при участии пигментов. Изменения содержания, соотношения и состава фотосинтетических пигментов являются хорошим индикатором условий произрастания и физиологического состояния растений. Результаты фундаментальных исследований пигментного комплекса культур-

ных растений [17] и природной флоры [14, 15, 34, 35] позволили предложить и экспериментально обосновать концепцию о возрастании роли пигментного комплекса в устойчивости и продуктивности растений холодного климата. Установлены закономерности изменения относительного содержания защитных пигментов (каротиноидов) в ряду бореальные–гипоарктические–аркто-альпийские виды. Выявлены закономерности функционирования фотозащитного зеаксантин-зависимого механизма у хвойных видов. Показана прямая связь между деэпоксидацией пигментов виолаксантинового цикла и тепловой диссипацией энергии у хвойных в зимне-весенний период. Установлено, что в форме тепла рассеивается 60-90 % поглощенной пигментами световой энергии. Это предотвращает фотодинамическое повреждение фотосинтетического аппарата хвойных, когда использование поглощенной энергии на ассимиляцию углерода невозможно. Изменения пигментного комплекса – одна из важнейших приспособительных реакций при освоении растениями разных экотопов.

Таким образом, наши данные существенно расширяют представления об экофизиологии пигментов и адаптивности пигментного аппарата. Они могут быть использованы для оценки функционального состояния растений в северных экосистемах.

Несмотря на значительную генетическую и биохимическую автономность на уровне хлоропласта и клетки, фотосинтез тесно связан со всеми функциями растительного организма, обеспечивающими рост и развитие зеленого растения в соответствии с его генетической программой и под контролем внешней среды. Показано, что фотосинтетическая способность (ФС) растений бореальной зоны сильно варьирует в зависимости от вида растений и их жизненной формы [6, 10, 11, 15]. Определенное влияние также оказывают эколого-ценотические условия. Подавляющая часть видов природной флоры характеризуется сравнительно низкими значениями фотосинтеза листьев – 5-10 мг CO₂/г сухой массы ч. Скорость видимого поглощения CO₂ у доминирующих в таежной зоне хвойных составляет 3-4 мг/г ч, растений травянисто-кустарничкового яруса – 4-6 мг CO₂/г ч.

Температурный оптимум фотосинтеза (ТОФ) находится в диапазоне 10-20 °С. В области супероптимальных температур видимое поглощение CO₂ резко снижается и практически прекращается при 35 °С. При пониженных температурах (5-7 °С) растения способны поддерживать скорость фотосинтеза на уровне 60-70 % максимальной величины. Восстановление фотосинтеза после ночных заморозков у адаптированных видов растений происходит

Головки Тамара Константиновна – проф., д.б.н., зав. лаб., заслуженный деятель науки РФ. E-mail: golovko@ib.komisc.ru. Область научных интересов: физиология и экология растений, механизмы адаптации.

довольно быстро. У многих видов отмечен сдвиг ТОФ в соответствии с сезонными изменениями термических условий среды, что важно для успешной адаптации растений.

Анализ световой зависимости CO_2 -газообмена листьев дает основание полагать, что растительность бореальной зоны в основном представлена видами, сочетающими признаки теневыносливости со светолюбием. Фенотипическая адаптация к световому режиму экотопа связана с изменением анатомо-морфологических и физиолого-биохимических показателей листьев. Амплитуда изменчивости листовых показателей генетически ограничена. Суточный ход видимого фотосинтеза отражает динамику освещенности и в ясный день хорошо описывается куполообразной кривой. В условиях холодного гумидного климата фактор влажности редко оказывает лимитирующее действие на фотосинтез. Однако в связи с ожидаемыми глобальными изменениями и усилением нестабильности климата можно прогнозировать проявления водного стресса.

Внесен существенный вклад в разработку фундаментальных вопросов физиологии, экологии и энергетики дыхания растений [5, 8, 13, 20]. Предложена концепция дыхания в донорно-акцепторной системе, получены принципиально важные количественные данные о взаимосвязи дыхания с фотосинтезом, ростом и включением углерода в биомассу. Рассмотрена роль дыхания в продукционном процессе и реализации экологической стратегии видов. Показано, что у северных растений выработались механизмы, обеспечивающие лучшее снабжение энергией при пониженных и умеренных температурах, что проявляется в активации катаболизма (дыхания). Изучен вклад альтернативного пути дыхания в норме и при стрессе. Показано, что его активация при действии на растения избыточной освещенности и тяжелых металлов носит адаптивный характер. Начаты исследования по взаимодействию пластома и хондриома фотосинтезирующих клеток и органов растений. Выявлены закономерности изменения соотношения дыхательных путей в листе в зависимости от его возраста и фенологической стратегии растения. Исследован энергетический баланс молодых тканей и органов растений, выявлена зависимость скорости теплопродукции от дыхательной активности в верхушках побегов, проростках и развернувшихся почках. Установлены закономерности влияния температуры на соотношение дыхания и тепловыделения. С помощью модели, связывающей дыхание, тепловыделение и рост, выявлены температурные пределы роста различных видов растений, отдельных органов и тканей. Полученные данные характеризуют адаптацию различных видов растений к среде и отражают эволюционно сформированное и генетически закрепленное соответствие их метаболизма климату.

Выполнен цикл исследований по морфофизиологии подземного метамерного комплекса многолетних травянистых растений [18-21]. Установлено, что подземные побеги (корневища, столоны, сарменты) имеют собственные автономные от надземных ортотропных побегов механизмы регуляции роста и ростовых ориентаций. Подземные побеги формируют банк меристем, реализуют морфогенетическую

программу генома в конкретных условиях вегетационного периода независимо от воздействий на ортотропные побеги. Изучены функциональные свойства длиннокорневищных растений с разным типом адаптивных стратегий, что важно для разработки функциональной классификации видов, позволяющей прогнозировать их поведение в условиях меняющейся среды.

Заметным достижением лаборатории является обобщение многолетних данных о физиологии продукционного процесса культурных растений [9, 17, 30-33]. Рассматривая продукционный процесс как интегральную функцию растений, нам удалось дополнить представления о формировании урожая современных сортов картофеля, ячменя, однолетних и многолетних кормовых трав, ориентированных на использование в условиях холодного климата [26]. На основе теоретического анализа и новых экспериментальных данных было установлено, что для формирования продуктивности сельскохозяйственных культур на Севере ведущую роль играют следующие физиолого-биохимические факторы: широкий диапазон и варьирование скорости CO_2 -газообмена при изменении температурных и световых условий, сравнительно низкий температурный оптимум фотосинтеза, пластичность пигментного комплекса и его способность поддерживать функциональную активность при пониженной освещенности, продолжительный рост листовой поверхности, распределение значительной части ассимилятов в вегетативные органы, повышенное накопление низкомолекулярных соединений. Эти результаты создают основу для усовершенствования технологий возделывания растений, создания сортов с заданными свойствами, позволяют оценить степень соответствия метаболизма тех или иных видов и сортов климату, прогнозировать их продуктивность и устойчивость при изменении условий среды.

До настоящего времени, несмотря на важное теоретическое и практическое значение, остается мало исследованной проблема светокультуры овощей на Севере. Северные районы существенно отличаются от других зон по продолжительности фотопериода, интенсивности и спектральному составу поступающей солнечной радиации. В связи с этим первостепенное значение приобретает разработка научных основ повышения продуктивности и эффективности производства овощных культур закрытого грунта. Условия защищенного грунта позволяют оптимизировать в соответствии с потребностями растений и контролировать основные факторы среды (температуру, влажность, концентрацию CO_2 , минеральное питание). Для решения этих задач на базе производственных теплиц ОАО «Пригородный» было проведено изучение продукционного процесса зеленых культур и огурца в условиях разного светового режима. Результаты этих работ позволили разработать рекомендации по оптимизации светового режима, повысить рентабельность производства и урожайность овощных. Получены количественные данные о содержании антиоксидантов, витаминов, минеральных элементов и других биологически ценных веществ, свидетельствующие о перспективности производства тепличных овощей для обогащения полезными веществами рациона жителей региона в зимний период.

Совместно с учеными Института биофизики СО РАН выполнены исследования, направленные на усовершенствование фототрофного звена биологических систем жизнеобеспечения (БСЖО) [27]. Растения в замкнутых системах являются поставщиком пищи, участвуют в регенерации воздушной среды и утилизации отходов жизнедеятельности человека. Разработаны критерии для оценки состояния и эффективности работы фотосинтетического аппарата. Выявлено действие и последствие высоко-температурного стресса на фотосинтез линии пшеницы, выведенной специально для БСЖО. Для включения новых полезных для поддержания здоровья человека растений исследовали CO_2 -газообмен, рост, продуктивность и накопление биологически ценных веществ в биомассе более 10 видов овощных листовых культур. Предложены сорта, не проявляющие аллелопатического действия, хорошо адаптирующиеся к световому режиму выращивания, сохраняющие полезные свойства при культивировании на почвоподобном субстрате из отходов растительного и животного происхождения (ППС). Получены обнадеживающие результаты по оптимизации условий минерального питания путем введения в ППС ионообменных смол, позволяющих стабилизировать свойства и состав корнеобитаемой среды. Результаты этих исследований представлены в ряде совместных публикаций. Достижения в данной области найдут применение в космосе и на Земле при создании и эксплуатации БСЖО.

В условиях обострения глобальных и региональных экологических проблем перспективно использование эколого-физиологических подходов при проведении биомониторинга, для оценки антропогенной трансформации экосистем, разработки методов фиторемедиации. В последние годы этим аспектам нами уделяется особое внимание. В рамках выполнения аспирантских тем получены оригинальные данные по фитотоксичности фосфорорганических соединений и ртути, выявлены закономерности распределения ртути в системе растение–почва, показано влияние метилфосфоновой кислоты на биологическую активность почвы [24, 25]. Результаты наших исследований по тяжелым металлам (ртути и кадмию) были представлены в международной сводке [7]. Получены данные по биоаккумуляции и влиянию ртути на процессы жизнедеятельности растений, произрастающих на импактной территории национального парка «Югыд ва» (Республика Коми). Установлено, что при содержании Hg в почве, равном 3–5 ПДК, ее концентрация в органах растений была в десятки раз выше, чем у растений с фоновой территории. Корни растений содержали существенно больше Hg, чем надземные органы. Загрязнение почвы ртутью вызывало двух-трехкратное подавление ассимилирующей способности листьев, приводило к нарушению соотношения фотосинтеза и дыхания. На основе экспериментальных данных [22] обоснована перспективность использования длиннокорневищных злаков для фиторемедиации нефтезагрязненных территорий.

В заключение краткого обзора научных достижений лаборатории, следует отметить их значимость для развития представлений о механизмах устойчивости и физиологической пластичности, обеспе-

чивающих распространение и выживание растений в условиях Севера, адаптивных реакциях растений при их взаимодействии со средой, проявлениях стресса на разных уровнях организации живых систем.

ЛИТЕРАТУРА

1. (Болотова Е.С.) Физиология картофеля в центральной зоне Коми АССР / Е.С. Болотова, А.Г. Корбут, С.В. Куренкова, Р.А. Роцевская, Н.В. Чебыкина, А.М. Швецова, В.М. Швецова. Сыктывкар, 1972. 90 с.
2. (Болотова Е.С.) Физиология и биохимия многолетних трав на Севере / Е.С. Болотова, С.В. Куренкова, В.М. Швецова, С.К. Назаров, Т.К. Головкин, А.М. Швецова, Р.А. Роцевская, Л.К. Грунина. Л.: Наука, 1982. 142 с.
3. Вавилов П.П. Проблемы растениеводства в Коми АССР. Сыктывкар, 1964. 80 с.
4. Вавилов П.П., Чебыкина Н.В. Вопросы повышения урожайности сельскохозяйственных культур в условиях Коми АССР. Сыктывкар, 1966. 109 с.
5. Гармаш Е.В., Головкин Т.К. Влияние кадмия на рост и дыхание ячменя при двух температурных режимах выращивания // Физиология растений, 2009. Т. 56, № 3. С. 382–387.
6. Гармаш Е.В., Головкин Т.К. CO_2 -газообмен и рост *Rhaponticum cartamoides* (Willd.) Pjin в условиях подзоны средней тайги европейского Северо-Востока. 1. Зависимость фотосинтеза и дыхания от внешних факторов // Физиология растений, 1997. Т. 44, № 6. С. 854–863.
7. (Гармаш Е., Скугорева С., Головкин Т.) Garmash E., Skugoreva S., Golovko T. Plant responses to cadmium and mercury stress // Handbook of plant and crop stress / Ed. M. Pessarakli. London–New-York: CRC Press, 2011. P. 713–732.
8. Головкин Т.К. Дыхание растений (физиологические аспекты). СПб.: Наука, 1999. 204 с.
9. Головкин Т.К. Физиология и биохимия культурных растений в холодном климате // Столетний вклад Российской академии наук в становление и развитие сельского хозяйства на европейском Севере: перспективы использования достижений фундаментальной науки. Сыктывкар, 1999. С. 56–66.
10. (Головкин Т.К.) Толстянковые в холодном климате (биология, экология, физиология) / Т.К. Головкин, И.В. Далькэ, Д.С. Бачаров, Т.В. Бабак, И.Г. Захожий. СПб.: Наука, 2007. 205 с.
11. Головкин Т.К., Далькэ И.В., Бачаров Д.С. Мезоструктура и активность фотосинтетического аппарата трех видов растений сем. Crassulaceae в холодном климате // Физиология растений, 2008. Т. 55, № 5. С. 671–680.
12. Головкин Т.К., Куренкова С.В., Табаленкова Г.Н. Фитофизиологические исследования на Севере. Сыктывкар, 2002. 84 с.
13. Головкин Т.К., Пыстина Н.В. Альтернативный путь дыхания в листьях *Rhodiola rosea* L. и *Ajuga reptans* L.: возможная физиологическая роль // Физиология растений, 2001. Т. 48, № 6. С. 846–853.
14. Головкин Т.К., Табаленкова Г.Н., Дымова О.В. Пигментный аппарат растений Приполярья Урала // Бот. журн., 2007. Т. 92, № 11. С. 1732–1741.
15. Дымова О.В., Головкин Т.К. Структурно-функциональные свойства фотосинтетического аппарата *Ajuga reptans* L. в холодном климате // Физиология растений, 2001. Т. 48, № 3. С. 406–413.

16. *Забоева И.В., Таскаев А.И.* Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук (становление, развитие). Сыктывкар, 2002. 158 с.

17. *Куренкова С.В.* Пигментная система культурных растений в условиях подзоны средней тайги европейского Северо-Востока. Екатеринбург, 1998. 114 с.

18. *Маркаров М.А., Головки Т.К.* Ростовая ориентация подземных побегов многолетних травянистых растений. 2. Влияние света на ориентацию роста корневищ и столонов // Физиология растений, 1995. Т. 42, № 4. С. 533-538.

19. *Маркаров А.М., Головки Т.К., Табаленкова Г.Н.* Морфофизиология клубнеобразующих растений. СПб., 2001. 208 с.

20. *Маслова С.П., Малышев Р.В., Головки Т.К.* Дыхание и рост корневищных травянистых многолетних растений на примере *Achillea millefolium* и *Pyrula rotundifolia* // Бот. журн., 2010. Т. 95, № 4. С. 581-590.

21. *Маслова С.П., Маркаров А.М., Головки Т.К.* Структурно-функциональная организация подземного метамерного комплекса многолетних травянистых растений // Усп. совр. биол., 2006. Т. 126, № 6. С. 559-569.

22. *Маслова С.П., Табаленкова Г.Н.* Реакция корневищного злака *Phalaroides arundinacea* на загрязнение почвы нефтью // Агрехимия, 2010. № 6. С. 95-100.

23. Особенности роста и развития теплолюбивых растений в условиях Севера. Сыктывкар, 1967. 100 с. – (Тр. Коми фил. АН СССР; № 16).

24. *(Скугорева С.Г.)* Фитотоксичность фосфорорганических соединений и ртути / С.Г. Скугорева, С.Ю. Огородникова, Т.К. Головки, Т.Я. Ашихмина. Екатеринбург, 2008. 154 с.

25. *Скугорева С.Г., Головки Т.К.* Динамика содержания ртути в системе почва–растение (на примере пелюшки) // Агрехимия, 2007. № 5. С. 85-88.

26. *Табаленкова Г.Н., Головки Т.К.* Продукционный процесс культурных растений в условиях холодного климата. СПб.: Наука, 2010. 231 с.

27. *(Ушакова С.А.)* Сравнительная оценка продуктивности некоторых зеленых культур, возможных представителей звена высших растений биорегенеративных систем жизнеобеспечения / С.А. Ушакова, А.А. Тихомиров, В.В. Величко, Т.К. Головки, Г.Н. Табаленкова, И.Г. Захожий, В.В. Матусевич // Авиакосм. экол. мед., 2010. Т. 44, № 3. С. 42-46.

28. Физиологические основы продуктивности картофеля в Коми АССР. Сыктывкар, 1984. 96 с. – (Тр. Коми фил. АН СССР; № 64).

29. Физиолого-биохимические аспекты продуктивности овса в условиях Коми АССР. Сыктывкар, 1985. 80 с. – (Тр. Коми фил. АН СССР; № 75).

30. Физиолого-биохимические основы продуктивности клевера красного на Севере. Сыктывкар, 1978. 186 с. – (Тр. Коми фил. АН СССР; № 37).

31. *(Чебыкина Н.В.)* Физиология и биохимия культурных растений на Севере / Н.В. Чебыкина, В.М. Швецова, Е.С. Болотова, С.В. Куренкова, А.М. Швецова, Л.К. Грунина, Г.Н. Табаленкова, Р.А. Рощевская, А.Г. Корбут. Л.: Наука, 1976. 120 с.

32. *Швецова В.М.* Фотосинтез и продуктивность сельскохозяйственных растений на Севере. Л., 1987. 94 с.

33. Эколого-физиологические факторы продуктивности культурных растений на Севере. Сыктывкар, 1990. 124 с. – (Тр. Коми НЦ УрО РАН; № 107).

34. *Яцко Я.Н., Дымова О.В., Головки Т.К.* Деэпоксидация пигментов виолаксантинового цикла и тепловая диссипация световой энергии у трех бореальных видов вечнозеленых хвойных растений // Физиология растений, 2011. Т. 58, № 1. С. 139-143.

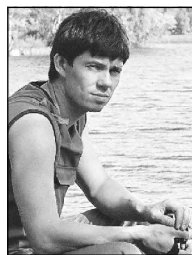
35. *Яцко Я.Н., Дымова О.В., Головки Т.К.* Пигментный комплекс зимне- и вечнозеленых растений в подзоне средней тайги европейского Северо-Востока // Бот. журн., 2009. Т. 94, № 12. С. 1812-1820. ❖

ФОТОСИНТЕЗ И ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ БОРЕАЛЬНОЙ ЗОНЫ

Введение

Европейский северо-восток России представляет собой уникальный регион континентальной Европы, богатый природными минерально-сырьевыми и возобновляемыми ресурсами. Основу флоры региона составляют бореальные леса. Таежная зона занимает свыше 95 % территории Республики Коми. Флора таежной зоны включает около 1000 видов сосудистых растений и представляет собой комплекс разных географических элементов: более 60 % всех видов относятся к бореальной группе, 14 % составляют неморальные и лесостепные виды, 11 % – гипоарктические и аркто-альпийские виды [12-14, 20].

Исследование функциональных характеристик флористического разнообразия необходимо для понимания ме-



И. Далькэ



Т. Головки

ханизмов приспособления растений к условиям существования, распространения видов, прогнозирования динамики растительности при глобальном изменении климата и обострении проблем региональной экологии. Отдельный интерес представляет выявление физиологических свойств растений, обитающих в суровом климате, для которых способность осуществлять

ассимиляцию углерода и поддерживать гомеостаз при стрессовых воздействиях факторов внешней среды является неременным условием выживания [2-4, 10, 17, 21, 26, 30]. Для эколого-физиологического изучения растений и оценки превращения веществ и энергии в фитоценозах высокоинформативными считают показатели фотосинтетического аппарата. Учет фотосинтеза и дыхания позволяет не только выявить особенности обмена веществ и энергии между отдельными компонентами фитоценоза, но и определить место каждого компонента в балансе органического вещества.

В литературе имеются общие сведения о фотосинтетической активности и сопряженных процессах у растений разных ботанико-географических зон [2-5, 7, 9, 11, 16, 19]. Однако

Далькэ Игорь Владимирович – к.б.н., н.с. лаборатории экологической физиологии растений. E-mail: dalke@ib.komisc.ru. Область научных интересов: физиология и экология фотосинтеза.

этих сведений недостаточно для разработки экофизиологической концепции экосистем, без которой невозможно создавать динамические модели их функционирования. Интерес к данной проблеме продиктован не только ожидаемыми глобальными климатическими изменениями, увеличением концентрации CO_2 в атмосферном воздухе за последнее столетие, но и необходимостью формирования более глубоких системных представлений о жизнедеятельности растительных организмов как важнейшего компонента экосистем.

Физиологические эффекты повышения атмосферного CO_2 во многом зависят от обеспеченности растений минеральными элементами и, в частности, азотом [24, 30]. Хотя экспериментальные доказательства этого положения были получены преимущественно в опытах с культурными растениями [15], по мнению ряда авторов [22, 28–32] фактор минерального питания является определяющим и для дикорастущих видов. Поэтому изучение связи функциональных показателей фотосинтетического аппарата с азотным статусом представляет большой интерес для понимания механизмов регуляции и оценки уровня метаболической активности растений разных ботанико-географических зон.

Целью настоящей работы было дать общую характеристику фотосинтетической активности растений бореальной зоны, выявить видовую изменчивость ассимиляционной способности, зависимость от жизненной формы, географической принадлежности и экологической стратегии. Особое внимание уделяли взаимосвязи фотосинтеза и дыхания с содержанием азота в ассимилирующих органах растений.

Объекты и методы исследования

Растительный материал отбирали в период 2002–2010 гг. во время экспедиционных выездов в Корткеросский, Сысольский, Княжпогостский, Интинский и Троицко-Печорский районы Республики Коми. Полученные результаты сгруппированы по трем географически удаленным территориям: бассейн среднего течения р. Вычегда и Южный Тиман – в средней и Приполярный Урал – крайнесеверной подзонах тайги. На Приполярном Урале до высоты 450–500 м над уровнем моря господствуют леса, выше – горные тундры. Для почвенного покрова Приполярного Урала характерна выраженная вертикальная зональность, проявляющаяся в смене типов почв по высотному градиенту. В гольцовом и

подгольцовом поясах формируются горно-тундровые и горно-луговые маломощные почвы, в лесном поясе распространены горно-лесные оподзоленные иллювиально-гумусовые, торфяно-дерновые и дерново-карбонатные почвы, для речных пойм характерны аллювиальные почвы [1]. На Тимане лесной пояс простирается по всей высоте. Коренные породы Южного Тимана представлены доломитизированными известняками, покрытыми маломощным слоем суглинков. В бассейне среднего течения р. Вычегда распространены типичные подзолистые почвы. Для пойм характерны аллювиальные почвы разных типов. Общим свойством почв таежной зоны является высокая кислотность (за исключением Южного Тимана) и бедность гумусом.

Следует отметить, что крайнесеверная подзона тайги характеризуется наиболее суровым климатом (средняя температура июля $+13^\circ\text{C}$) и коротким вегетационным периодом (около 70 дней активной вегетации). Существенно теплее климат в бассейне среднего течения р. Вычегда (подзона средней тайги), средняя температура июля здесь на 4°C выше, а продолжительность периода активной вегетации на месяц длиннее. Хотя район исследований на Южном Тимане находится в подзоне средней тайги, он отличается меньшей температурной обеспеченностью (средняя температура июля $+15^\circ\text{C}$) и продолжительностью вегетационного периода (90 дней) от районов, расположенных в среднем течении р. Вычегда. Более подробно климатическая характеристика районов исследования рассмотрена нами ранее [9].

На каждой из трех территорий для эколого-физиологических исследований было отобрано по 30–40 видов. Большинство из них являются травянистыми растениями и принадлежат к бореальной группе. Соотношение видов по жизненной форме и широтной географической группе в первом приближении отражает структуру флористических комплексов исследованных районов [12, 20]. Свыше 60 % исследованных нами видов входят в десятку ведущих семейств флоры таежной зоны. Наибольшее количество видов (от 7 до 12) было изучено в семействах Астровые (Asteraceae), Вересковые (Ericaceae), Бобовые (Fabaceae) и Розоцветные (Rosaceae).

CO_2 -газообмен листьев изучали при помощи измерительных систем LI (LICOR, Inc, США) и LCPro+ (ADC, Великобритания) на базе ИК-газоанализатора.

Определение скорости видимого поглощения CO_2 проводили при $18\text{--}20^\circ\text{C}$ (зона температурного оптимума) и насыщающей ФАР ($800\text{--}1200$ мкмоль/м²с). Дыхание листьев регистрировали по скорости выделения CO_2 при $18\text{--}20^\circ\text{C}$ в затемненной листовой камере. Скорости CO_2 -газообмена листьев, измеренные при стандартных, близких к оптимальным условиям, отражают фотосинтетическую (ФС) и дыхательную (ДС) способность. Эти показатели наиболее часто используют при сопоставлении растений. Образцы листьев для измерения CO_2 -газообмена отбирали с 10–15 растений преимущественно в период бутонизации–цветения. Для каждого вида проведено 7–10 независимых определений ФС и ДС. Определение содержания азота и углерода в сухих пробах проводили на элементном анализаторе EA-1110 (CHNS-O) (Италия). Для проверки нормальности распределения данных использовали критерий Колмогорова и коэффициент асимметрии, при сравнении выборок применяли непараметрические критерии.

Результаты и их обсуждение

Анализ полученных данных выявил существенную дифференциацию видов по скорости CO_2 -газообмена и содержанию азота в листьях. Виды с низкой (*Salix reticulata* L. – ива сетчатая, *Duschekia fruticosa* (Ripr.) Pouzar – ольховник кустарниковый, *Caltha palustris* L. – калужница болотная, *Melica nutans* L. – перловник поникший, *Cortusa matthioli* L. – кортуза Маттиоля) и высокой (*Rhodiola rosea* L. – родиола розовая, *Amoria repens* (L.) C. Presl – клевер ползучий, *Vicia cracca* L. – горошек мышиный, *Lathyrus pratensis* L. – чина луговая) ФС отличались скоростью видимого поглощения CO_2 (1–3 мг CO_2 /г сухой массы ч) на порядок.

В целом, среди слабо фотосинтезирующих растений преобладали древесные виды (кустарнички), наиболее активно фотосинтезировали бобовые травы. Анализ частоты распределения данных показал (рис. 1), что основную часть массива (60 %) составляли виды со скоростью фотосинтеза менее 10 мг CO_2 /г сухой массы ч, или 0.06 мкмоль CO_2 /г сухой массы с. Средние значения ФС растений заметно отличались от медианных (см. таблицу). Дыхательная способность листьев составляла 15–20 % видимого поглощения CO_2 . Виды с высокой ФС листьев характеризовало интенсивное дыхание и наоборот. Средняя концентрация азота в листьях составляла около 3 %, медианное значение

было несколько ниже. В целом, полученные данные позволяют говорить о довольно высокой насыщенности листьев бореальных растений азотсодержащими соединениями, несмотря на сравнительную бедность почв данным элементом. Соотношение углерод/азот в биомассе листьев было около 18. По концентрации азота в биомассе листьев виды различались существенно, о чем свидетельствуют пределы варьирования данного показателя. Как и следовало ожидать, различия в содержании углерода были выражены в гораздо меньшей степени.

Объединение видов по принадлежности к широтной географической группе выявило, что по средней величине ФС арктические и арктоальпийские растения не уступали бореальным и гипоарктическим видам (см. таблицу). Для ДС отчетливо прослеживается тенденция увеличения данного показателя в ряду бореальные–гипоарктические–(альпийские + арктоальпийские) виды. Дыхательная способность листьев бореальных видов в среднем на 20 % ниже по сравнению с арктическими и арктоальпийскими растениями. Достоверных различий между широтными группами по средней величине содержания азота и углерода в биомассе листьев не выявлено. Лесостепные и эндемичные виды составляли небольшую часть (около 2 %) видового разнообразия. Следует отметить, что встреченные нами лесостепные и эндемичные виды (*Thymus talijevii* – чабрец Талиева, *Dendranthema zawadskii* – дендрантема Завадского, *Pentaphylloides fruticosus* – курильский чай) характеризовала сравнительно низкая ФС и ДС листьев.

Анализ выборки данных показывает, что в пределах бореальной зоны с продвижением к северу наблюдаются различные тренды в изменении функциональной и биохимической характеристики растений (см. таблицу). Так, концентрация углерода в листьях практически не изменялась, а содержание азота было заметно выше у растений, обитающих в условиях крайнесеверной тайги, чем у растений в средней тайге. Такая же тенденция проявлялась при сопоставлении средних значений ДС листьев растений, обитающих на Приполярном Урале, с растениями, исследованными в среднем течении р. Вычегда. Однако средние значения ФС у этих групп растений были одинаковыми. В целом, по уровню метаболической активности виды, исследованные на Южном Ти-

мане, уступали растениям, обитающим на Приполярном Урале и в среднем течении р. Вычегда, о чем свидетельствуют более низкие значения функциональных и биохимических показателей.

Сопоставление видов растений по жизненной форме показало, что травы отличались от древесных существенно более высокими значениями функциональных параметров (см. таблицу). Листья древесных видов имели вдвое более низкую величину ФС. Дыхательная способность листьев древесных составляла 70 % дыхания травянистых растений. Такое же соотношение было характерно для содержания азота в биомассе. Вследствие того, что биомасса листьев травянистых характеризуется более высокой насыщенностью азотсодержащими соединениями, они уступали древесным видам по величине C/N (15 и 24 соответственно).

Наши данные свидетельствуют о наличии зависимости показателей фотосинтеза и дыхания листьев от содержания в них азота (рис. 2). Хотя коэффициент аппроксимации линейной регрессии (r^2) фотосинтеза против азота выше, чем для дыхания, оба показателя являются функцией концентрации азота в биомассе листьев. Коэффициент корреляции Спирмена (r_s) между ФС и содержанием азота в биомассе составляет 0.53, для ДС и

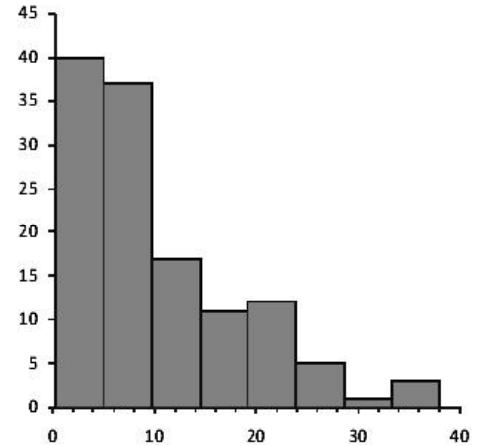


Рис. 1. Распределение (%; по вертикали) видов растений бореальной зоны по фотосинтетической способности, мг CO₂/г сухой массы ч.

азота – 0.59. В обоих случаях корреляция значима при $\alpha = 0.05$ (учитывая характер распределения данных о ФС, ДС и азота, для расчета корреляций использовали непараметрический показатель). Результаты анализа показывают, что взаимосвязь ФС и ДС листьев с азотом удовлетворительно описывается также логарифмической функцией, которая показывает, что видимое поглощение CO₂ при фотосинтезе и выделение CO₂ при дыхании приближаются к нулевому значению при концентрации азота около 10 мг/г. По видимому, эта величина близка к нижнему пределу содержания данного элемента в активно функционирующих

Функциональная и биохимическая характеристика листьев растений бореальной зоны

Наименование	Параметр			
	I	II	III	IV
Статистические показатели в выборке				
n	126	173	147	103
x	10.13	1.63	27.7	451.0
mх	0.73	0.07	0.9	3.0
медиана	7.13	1.49	25.0	453.0
максимум	38.1	4.19	57.6	536.0
минимум	0.27	0.10	11.1	378.0
Широтная группа				
арктическая и арктоальпийская	8.75 ± 1.23	1.89 ± 0.18	29.4 ± 2.6	453.0 ± 6.0
гипоарктическая	11.73 ± 2.68	1.71 ± 0.16	25.3 ± 2.2	466.0 ± 8.0
бореальная	10.27 ± 0.90	1.56 ± 0.09	28.4 ± 1.1	444.0 ± 4.0
Жизненная форма				
древесно-кустарничковые	4.60 ± 0.79	1.22 ± 0.10	19.9 ± 1.1	480.0 ± 5.0
травянистые	11.44 ± 0.83	1.73 ± 0.08	29.4 ± 1.0	440.0 ± 3.0
Подзона тайги				
средняя				
бассейн р. Вычегда	11.92 ± 1.58	1.60 ± 0.10	26.1 ± 1.4	449.0 ± 5.0
Южный Тиман	7.28 ± 0.74	1.08 ± 0.09	25.5 ± 1.3	431.0 ± 7.0
крайнесеверная				
Приполярный Урал	12.07 ± 1.45	2.0 ± 0.12	31.2 ± 1.8	460.0 ± 5.0

Примечание: I и II – фотосинтетическая и дыхательная способность соответственно, мг CO₂/г сухой массы ч; III и IV – содержание азота и углерода соответственно, мг/г сухой массы.

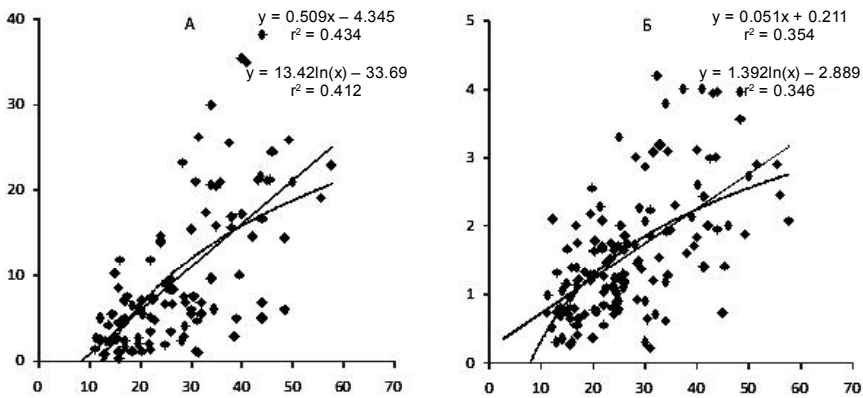


Рис. 2. Влияние концентрации азота (мг/г сухой массы; по оси абсцисс) на фотосинтетическую (А) и дыхательную (Б) способность (мг $\text{CO}_2/\text{г}$ сухой массы ч; по оси ординат) листьев растений бореальной зоны.

листьях. Хотя у некоторых видов растений концентрация азота в листьях достигала 50-60 мг/г сухой массы, большинство видов укладывались в диапазон 15-35 мг N/г сухой массы. Ранее сходные закономерности были выявлены нами при изучении дыхания 45 видов растений на Приполярном Урале [8].

В литературе данные о взаимосвязи показателей CO_2 -газообмена листьев с их азотным статусом немногочисленны и противоречивы. Например, у листьев растений Арктики и Субарктики корреляционная связь между дыханием и содержанием азота была слабой либо вовсе отсутствовала [18, 19]. Вместе с тем, у 69 видов, преимущественно древесных и полудревесных растений из шести биомов на северо- и южноамериканском континентах коэффициент линейной регрессии (r^2) был довольно высоким [34]. Максимальные его значения (0.8-0.9) были получены для растений альпийской и субальпийской зон горного массива в

Колорадо и тропических лесов Венесуэлы, тогда как для растений лесной зоны штата Южная Каролина данный показатель был почти вдвое ниже. Примечательно, что по силе связи между дыханием и содержанием азота ($r^2 = 0.42$) растения лесной зоны штата Южная Каролина были сходны с растениями бореальной зоны европейского северо-востока России (рис. 2).

С увеличением в составе биомассы азотсодержащих соединений (белков, аминокислот) закономерно возрастают цена и соответственно дыхательные затраты на синтез и поддержание такой биомассы [23, 33, 36]. Для сохранения функциональной целостности растений важно поддержание определенного баланса фотосинтеза и дыхания – функций, обеспечивающих энерго-пластическую основу жизнедеятельности. Видимо поэтому высокой дыхательной способности соответствует высокая фотосинтетическая активность. В оптимальных для фотосинтеза условиях (свет, температура, водность) доля темнового дыхания листьев растений бореальной зоны составляла в среднем около 20 % видимого поглощения CO_2 (рис. 3). Как показывают наши данные, ФС и ДС ($r_s = 0.53$, корреляция значима при $\alpha = 0.05$) – тесно взаимосвязанные процессы и оба зависят от генетически закрепленного азотного статуса растений и их листьев. По-видимому, азотный фактор, скорее всего, и определяет видовую изменчивость фотосинтеза и дыхания. Различия между видами существенно уменьшаются, если рассчитать ФС и ДС не на единицу сухой массы листьев, а на содержание азота в единице биомассы (мг $\text{CO}_2/\text{мг}$ N ч). Так, например, сопоставление листьев древесных и травянистых растений показало, что в целом травянистые виды характеризуются бо-

лее высокими величинами ФС и ДС в расчете на единицу сухой массы (см. таблицу). Вполне очевидно, что это связано с различиями в азотном статусе, так как фонд азота и, следовательно, содержание белка в листьях травянистых растений примерно на 30 % больше.

Соотношение скорости видимого поглощения CO_2 и содержания азота в расчете на единицу биомассы листьев (Ф/N, мг $\text{CO}_2/(\text{мг}$ N ч) характеризует эффективность использования азота при фотосинтезе [27]. По нашим данным, величина этого показателя для растений бореальной зоны составляет в среднем 0.34 мг $\text{CO}_2/\text{мг}$ N ч, что эквивалентно 0.06 мкмоль $\text{CO}_2/\text{ммоль}$ N с. Соотношение Ф/N для трав составило 0.38, а для древесных и кустарничковых форм – 0.23 мг $\text{CO}_2/\text{мг}$ N ч. Согласно имеющимся в литературе обобщенным сведениям о величине NUE_{Ph} (photosynthetic nitrogen use efficiency) – показателя, идентичного Ф/N, C_4 -растения отличала более высокая, чем C_3 -растения, величина NUE_{Ph} (в 1.5 раза), так как они интенсивно фотосинтезировали при низком содержании азота в биомассе [30]. Виды с C_4 -типом фотосинтетического метаболизма углерода в бореальной зоне до сих пор обнаружены не были. Они обитают в районах с более теплым и сухим климатом. У C_3 -видов растений величина NUE_{Ph} в среднем равнялась 0.1 мкмоль $\text{CO}_2/\text{ммоль}$ N с. Средняя величина NUE_{Ph} для растений бореальной зоны сопоставима с данными для C_3 -видов растений.

Заключение

Полученные нами результаты позволяют оценить фотосинтетическую и дыхательную активность растений бореальной зоны, а также пределы варьирования этих параметров в зависимости от видового разнообразия, жизненной формы и принадлежности к широтной географической группе. Выявлено, что величины ФС и ДС детерминированы видовым фактором в большей степени, чем типом жизненной формы. В пределах таежной зоны принадлежность вида к определенной географической группе не оказывает выраженного влияния.

Видовые различия в фотосинтетической и дыхательной активности листьев растений обусловлены эндогенными факторами и, прежде всего, азотным статусом, что подтверждается наличием корреляционной связи между показателями CO_2 -газообмена листьев и содержанием в них азота. Азот входит в состав жизненно важных

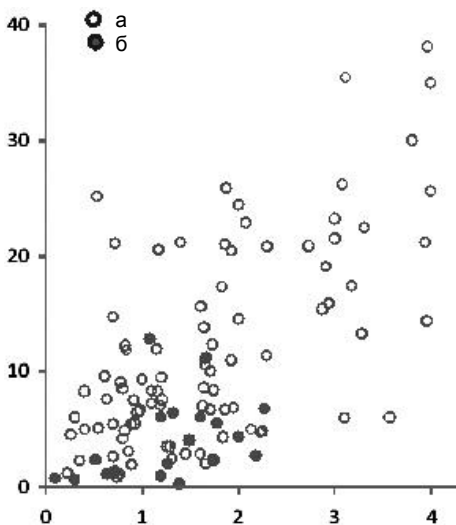


Рис. 3. Связь между дыхательной (по горизонтали) и фотосинтетической (по вертикали) способностью листьев травянистых (а) и древесно-кустарничковых (б) растений бореальной зоны, мг $\text{CO}_2/\text{г}$ сухой массы ч.

биомолекул и клеточных структур, синтез и обновление которых сопряжены с определенными затратами энергии и восстановленного углерода. Этим, скорее всего, и детерминирована взаимосвязь между фотосинтезом, дыханием и азотом. По-видимому, соотношение важнейших функций, составляющих основу энерго-пластического обмена растительной клетки и целостного растения, универсально и способность поддерживать это соотношение в значительной степени определяет соответствие метаболизма климату. Другими словами, способность тех или иных видов произрастать в определенных ботанико-географических зонах зависит от того, в какой степени они могут поддерживать оптимальное для жизнедеятельности соотношение ведущих функций.

ЛИТЕРАТУРА

1. Атлас почв Республики Коми / Под ред. Г.В. Добровольского, А.И. Таскаева, И.В. Забоевой. Сыктывкар, 2010. 353 с.

2. Вознесенский В.Л. Фотосинтез пустынных растений. Л.: Наука, 1977. 256 с.

3. Гамалей Ю.В. Транспортная система сосудистых растений. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2004. 424 с.

4. Головки Т.К. Актуальные вопросы экофизиологии растений // Структурно-функциональные особенности биосистем Севера (особи, популяции, сообщества): Матер. конф. Петрозаводск, 2005. Ч. I. С. 88-91.

5. Головки Т.К., Далькэ И.В., Бачаров Д.С. Мезоструктура и активность фотосинтетического аппарата трех видов растений сем. Crassulaceae в холодном климате // Физиология растений, 2008. Т. 55, № 5. С. 671-680.

6. Головки Т.К., Дымова О.В., Табаленкова Г.Н. Перестройка донорно-акцепторной системы теневыносливого растения *Ajuga reptans* при изменении условий освещения // Физиология растений, 2007. Т. 51, № 5. С. 674-679.

7. Головки Т.К., Табаленкова Г.Н., Дымова О.В. Пигментный аппарат растений Приполярья Урала // Бот. журн., 2007. Т. 92, № 11. С. 1732-1741.

8. (Головки Т.К.) Дыхание растений Приполярья Урала / Т.К. Головки, И.В. Далькэ, Г.Н. Табаленкова, Е.В. Гармаш // Бот. журн., 2009. Т. 94, № 8. С. 1216-1226.

9. (Головки Т.К.) Пигментный комплекс растений природной флоры европейского Северо-Востока / Т.К. Головки, И.В. Далькэ, О.В. Дымова, И.Г. Захожий, Г.Н. Табаленкова // Изв. Коми НЦ УрО РАН, 2010. № 1. С. 39-46.

10. Зеленский О.В. Эколого-физиологические аспекты изучения фото-

синтеза. Л., 1977. 56 с. – (37-е Тимирязевские чтения).

11. Лукьянова Л.М., Марковская Е.Ф., Булычева Т.М. Газообмен и пигментная система растений Кольской Субарктики (Хибинский горный массив). Апатиты, 1986. 127 с.

12. Мартыненко В.А. Флора северной и средней подзон тайги европейского Северо-Востока: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 1996. 34 с.

13. Мартыненко В.А., Груздев Б.И. Сосудистые растения Республики Коми. Сыктывкар, 2008. 136 с.

14. Мартыненко В.А., Дегтева С.В. Конспект флоры национального парка «Югыд ва» (Республика Коми). Екатеринбург, 2003. 108 с.

15. Пухальская Н.В. Физиология углекислотных подкоромок в тепличном овощеводстве. М., 2000. 84 с.

16. Пьянков В.И., Мокроносоев А.Т. Основные тенденции изменения растительности Земли в связи с глобальным потеплением климата // Физиология растений, 1993. Т. 40, № 4. С. 515-531.

17. (Семихатова О.А., Герасименко Т.В., Иванова Т.И.) Semikhatova O.A., Gerasimenko T.V., Ivanova T.I. Photosynthesis, respiration, and growth of plants in the Soviet Arctic // Arctic ecosystems in changing climate. An ecophysiological perspective. San Diego: Acad. Press, 1992. P. 169-192.

18. Семихатова О.А., Иванова Т.И., Кирпичникова О.В. Содержание азота и интенсивность дыхания листьев растений острова Врангеля // Физиология растений, 2010. Т. 57, № 6. С. 803-808.

19. Семихатова О.А., Иванова Т.И., Кирпичникова О.В. Сравнительное исследование темнового дыхания растений Арктики и умеренной зоны // Физиология растений, 2007. Т. 54, № 5. С. 659-665.

20. (Тетерюк Л.В.) Охраняемые природные комплексы Тимана / Л.В. Тетерюк, Г.В. Железнова, В.А. Канев и др. В 2-х частях. Сыктывкар, 2006. Ч. I. 272 с. – (Биологическое разнообразие особо охраняемых природных территорий Республики Коми / Отв. ред. С.В. Дегтева; Вып. 4).

21. Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л.: Наука, 1989. 187 с.

22. Ainsworth E.A., Long S.P. What have we learned from 15 years of free air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂ // New Phytologist, 2005. Vol. 165, № 2. P. 351-372.

23. Amthor J.S. The McCree–de Wit–Penning de Vries–Thornley respiration paradigms: 30 years later // Ann. Bot., 2000. Vol. 86, № 1. P. 1-20.

24. (Chapin F.S.) Plant responses to multiple environmental factors in the control of plant growth / F.S. Chapin, A.J. Bloom, Ch.B. Field et al. // BioSci., 1987. Vol. 37. P. 49-57.

25. (Chapin F.S.) Arctic plant physiological ecology: a challenge for the future / F.S. Chapin, R.L. Jefferies, J.F. Reynolds et al. // Arctic ecosystems in changing climate. An ecophysiological perspective. San Diego, 1992. P. 3-8.

26. Fitter A.H., Hay R.K.M. Environmental physiology of plants. San Diego: Acad. Press, 2002. 367 p.

27. Hirose T., Werger M.J.A. Nitrogen use efficiency in instantaneous and daily photosynthesis of leaves in the canopy of a *Solidago altissima* stand // Physiol. Plant., 1987. Vol. 70, № 2. P. 215-222.

28. Körner Ch., Bazzaz F.A. Carbon dioxide, populations, and communities. N.-Y.: Acad. Press, 1996. 465 p.

29. (Kumar P.A.) / P.A. Kumar, M.A.J. Parry, R.A.C. Mitchell et al. Photosynthesis and nitrogen-use efficiency // Photosynthetic nitrogen assimilation and associated carbon and respiratory metabolism / Eds. C.H. Foyer, G. Noctor. Amsterdam: Kluwer Acad., 2002. P. 23-34. – (Advances in photosynthesis and respiration; Vol. 12).

30. Larcher W. Physiological plant ecology: ecophysiology and stress ecology of functional groups. Berlin: Springer, 2003. 513 p.

31. (Long S.P.) Rising atmospheric carbon dioxide: plants FACE the future / S.P. Long, E.A. Ainsworth, A. Rogers et al. // Ann. Rev. Plant Biol., 2004. Vol. 55. P. 591-628.

32. (Mack M.C.) Carbon storage in arctic tundra reduced by long-term nutrient fertilization / M.C. Mack, E.A.G. Schuur, M.S. Bret-Harte et al. // Nature, 2004. Vol. 431. P. 440-443.

33. Penning de Vries F.W.T., Brunsting A.H.M., Laar van H.H. Products requirements and efficiency of biosynthesis: a quantitative approach // J. Theor. Biol., 1974. Vol. 45, № 3. P. 339-377.

34. (Reich P.B.) Nitrogen mineralization and productivity in 50 hardwood and conifer stands on diverse soils / P.B. Reich, D.F. Grigal, J.D. Aber et al. // Ecol., 1997. Vol. 78, № 2. P. 335-347.

35. (Reich P.B.) Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen specific leaf area and leaf life-span: A test across biomes and functional groups / P.B. Reich, M.B. Walters, D.S. Ellsworth et al. // Oecologia, 1998. Vol. 114. P. 471-482.

36. Thornley J.H.M. Interpretation of respiration coefficients // Ann. Bot., 1982. Vol. 49, № 2. P. 252-259.

37. (Wright I.J.) Irradiance, temperature and rainfall influence leaf dark respiration in woody plants: evidence from comparison across 20 sites / I.J. Wright, P.B. Reich, O.K. Atkin et al. // New Phytol., 2005. Vol. 169. P. 309-319. ❖

ВИОЛАКСАНТИНОВЫЙ ЦИКЛ И ЕГО ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Содержание и состав фотосинтетических пигментов является хорошим индикатором физиологического состояния растений. Каротиноиды хлоропластов играют особую роль в защите фотосинтетического аппарата (ФСА). Они участвуют в тушении триплетного состояния хлорофилла и предотвращают образование синглетного кислорода, вызывающего необратимое окисление пигментов и повреждение тилакоидных мембран. Одним из важных защитных механизмов служит так называемый виолаксантиновый цикл (ВКЦ), открытый отечественным ученым Д.И. Сапожниковым в 1957 г. и подробно охарактеризованный Yamamoto и Nager (в 60-х и 70-х годах). Функциональной активности ВКЦ посвящено несколько обзоров [4, 6, 16, 20, 22]. В ВКЦ (рис. 1) осуществляются прямая (световая) – деэпоксидация виолаксантина (Вио) и обратная (темновая) – эпоксидация зеаксантина (Зеа) – реакции. Активность ответственного за деэпоксидацию фермента – виолаксантиндеэпоксидазы (ВДЭ) – строго зависит от pH. Под влиянием интенсивного света, когда pH люмена хлоропласта снижается до 5.2, происходит быстрое превращение Вио в Зеа через антераксантин (Ант) как промежуточное соединение. Для осуществления реакции деэпоксидации Вио с помощью ВДЭ необходимы аскорбат в качестве восстановителя и преобладающий липид тилакоидов – моногалактозилдиацилглицерин (МГДГ). При освещении сильным светом температура листа обычно повышается. Это приводит к увеличению жидкости тилакоидных мембран, что облегчает латеральную диффузию Вио и его проникновение в обогащенные МГДГ домены, где локализована связанная ВДЭ. Ингибиторами ВДЭ являются дитиотрейтол и йодоацетоамид. Менее известно о втором участнике ВКЦ – ферменте зеаксантинэпоксидазе (ЗЭ). Оптимум pH для ЗЭ равен 7.0. Реакция превращения Зеа в Вио происходит в темноте. Ингибитором ЗЭ служит салицилальдоксим (СА).

Следует отметить, что роль ВКЦ долгое время оставалась не выясненной. Только к концу 90-х годов появились сведения [13] о возможной связи между образованием Зеа и диссипацией энергии света. В настоящее время этому процессу отводится существенная роль в защите фотосинтетическо-



О. Дымова

го аппарата от фотодеструкции. По современным представлениям, главная фотопротекторная функция принадлежит Зеа, образующемуся в результате деэпоксидации Вио под действием яркого света и снижения pH внутри тилакоидов [16]. Энергия возбуждения хлорофилла переносится на Зеа и безопасно диссипирует в виде тепла. ВКЦ, осуществляющий светозависимое превращение Вио в Зеа, находится в миморных антеннах светособирающих комплексов (ССК) фотосистемы II (ФС II), расположенных между ССК и реакционным центром (РЦ). Молекулы Вио в составе ССК способствуют стабилизации его состояния, тогда как молекулы Зеа, встраиваясь в структуру ССК, изменяют его конформацию таким образом, что возможно более эффективное рассеивание поглощенной хлорофиллом избыточной световой энергии [19]. Показана также роль каротиноидов ВКЦ в защите против окислительного стресса липидов и модуляции физических свойств тилакоидной мембраны [18]. Кратковременные колебания условий среды вызывают модуляцию активности ФСА на уровне функционирования фотосистем [1], продолжительные приводят к формированию новых фотосинтезирующих структур в результате изменения анатомо-морфологической структуры листа, содержания и состава пигментов, размеров антенн хлоропластов. Этот процесс связан с экспрессией пластидных и ядерных генов и обеспечивает адаптацию ФСА как целостной системы [9]. Несмотря на то, что в настоящее время достигнут существенный прогресс в развитии представлений об адаптации ФСА растений к внешним воздействиям, остаются неясными вопросы активации защитных механизмов и, в частности, регуляции ВКЦ в природных условиях.

Нами исследованы закономерности изменения пула каротиноидов и функционирования ВКЦ растений с разной жизненной стратегией под влиянием освещенности и температуры.

Объекты и методы

Объектами исследования служили вечнозеленые древесные виды *Abies sibirica* L. (пихта сибирская) и *Picea obovata* (L.) Karst. (ель обыкновенная), кустарник *Juniperus communis* L. (можжевельник обыкновенный), кустарничек *Vaccinium vitis-idaea* L. (брусника), два вида многолетних летнезеленых трав – *Ajuga reptans* L. (живучка ползучая) и *Pyrola rotundifolia* L. (грушанка круглолистная) и летнезеленое многолетнее травянистое растение *Plantago media* L. (подорожник средний).

Хвойные растения произрастали в окрестностях Сыктывкара в ельнике зеленомошного типа. Растения *Vaccinium vitis-idaea*, *Pyrola rotundifolia* обитали в елово-осиновом разнотравном лесу. Особи *Ajuga reptans* росли на освещенной опушке (С-растения) и под пологом леса (Т-растения). Два фенотипа *Plantago media* были обнаружены на известняковых обнажениях Южного Тимана: на слабо

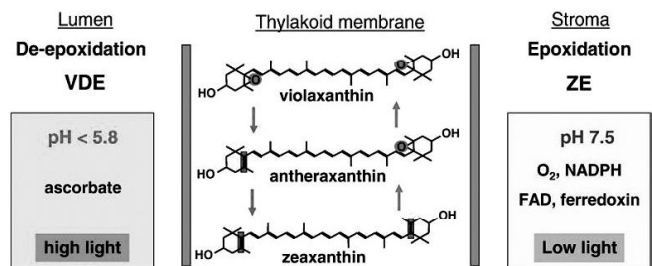


Рис. 1. Схема реакций виолаксантинового цикла [20]. Условные сокращения: VDE – виолаксантиндеэпоксидаза, ZE – зеаксантинэпоксидаза.

Дымова Ольга Владимировна – к.б.н., с.н.с. лаборатории экологической физиологии растений. E-mail: dymovao@ib.komisc.ru. Область научных интересов: фотосинтетические пигменты, виолаксантиновый цикл.

заросшем осыпном склоне крутизной 40-45° юго-восточной экспозиции (С-растения) и на узкой террасе у подошвы склона в густом травостое (Т-растения). Хвою второго года жизни отбирали со средней части кроны 30-40-летних деревьев *Abies sibirica* и *Picea obovata* высотой до 4.5-5.0 м. У *Vaccinium vitis-idaea* брали зрелые перезимовавшие листья со средней части побегов. У *Plantago media*, *Pyrola rotundifolia* и *Ajuga reptans* использовали полностью сформировавшиеся розеточные листья. Сбор образцов листьев осуществляли в пятикратной повторности. Каждая повторность включала смешанную пробу с 10-15 растений.

Разделение каротиноидов проводили методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) с обращенной фазой в соответствии с модифицированным методом [17]. В комплект для ВЭЖХ входило следующее оборудование: насос для ВЭЖХ – HPLC Pump 1000 (Knauer, Германия), рефрактометрический детектор – Smartline UV Detector 2500 (Knauer, Германия), аналитическая колонка – 4×250 мм Диасфер-110-С₁₈-NT с размером частиц 5 мкм (БиоХимМак, Россия). До анализа образцы хранили при –76 °С. Листовые пластинки размельчали в 100% -ном ацетоне и отфильтровывали. Отфильтрованный экстракт пигментов (100 мкл) с помощью микрошприца наносили на колонку. Пигменты элюировали при градиентном режиме в течение 34 мин. в системе растворителей А (ацетонитрил:метанол:вода в соотношении 75:12:4) и В (метанол:этилацетат в соотношении 68:32) со скоростью потока элюента 2 см³/мин. Температура хроматографирования составляла 25 °С. Пигменты детектировали при 440 нм. Для расчета количественного состава пигментов использована абсолютная градуировка (метод внешнего стандарта). Каротиноиды идентифицировали, используя стандарты и времена удержания. Прием и обработку хроматографических данных выполняли с помощью компьютерной программы «Euro Chrom for Windows».

Состояние дезоксидации является показателем доли Зеа в общем пуле пигментов ВКЦ. Чем больше эта величина, тем большее количество Вио превращается в Зеа, способный диссипировать световую энергию в виде тепла. Степень дезоксидации (DEPS) оценивали по [25]. Рассчитывали соотношение $[(Z + 0.5 An)/(V + An + Z)]$, где Z – зеаксантин, An – антераксантин и V – виолаксантин. Коэффициент 0.5 указывает, что An содержит эпокси-группу в одном из β-иононовых колец.

Все измерения проводили в четырех-шести биологических и трех аналитических повторностях. Приведены средние арифметические величины со стандартным отклонением. Достоверность различий между вариантами оценивали по t-критерию Стьюдента.

Результаты и их обсуждение

Сезонная динамика содержания индивидуальных каротиноидов. Условия среды оказывают сильное влияние на функциональную активность растений, что отражается на их пигментном аппарате. В течение года в фонде желтых пигментов листьев вечно- и летнезеленых растений преобладали ксантофиллы (80-85 %). Содержание β-каротина (β-кар)

тиноидов. Большая часть ксантофиллов была представлена лютеином (Лют) (до 70 %). На долю Вио, неоксантина (Нео) и Ант приходилось соответственно 12, 10 и 8 % общей суммы каротиноидов. Зеа обнаруживался в наименьших концентрациях – до 5.5 % общей суммы. У хвойных растений содержание Вио в летне-весенний период было сравнительно низким и закономерно возрастало к концу лета – началу осени. В листьях *Vaccinium vitis-idaea* концентрация Вио, напротив, достигала своего наибольшего значения в холодный период года (декабрь-март), а к середине лета падала почти вдвое. В фонде каротиноидов листьев *Pyrola rotundifolia* содержание Вио в течение года находилось на относительно постоянном уровне, незначительно снижаясь к середине лета. Появление значительных количеств Ант и Зеа в пигментном комплексе хвойных видов регистрировали в летне-весенний период. Наибольшие концентрации Ант и Зеа отмечали в декабре-марте. В середине лета данные ксантофиллы в листьях хвойных обнаруживались в следовых количествах. Растения травяно-кустарничкового яруса содержали Ант и Зеа в течение всего года. Наибольшие концентрации Зеа у *Pyrola rotundifolia* и *Vaccinium vitis-idaea* регистрировали в мае.

Уровень дезоксидации пигментов ВКЦ у древесных хвойных видов был наибольшим зимой и ранней весной, особенно в марте, когда низкие температуры воздуха сочетались с высокой инсоляцией (см. таблицу). Для хвои *Picea obovata* в декабре-марте были характерны стабильно высокие значения дезоксидированного состояния пигментов ВКЦ (около 50 %). В ассимилирующих органах *Abies sibirica* и *Juniperus communis* зимой уровень дезоксидации составлял 30 %, а к началу весны возрастал в 1.5-2.0 раза. В июле при температуре воздуха 18-20 °С дезоксидация пигментов ВКЦ у хвойных видов была подавлена. Выявлена прямая связь между величиной дезоксидации и тепловой диссипацией световой энергии, измеренной методом индуцированной флуоресценции хлорофилла [10]. В листьях *Vaccinium vitis-idaea* уровень дезоксидации в течение большей части года составлял 13-20 % и снижался к сентябрю до 9 %. Указанный уровень в листьях *Pyrola rotundifolia* был максимальным в мае (около 30 %), а к сентябрю уменьшался в пять раз. В период, когда растения травянисто-кустарничкового яруса находились под снегом, уровень дезоксидации пигментов ВКЦ был ниже, чем в период активной вегетации (май-июль).

Таким образом, нами установлено, что хвойные древесные виды отличались состоянием высокой степени дезоксидации пигментов ВКЦ в период

Степень дезоксидации пигментов ВКЦ в листьях вечнозеленых растений в течение года, %

Месяц	Вид				
	<i>Picea obovata</i>	<i>Abies sibirica</i>	<i>Juniperus communis</i>	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	<i>Pyrola rotundifolia</i>
Март	54	46	60	13	–
Май	12	23	21	18	29
Июль	0	2	0	19	17
Сентябрь	13	0	3	9	6
Декабрь	53	30	38	17	10

Примечание: прочерк – не определяли.

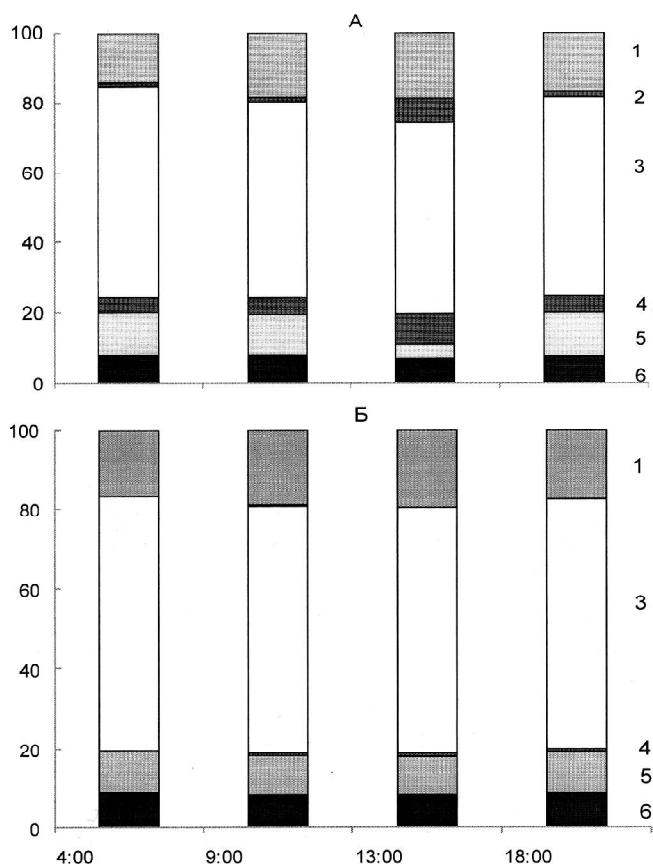


Рис. 2. Суточная динамика относительного содержания (%) β-каротина (1), зеаксантина (2), лютеина (3), антераксантина (4), виолаксантина (5) и неоксантина (6) в листьях световых (А) и теневых (Б) растений *Ajuga reptans* L. По горизонтали – время суток.

глубокого покоя зимой и ранней весной, когда использование световой энергии в фотосинтетическом метаболизме углерода невозможно из-за низкой температуры, а поглощение света хлорофиллами продолжается. У зимующих под снегом вечнозеленых кустарничков брусники и летне-зеленых трав, наоборот, уровень деэпоксидации возрастал в период активной вегетации.

Влияние светового режима на содержание каротиноидов и функционирование виолаксантинового цикла. Экологические условия местообитаний, как правило, соответствуют физиологической норме световых реакций поселяющихся там видов растений. Нами установлено, что в июле летнезеленые листья растений *Ajuga reptans*, произрастающих под пологом леса при сильном затенении, содержали 2.5-2.8 мг/г сухой массы желтых пигментов, что в 1.5 раза больше, чем у растений, обитающих в освещенном месте. У затененных растений в утренние и дневные часы концентрация каротиноидов была на 38 % выше, чем в вечернее время. Данные хроматографического определения пигментов иллюстрируют изменения относительного содержания отдельных компонентов пула каротиноидов листьев растений живучки (рис. 2). У световых растений в составе каротиноидов присутствовали Ант и Зеа. В листьях теневых растений эти ксантофиллы обнаружены в следовых количествах. Доля β-кар (14-19 % суммы каротиноидов) и ксантофиллов Лют (55-64 %) и Нео (7-9 %) была примерно одинаковой в листьях световых и теневых расте-

ний. Теневые растения отличало накопление β-кар, а листья световых растений содержали больше Лют, стабильно высокое содержание которого в пигментном аппарате обусловлено структурной ролью данного ксантофилла, который является неотъемлемым элементом периферического звена ССК ФС II, а также его возможной антиоксидантной функцией.

При длительной адаптации к естественным условиям освещенности на открытой местности растения характеризуются большим пулом ксантофиллов. Накопление Зеа указывает на высокий уровень деэпоксидации пигментов ВКЦ (до 60 %). У затененных растений данная величина была на порядок ниже. Хотя уровень деэпоксидации пигментов ВКЦ в листьях световых растений был высоким на протяжении всего суточного цикла, максимальные значения были отмечены в полуденные часы. Можно полагать, что ФСА растений, произрастающих на открытой опушке, лучше защищены от фотодинамического разрушения благодаря высокой активности ВКЦ и накоплению Зеа, который способен рассеивать избыток поглощенной световой энергии в виде тепла еще до передачи в реакционный центр [11, 21]. Механизм, с помощью которого Зеа осуществляет свою защитную функцию, до сих пор точно не установлен. Высказано предположение, что Зеа опосредованно влияет на процессы диссипации энергии, так как способствует аллостерическим изменениям в пигмент-белковых комплексах и, тем самым, усиливает нефотохимическое тушение флуоресценции [15, 24]. Однако данных о вовлечении этого цикла при адаптации теневыносливых растений к избыточной радиации в литературе немного [12].

Деэпоксидация на свету включает превращение эпоксиантофилла (Вио) в безэпоксидный Зеа, а также изменения в содержании интермедиата Ант (5,6-моноэпоксизеаксантина). Совместно с польскими коллегами нами были проведены опыты по изучению прямой и обратной реакции ВКЦ в зимне- (ЗЗ) и летне-зеленых (ЛЗ) листьях *Ajuga reptans* из затененных и освещенных местообитаний на территории Ботанического сада Ягеллонского университета (Краков, Польша) [3]. Эксперименты осуществляла по следующей схеме: 1) сначала неотделенные от растения листья адаптировали к темноте в течение 1 ч; 2) затем экспонировали во влажной камере с водяным фильтром при ФАР 2000 мкмоль/м с в течение 1 ч для прохождения прямой реакции ВКЦ – деэпоксидации Вио; 3) вновь затемняли на 18 ч для прохождения обратной реакции – эпоксидация Зеа. После каждой экспозиции высечки из листьев фиксировали жидким азотом. Индивидуальные пигменты разделяли методом обращенно-фазовой ВЭЖХ (Jasco, Япония).

Относительное содержание двух пигментов ксантофиллового цикла – Зеа и Ант – возрастало в перезимовавших листьях световых и теневых растений при высокой освещенности. При этом на свету до 10 % пула Вио превращалось в Зеа. У перезимовавших листьев исходно присутствовало небольшое количество Ант. Оно незначительно увеличивалось при освещении, а при последующем затемнении уменьшалось. У генерации ЛЗ листьев световых растений доля Ант в общем пуле компонентов ВКЦ была выше, возрастала под действием света и не снижалась при последующем затемнении. Уровень

деэпоксидации Вио в листьях световых растений под действием интенсивного света достигал 30 % (рис. 3). В темноте обратная реакция ВКЦ (эпоксидация) приводила к снижению уровня деэпоксидации в ЗЗ листьев световых растений почти на порядок, в ЛЗ – только в 1.3 раза. Световой режим места обитания растений не оказал влияния на работу ВКЦ в перезимовавших листьях. По активности ВКЦ ЗЗ листья теневых растений практически не уступали ЗЗ листьям световых растений, тогда как листья летней генерации теневых и световых растений существенно различались по этому показателю. Уровень деэпоксидации в ЛЗ листьях теневых растений оставался низким и составлял 3-5 %. Низкое содержание компонентов ВКЦ и скорость их взаимопревращений можно объяснить тем, что каротиноиды летнезеленых листьев теневых растений выполняют функцию светосборщиков.

Можно заключить, что ФСА летне-зеленых листьев световых и теневых растений и летне-зеленых листьев световых растений *Ajuga reptans* хорошо защищен от избыточной инсоляции благодаря высокой активности ВКЦ. В целом, полученные данные свидетельствуют о высоком адаптивном потенциале пигментного аппарата *Ajuga reptans*, что позволяет теневыносливому растению занимать местообитания с различным световым режимом.

Опыты по изучению прямой и обратной реакции ВКЦ были продолжены на двух фенотипах *Plantago media*, произрастающих при разной освещенности. Хроматографический анализ выявил в составе каротиноидов β-кар и ксантофиллы (Вио, Лют и Нео). Основная доля в фонде каротиноидов приходилась на Лют и Вио, а β-кар составлял менее 10 %. Общий пул пигментов ВКЦ (Вио+Ант+Зеа) и уровень деэпоксидации пигментов ВКЦ были существенно выше у С-растений, особенно в утренние часы. Относительное содержание Вио в пуле пигментов ВКЦ достигало 85-90 % в полночь и снижалось до 10 % в полуденные часы. При этом повышалась концентрация Зеа – ключевого пигмента ВКЦ. Максимальное содержание Зеа в пуле пигментов ВКЦ составляло 60 %. У Т-растений Зеа появлялся позже и в меньшем количестве. Взаимопревращение пигментов ВКЦ у теневых растений происходило медленнее, чем у световых растений, особенно в утренние часы. Обнаружена тесная корреляционная зависимость нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла в ФС II от накопления Зеа в листьях *Plantago media* [2]. Это свидетельствует об участии Зеа-зависимого защитного механизма и его активации у растений, обитающих на открытом участке. Следует также особо отметить, что в защите ФСА от фотоокислительной деструкции помимо ксантофиллов ВКЦ могут участвовать и другие каротиноиды (Лют, Нео, β-кар) [23]. Молекулярные механизмы действия каротиноидов помимо антиокислительных эффектов включают стабилизацию физического состояния мембран [18]. Этим можно объяснить повышение относительного со-

держания каротиноидов в листьях световых растений *Plantago media*.

Известно, что в темноте Зеа в листьях нет, он накапливается на свету. Доступность Вио для деэпоксидации тем выше, чем более восстановлен пул пластохинонов. Согласно [8], трансформация Вио в Зеа происходит в липидном матриксе. Показано [5], что при высокой инсоляции летне-вегетирующие растения (*Urtica dioica*, *Ranunculus acris*) повышали образование Зеа и его содержание достигало 60 % пула ксантофиллов ВКЦ, как и в случае со световыми растениями *Plantago media*. Полагают, что травянистые многолетники способны преобразовывать до 85 % пула пигментов ксантофиллового цикла в Зеа на свету. Поскольку Вио гетерогенен [7, 14], считают, что Зеа образуется из «активного» фонда Вио.

Для того, чтобы определить количество Вио, способного вступать в светозависимые превращения у двух фенотипов *Plantago media*, мы применили ингибитор, блокирующий реакцию образования Вио из Зеа. В интактных листьях растений *Plantago media* на свету в Зеа превращалось около 50 % Вио, а при обработке листьев СА – до 65 %. В присутствии СА в фонде пигментов ВКЦ было больше Зеа, тогда как без СА сохранялся интермедиат Ант. С использованием СА показано, что в утренние часы у теневых растений *Plantago media* не вовлекается во взаимопревращения ВКЦ примерно 22 %, у световых растений – около 17 % общего пула Вио. В полуполуденные часы эти величины составляли 17 и 14 % соответственно. Другими словами, нами показано, что пул активного Вио растений зависит от условий местообитания и изменяется в течение суток.

Заключение

Нами выявлен состав каротиноидов и закономерности функционирования ВКЦ у растений природной флоры бореальной зоны. У всех исследованных видов независимо от жизненной стратегии в составе желтых пигментов преобладали ксантофиллы, преимущественно Лют (70 %), на долю β-кар приходилось 15-20 % суммы каротиноидов. В зимний и ранневесенний периоды хвойные дре-

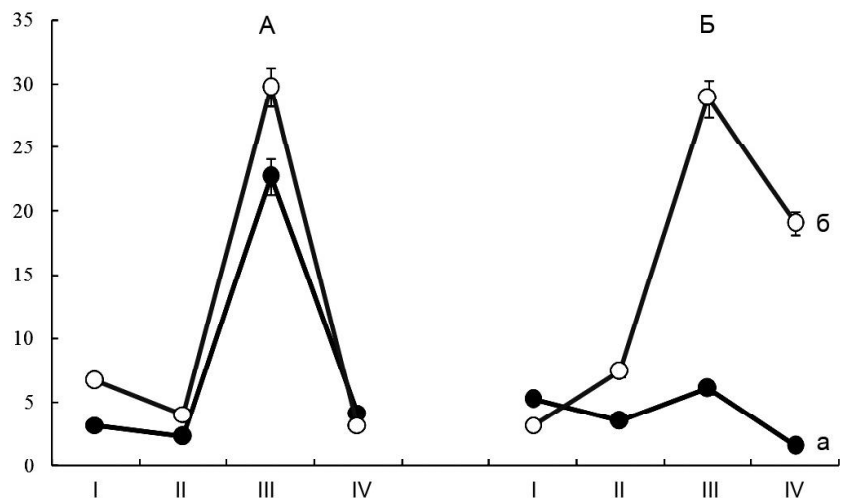


Рис. 3. Состояние деэпоксидации виолаксантина (%; по вертикали) в зимне- (А) и летне-зеленых (Б) листьях теневых (а) и световых (б) растений *Ajuga reptans* L. в контроле (I), экспозиции в течение одного (II) и 18 (IV) часов в темноте и в течение часа на свету (III) при ФАР 2000 мкмоль/(м²с) [3].

весные растения содержали значительные количества Ант и Зеа, что указывает на повышение уровня деэпоксидации пигментов ВКЦ и возрастания роли Зеа-зависимого механизма в защите фотосинтетического аппарата от разрушения.

Выявлены значительные изменения состояния деэпоксидации компонентов ВКЦ у травянистых растений при адаптации к высокой освещенности. У световых фенотипов превращение Вио в Зеа (через Ант) значительно усиливалось при повышении освещенности. Экспериментально доказано, что деэпоксидация может подвергаться в среднем 80 % пула Вио. Доля неактивного пула Вио варьирует в зависимости от условий местообитания. На сильном свете на Зеа приходится до 60 % пигментов ВКЦ. Полученные данные свидетельствуют об экологической роли ВКЦ. Благодаря функционирующей Зеа-зависимого защитного механизма вечнозеленые хвойные бореальной зоны сохраняют ФСА и способность фотосинтезировать после перезимовки, а травянистые растения могут осваивать экотопы с различными световыми условиями. Наши результаты существенно дополняют и расширяют представления о регуляторном влиянии внешних факторов на функционировании ВКЦ растений бореальной зоны.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бухов Н.Г. Динамическая световая регуляция фотосинтеза // Физиология растений, 2004. Т. 51, № 6. С. 825-837.
2. (Головко Т.К.) Функциональная пластичность и устойчивость фотосинтетического аппарата *Plantago media* к фотоингибированию / Т.К. Головко, И.В. Далькэ, И.Г. Захожий, О.В. Дымова, Г.Н. Табленкова // Физиология растений, 2011. Т. 58, № 4. С. 1-12.
3. (Дымова О.В.) Состояние пигментного аппарата зимне- и летнезеленых листьев теневыносливого растения *Ajuga reptans* L. / О.В. Дымова, И. Гриб, Т.К. Головко, К. Стржалка // Физиология растений, 2010. Т. 57, № 6. С. 809-818.
4. Ладыгин В.Г. Современные представления о путях биосинтеза каротиноидов в хлоропластах эукариот // Журн. общ. биол., 2002. Т. 63, № 4. С. 299-325.
5. (Маслова Т.Г.) Особенности пигментного аппарата пластид и фотосинтеза в листьях эфемероидов и летне-вегетирующих растений в связи с проблемой фотоингибирования / Т.Г. Маслова, Н.С. Мамушина, Е.К. Зубкова, О.В. Войцеховская // Физиология растений, 2003. Т. 50, № 1. С. 59-64.
6. (Маслова Т.Г.) Развитие представлений о функционировании виолаксантинового цикла в фотосинтезе / Т.Г. Маслова, И.А. Попова, Г.А. Корнюшенко, О.Я. Королева // Физиология растений, 1996. Т. 43, № 3. С. 437-449.
7. Сапожников Д.И., Корнюшенко Г.А. О гетерогенности виолаксантина в листьях гороха // Физиология растений, 1969. Т. 16, № 6. С. 1038-1041.
8. Стржалка К., Костецка-Гугала А., Латовски Д. Каротиноиды растений и стрессовое воздействие окружающей среды: роль модуляции физических свойств мембран каротиноидами // Физиология растений, 2003. Т. 50, № 2. С. 188-193.
9. Юрина Н.П., Одинцова М.С. Сигнальные системы растений. Пластидные сигналы и их роль в экспрессии ядерных генов // Физиология растений, 2007. Т. 54, № 4. С. 485-498.
10. Яцко Я.Н., Дымова О.В., Головко Т.К. Деэпоксидация пигментов виолаксантинового цикла и тепловая диссипация световой энергии у трех бореальных видов вечнозеленых хвойных растений // Физиология растений, 2011. Т. 58, № 1. С. 1-5.
11. Demmig-Adams B., Adams W.W. Photoprotection and other responses of plants to high light stress // Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 1992. Vol. 43. P. 599-626.
12. Demmig-Adams B., Adams W.W. Composition in sun and shade leaves of plants with different life forms // Plant Cell Environ., 1992. Vol. 15. P. 411-419.
13. (Demmig B.) Photoinhibition and zeaxanthin formation in intact leaves. A possible role of the xanthophyll cycle in the dissipation of excess light / B. Demmig, K. Winter, A. Kruger, F.C. Czygan // Plant Physiol., 1987. Vol. 84. P. 218-224.
14. (Denise P.) Light-induced formation of 13-cis violaxanthin in Leaves of *Hordeum vulgare* / P. Denise, P. Molnar, G. Toth, A. Young // J. Photochem. Photobiol., 1999. Vol. 49. P. 89-95.
15. Eskling M., Arvidsson P.-O., Akerlund H.-E. The xanthophyll cycle, its regulation and components // Physiol. Plant., 1997. Vol. 100. P. 806-816.
16. Gilmore A.M. Mechanistic aspects of xanthophyll cycle-dependent photoprotection in higher plant chloroplasts and leaves // Physiol. Plant., 1997. Vol. 99. P. 197-209.
17. Gilmore A.M., Yamamoto H.Y. Resolution of lutein and zeaxanthin using a non-encapped, lightly carbon loaded C₁₈ high-performance liquid chromatographic column // J. Chromatogr., 1991. Vol. 35. P. 67-78.
18. Gruszecki W.J. Carotenoids in membranes // The photochemistry of carotenoids / Eds. H.A. Frank, A.J. Young, G. Britton, R.G. Cogdell. Amsterdam: Kluwer Acad. Publ., 1999. P. 363-379.
19. (Havaux M.) Photodamage of the photosynthetic apparatus and its dependence on the leaf developmental stage in the npq1 Arabidopsis mutants deficient in the xanthophyll cycle enzyme violaxanthin de-epoxidase / M. Havaux, J.-P. Ponfils, C. Lutz, K.K. Nigoi // Plant Physiol., 2000. Vol. 124. P. 272-284.
20. Jahns P., Latowski D., Strzalka K. Mechanism and regulation of the violaxanthin cycle: the role of antenna proteins and membrane lipids // Biochem. Biophys. Acta., 2009. Vol. 1787. P. 3-14.
21. (Kurasova I.) Characterization of acclimation of *Hordeum vulgare* to high irradiation based on different responses of photosynthetic activity and pigment composition / I. Kurasova I., M. Cajanek, J. Kalina, O. Urban, V. Spunda // Photosynth. Res., 2002. Vol. 72, № 1. P. 71-83.
22. Latowski D., Grzyb J., Strzalka K. The xanthophyll cycle – molecular mechanism and physiological significance // Acta Physiol. Plant., 2004. Vol. 26, № 2. P. 197-212.
23. Rmiki N.-E., Lemoine Y., Schoefs B. Carotenoids and stress in higher plants and algae // Handbook of plant and crop stress / Ed. M. Pessarakli. N.-Y.: Marcel Dekker, 1999. P. 465-482.
24. Ruban A.V., Horton P. The xanthophyll cycle modulates the kinetics of nonphotochemical energy dissipation in isolated light-harvesting complexes, intact chloroplasts, and leaves of spinach // Plant Physiol., 1999. Vol. 119, № 2. P. 531-542.
25. Schindler C., Lichtenthaler H.K. Photosynthetic CO₂-assimilation, chlorophyll fluorescence and zeaxanthin accumulation in field grown maple trees in the course of a sunny and cloudy day // J. Plant. Physiol., 1996. Vol. 148. P. 399-412. ❖

ВКЛАД ЛАБОРАТОРИИ В ИЗУЧЕНИЕ ВОПРОСОВ ДЫХАНИЯ РАСТЕНИЙ

Известно, что биосинтез важнейших соединений в растениях напрямую зависит от потока углерода по дыхательным путям (рис. 1). Ежедневно растения окисляют в дыхании от 30 до 70 % ассимилированного при фотосинтезе углерода [13]. Интермедиаты и энергия, извлекаемая в процессе дыхания, необходимы для роста и поддержания целостности и функциональной активности клеточных структур, специализированных тканей и органов растительного организма. Дыхание тесно взаимодействует с другими функциями и процессами в живой клетке. Являясь центральным звеном метаболизма, дыхание отражает его состояние и участвует в адаптации растений к изменению внутренних и внешних факторов. Дыхание выступает как механизм, ускоряющий эволюцию. Известно, что окисление ДНК активными формами кислорода, образуемыми в процессе дыхания, представляет собой важнейший инструмент природного мутагенеза [34]. Поэтому проблема дыхания с научных позиций привлекает исследователей уже более двух веков. У истоков развития науки о дыхании растений стояли К.В. Шееле (C.W. Scheele, Швеция), Я. Ингенгауз (J. Ingenhousz, Голландия), Н.Т. Соссюр (N.T. Sausure, Швейцария), Ф. Мейен (F.J.F. Meyen, Германия), Л. Гарро (L. Garreau, Франция), И.П. Бородин (Россия), В.И. Палладин (Россия), П.А. Костычев (Россия), О.Г. Варбург (O.H. Warburg, Германия), А.Н. Бах (Россия) и другие известные ученые.

В лаборатории экологической физиологии растений Института биологии систематические исследования дыхания растений ведутся около 40 лет. Они были начаты в рамках комплексных исследований продукционного процесса, основу которого составляют генетически детерминированные процессы роста. По результатам фундаментального изучения физиологии дыхания была предложена концепция дыхания в донорно-акцепторной системе и получены принципиально важные количественные данные о взаимосвязи дыхания с фотосинтезом, ростом и включением углерода в биомассу, определена роль дыхания в продукционном процессе растений [13]. С 1985 г. больше внимания стали уделять значению дыхания в процес-



Е. Гармаш



Т. Головко

сах адаптации и повышению устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды. В целях выявления механизмов регуляции дыхания проведены исследования дыхательных путей и их соотношения в растительной клетке в норме и при стрессе. Важно отметить постоянный интерес и поддержку наших исследований проф. О.А. Семихатовой (БИН РАН), ведущего специалиста в области физиологии и экологии дыхания растений.

Настоящая работа представляет собой обзор основных научных достижений лаборатории в области физиологии дыхания растений.

Для сопоставления метаболической активности проведены измерения скорости дыхания листьев растений культурных и дикорастущих видов [10, 12, 14, 16, 17]. Среди культурных растений, возделываемых в условиях холодного климата, наибольшая дыхательная способность (3.5-5.3 мг CO₂/г ч при 20 °С) отличала бобовые и картофель. Дыхательная активность листьев большинства дикорастущих растений не превышала 3 мг CO₂/г ч. Полученные данные и имеющиеся в литературе сведения показывают, что культурные растения по сравнению с дикорастущими отличаются более высокой дыхательной активностью. Это явилось следствием длительного отбора и селекции сортов, в результате которой культурные растения по своим свойствам отделились от предков. Повышение емкости хозяйственно ценных органов культурных растений сопровождалось увеличением транспорта ассимилятов и необходимых метаболитов, что в свою очередь стимулировало фотосинтетическую функцию и, как следствие, дыхательную активность, связанную с использованием энергии на рост и поддержание функциональной целостности и активности биомассы.

Отличительной особенностью и фундаментальным свойством растительного организма является способность к постоянному росту. В течение всей жизни растения функционируют различные типы меристем, активность которых определяет скорость роста растительного организма и его отдельных частей, а следовательно, и их дыхательную активность. Показано, что онтогенетическая динамика дыхания злаков представляет кривую с максимумом в начале кущения, когда доля меристематических тканей и содержание белка в общей биомассе высокие [13]. У *Rhaponticum carthamoides* максимальные величины дыхания органов наблюдались на второй год жизни растений, что характерно для многолетних видов и связано с активным вегетативным ростом и накоплением биомассы [6].

Установлено, что характер онтогенетического хода дыхания целого растения определяется, главным образом, внутренними факторами и является функцией эпи- и морфогенеза. Поэтому изучение онтогенетического хода дыхания органов дает возможность составить обобщенное представление об основных градиентах и закономерностях дыхательной активности растений на разных этапах их роста и развития. Показано, что онтогенетический ход дыхания органа (как и целого растения) зависит от скорости его роста, а также активности процессов, вовлеченных в выполняемую им функцию. Так, динамика дыхания листьев отражает смену акцепторной функции на донорную. Наибольшую скорость выделения CO₂ (6-8 мг/г ч при 20 °С) имели молодые листья, рост которых осуществлялся в основном за счет импорта ассимилятов [11, 16, 18]. Дыхание снижалось по мере перехода листьев от импорта к экспорту ассимилятов. Дыхание донорных листьев менялось мало и составляло около 2 мг CO₂/г ч. По сравнению с листьями стебли и корни дышат менее интенсивно [8, 10, 25]. Эти органы характеризовала наибольшая интенсивность дыхания в начале роста растений. В течение вегетации скорость выделения CO₂ снижалась у разных видов в 2-5 раз. Специализированные органы запаса (клубни картофеля) дышали значительно менее интенсивно, чем листья, но онтогенетический

Гармаш Елена Владимировна – к.б.н., с.н.с. лаборатории экологической физиологии растений. E-mail: garmash@ib.komisc.ru. Область научных интересов: физиология растений, дыхательные пути, рост, стресс.

ход дыхания клубней был подобен таковому листьев (рис. 2). Полученные данные важны для изучения положения органов в донорно-акцепторной системе растения, связи дыхания с ростом и адаптацией растений к условиям окружающей среды.

Одним из основополагающих аспектов физиологии дыхания является связь этого процесса с содержанием субстрата (неструктурных углеводов) и основного элемента всех важных биомолекул – азота. Изучение зависимости дыхания от углеводов и азота показало, что эти факторы взаимодействуют с дыханием через рост [13, 22, 23]. Улучшение снабжения растений фотосинтатами и азотом способствует росту их массы и, соответственно, усиливает дыхание. Для описания связи дыхания с азотом наиболее «физиологичными» являются гиперболическая и логарифмическая функции (рис. 3). Они показывают, что с увеличением концентрации азота в биомассе выше 25-30 мг/г угол наклона кривой к оси абсцисс значительно уменьшается. Это свидетельствует о стремлении растения к ограничению дыхательной активности при высоких концентрациях азота в биомассе. Скорость выделения CO₂ приближается к нулевому значению при концентрации азота около 10 мг/г сухой массы, что характерно для большинства видов растений как культурной, так и природной флоры [17, 22]. Установлено, что видовая вариабельность дыхания растений Приполярного Урала, где наблюдается дефицит азота в почвах, обусловлена их азотным статусом [17].

Дыхание как процесс, связанный с различными сторонами жизнедеятельности растений, и центральное звено общего метаболизма, зависит от многих факторов среды. Одним из ведущих экологических факторов является температура. Согласно классическим представлениям, усиление дыхания в диапазоне от 0 до 35 °С подчиняется правилу Вант-Гоффа и может быть описано экспоненциальной функцией [25]. Такой характер обусловлен скоростью темновых реакций за счет увеличения активности дыхательных ферментов. Однако на зависимость дыхания от температуры сильно влияет продолжительность экспозиции растительного материала при данной температуре [32, 36]. Поэтому наиболее информативным показателем, характеризующим отношение интенсивности дыхания к температуре, является критическая температура (КТ, наименьшая из супероптимальных температур, при которой скорость выделения CO₂ за час действия уменьшается примерно на 30 %). Для большинства видов умеренной зоны КТ лежит в пределах 40-45 °С, у растений жарких пустынь достигает 50-55 °С [26, 31]. Характер температурных кривых дыхания четко отражает ботанико-географическую приуроченность растений и позволяет выявить их важные свойства: лабильность метаболизма и связанные с ней адаптационные возможности вида. Температурные зависимости дыхания культурных растений на Севере показали, что КТ находится в пределах 40-45 °С [14, 15]. При более высокой температуре в поглощении O₂

листьями растений (лисохвост, мятлики, клевер) помимо митохондриальных участвовали и ферменты полифенолоксидазной системы, о чем свидетельствовало побурение листьев. Определение температурного хода дыхания видов *Rhaponticum carthamoides* и *Rhodiola rosea*, имеющих ценное лекарственное значение и выращиваемых в культуре в условиях средней подзоны тайги, позволило выявить адаптированность метаболизма растений к температурным условиям местообитания [6, 21]: КТ их дыхания соответствовала 40-42 °С и была близка к КТ видов бореальной и субарктической зон (рис. 4).

Стрессовые условия, подавляя общую метаболическую активность и рост, могут усиливать дыхание для целей репарации повреждения и поддержания функциональной целостности. В эпоху глобального экологического кризиса проблема загрязнения окружающей среды ксенобиотиками становится все более актуальной. Наиболее опасными загрязнителями среды являются фосфорорганические соединения и тяжелые металлы. Нами впервые показано, что в умеренных количествах высокотоксичные соли ртути и метилфосфоновая кислота (МФК) не изменяли или увеличивали дыхательную активность. Несмотря на торможение роста, интенсивность дыхания корней кормовых и овощных культур при загрязнении почвы ртутью была выше по сравнению с контрольными на 20-40 % [32]. Одновременно наблюдали активацию ферментов, осуществляющих детоксикацию активных форм кислорода и органических перекисей в корнях растений. В экспериментах с многолетним корневищным растением двукошачником тростниковидным показано, что при обработке надземной части МФК в концентрации 0.01 и 0.1 М интенсивность дыхания и тепловыделения в листьях повышалась в 1.3 раза по сравнению с контролем [28]. Установлено, что высокие концентрации тяжелых металлов, как правило, подавляют дыхание из-за инактивации основных дыхательных ферментов [4]. Полученные данные указывают на необходимость использования показателей дыхания при оценке устойчивости растений к стрессу.

Разделение дыхания на функциональные составляющие (дыхание роста и дыхание поддержания), позволяющее рассчитать дыхательную цену всех основных компонентов биомассы и эффективность роста (Y_g), является

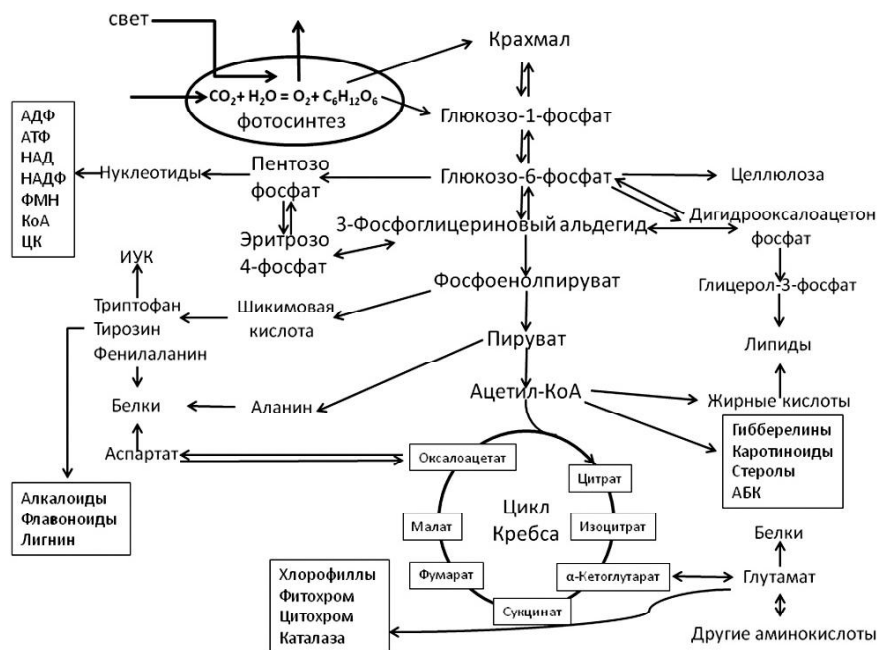


Рис. 1. Дыхание – ключевое звено клеточного метаболизма.

ся неотъемлемой частью построения моделей продукционного процесса и прогнозирования продуктивности растений [37, 47, 48]. Дыхание роста отражает количество субстрата, связанного с новообразованием структурной биомассы. Дыхание поддержания включает дыхательные затраты на поглощение ионов, экспорт и транспорт веществ, ресинтез белковых и других обновляющихся структур и т.д. Величина дыхания роста, а следовательно и Y_g , зависит от состава синтезируемой биомассы и варьирует в пределах 0.6-0.8 г/г. Это соответствует потреблению на дыхание, связанное с синтезом 1 г биомассы, в среднем 0.3-0.4 г глюкозы и выделению 480-630 мг CO_2 [13]. Основная часть данных, полученных для репродуктивных органов злаков и бобовых [13], находится в близком соответствии с этой величиной Y_g . Клубни картофеля имели более низкую, чем теоретическая, величину коэффициента дыхания роста. Дыхание поддержания, в сильной степени зависящее от скорости роста и условий выращивания [43, 44], у культурных растений Севера чаще всего превышало минимальную теоретическую величину (0.02-0.04 г/г сут.), что связано с усилением энергетических затрат на поддержание в неблагоприятных условиях холодного климата.

Классические представления о донорно-акцепторной системе (ДАС) растений сложились в 1970-е годы как

результат исследования взаимодействия органов, производящих и потребляющих ассимиляты [27, 29, 50]. В литературе достаточно полно освещены вопросы фотосинтетического обеспечения роста и морфогенеза, обуславливающие последовательную смену донорно-акцепторных связей в растении [29]. Нами были теоретически обоснованы подходы и выполнены исследования, результаты которых позволяют заключить, что дыхание является фундаментальной функциональной характеристикой ДАС растений и участвует в формировании донорно-акцепторных отношений [8, 9]. Обусловленная морфогенетически смена донорно-акцепторных отношений вызывает закономерные функциональные изменения, выражающиеся в согласовании на новом уровне дыхания с фотосинтезом и ростом. Характер онтогенетических изменений соотношения дыхания и фотосинтеза и величина данного показателя у растений, отличающихся по морфологической организации донорно-акцепторной системы, обусловлены разными факторами [13]. У однолетних трав они определяются затратами на поддержание фотосинтетического аппарата и снижением ассимиляции вследствие взаимозатенения и старения листьев, у многолетних трав – дыхательной ценой мощной корневой системы. У растений, формирующих специализированные органы запасаения, ведущим фактором является увеличе-

ние доли продуктов фотосинтеза, направляемых в запас.

В среднем за сутки в дыхании целого растения окисляется 40-60 % ассимилированного в процессе фотосинтеза углерода. В годичном цикле доля дыхания может достигать 80 % гроссфотосинтеза (R/Pg) [13]. Величина R/Pg имеет тенденцию к увеличению не только с возрастом растений, но и в неблагоприятных условиях среды за счет повышения дыхательных затрат и/или подавления фотосинтетической функции. Показано, что R/Pg не только отражает соотношение составляющих углеродного баланса и направленности метаболизма, но и может служить сигналом для включения механизмов адаптивных перестроек, обеспечивающих максимально возможную в конкретных условиях эффективность роста. Так, в опытах с *Rhaponticum carthamoides* путем изменения условий роста выявлены адаптивные реакции растений, направленные на сохранение постоянства R/Pg и обеспечивающие успешное произрастание этого интродукта в условиях средней подзоны тайги европейского Северо-Востока [20]. При умеренном затенении растения адаптировались за счет сохранения продуктивности фотосинтеза и снижения дыхательной способности органов, при сильном затенении и сокращении фотопериода – за счет уменьшения массы.

В опытах с добавками минерального азота показано, что оптимальная для роста *Rhaponticum carthamoides* концентрация азота в биомассе со-

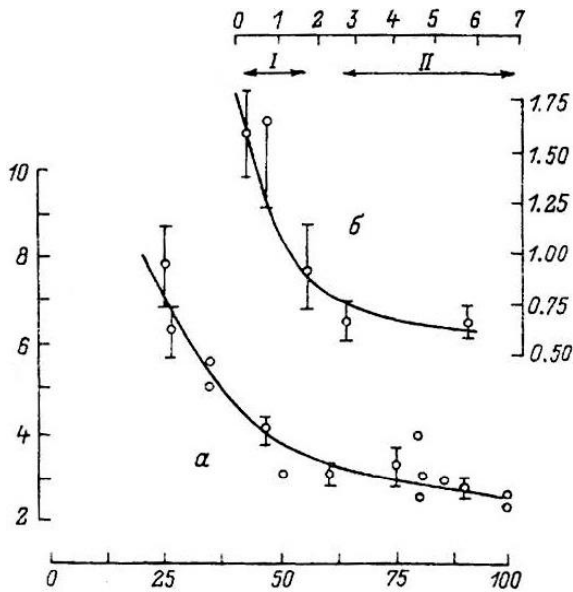


Рис. 2. Изменение дыхательной способности листьев (а) и клубней (б) по мере их роста [13]. Стрелками I и II обозначены фазы импорта и экспорта ассимилятов соответственно.

По оси абсцисс: а – доля площади листа в процессе его роста, %; б – диаметр клубня, см.

По оси ординат: скорость выделения CO_2 , мг/г сухой массы ч.

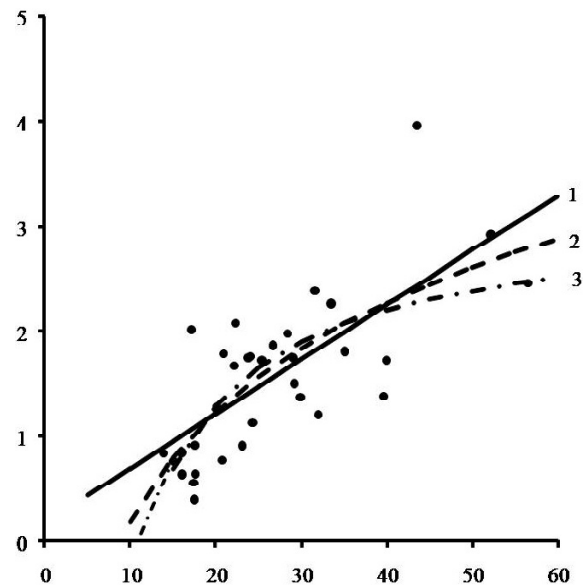


Рис. 3. Дыхание (мг CO_2 /г сухой массы ч) листьев растений Приполярного Урала как функция концентрации азота (мг/г сухой биомассы; по оси абсцисс): результаты аппроксимации экспериментальных данных линейной (1), гиперболической (2) и логарифмической (3) функциями [16].

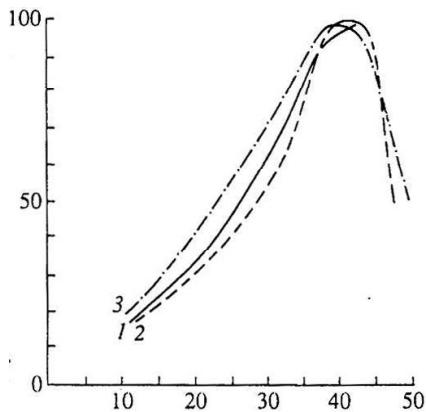


Рис. 4. Кривые температурной зависимости дыхания листьев *Rhaponticum carthamoides* второго года жизни (1) и растений бореальной (2) и субарктической (3) зон [5].

По оси абсцисс – температура, °С.

По оси ординат – доля максимальной величины дыхания в оптимуме, %.

ставляет 25-30 мг/г. При концентрации свыше 30 мг/г отмечали возрастание R/Pg, что можно рассматривать как признак неэффективности высоких доз азота [20]. Стремление растений в неблагоприятных условиях поддерживать величину R/Pg выявлено в контролируемом эксперименте при изучении влияния температурного режима на рост и другие морфофизиологические показатели растений ячменя (*Hordeum distichum* L., сорт Андрей) в зависимости от уровня минерального питания [2]. При понижении температуры (13/8 °С – день/ночь), но в пределах температурного оптимума роста, растения были не способны усваивать минеральные элементы при относительной скорости их добавки, близкой к максимально возможной, из-за снижения продуктивности азота и продуктивности фотосинтеза (рис. 5). Хотя соотношение дыхания иgrossфотосинтеза значительно сократилось за

счет уменьшения дыхательной способности, относительная скорость роста растений уменьшилась вдвое. Таким образом, поддержание R/Pg в зависимости от силы действия фактора и степени толерантности растения может быть достигнуто на функциональном уровне, а когда резервов физиологической пластичности недостаточно для сохранения определенного соотношения процессов, то и на структурно-функциональном.

Вопросы взаимосвязи растений в растительном сообществе на уровне структурной организации изучает фитоценология [30, 35]. Основные признаки фитоценозов (взаимное влияние растений и взаимодействие со средой) свойственны не только совокупности природных растений, но и посевам культурных растений, которые являются агрофитоценозами. Конкуренция растений в агрофитоценозе за основные ресурсы питания (свет, воду, минеральные элементы, углекислый газ и кислород) во многом зависит от плотности ценоза. На основе комплексного физиолого-биохимического исследования райграса однолетнего (*Lolium multiflorum* Lam., сорт Московский-74) в ценозах разной плотности установлены закономерности изменения составляющих продукционного процесса, в том числе дыхания, под влиянием ценотического взаимодействия [19, 23]. Чем выше плотность ценоза, тем раньше проявляется эффект ценотического взаимодействия и сильнее возрастает величина соотношения дыхания и фотосинтеза. Степень изменения данной величины может служить мерой силы ценотического взаимодействия. Таким образом, накопленные ценозами разной плотности одинаковой конечной биомассы связано

в основном с увеличением дыхательных затрат на поддержание биомассы и соотношения дыхания и grossфотосинтеза при загущении посевов. Полученные данные носят фундаментальный характер, их следует учитывать при определении оптимальной густоты стояния растений и формировании высокопродуктивных агрофитоценозов.

Рассмотренные выше вопросы в основном касаются изучения физиологии дыхания на тканевом, органном, организменном и ценотическом уровнях. В настоящее время в лаборатории все больше внимания уделяют клеточному и субклеточному уровням организации дыхательного процесса. Это направление представляет интерес в связи с изучением физиолого-биохимических механизмов ответных реакций растений на изменение условий среды, связанных с вовлечением и/или переключением альтернативных метаболических путей. В растительных митохондриях, в отличие от животных, перенос электронов в электрон-транспортной цепи (ЭТЦ) с пула убихинона на O₂ возможен по основному (цитохромному) и энергетически малоэффективному альтернативному (цианидрезистентному) пути (АП) через альтернативную оксидазу (АОХ) [50]. Вопрос о роли АП в растениях до сих пор является предметом дискуссий.

Наши исследования АП начались в то время, когда была точно доказана лишь одна функция альтернативного дыхания – его участие в термогенезе тканей цветка некоторых ароидных [45]. Объяснение роли АП в нетермогенных тканях было предложено в 1982 г. голландским ученым Н. Lambers [41] (см. фото). Согласно сформулированной им гипотезе «сверхтока» («energy overflow»), при насыщении цитохромного пути АП работает как «выхлопной клапан», через который «сжигается» избыток углеводов, который клетка не в состоянии эффективно использовать. Однако позже стало известно, что цитохромный и альтернативный пути дыхания конкурируют за электроны [38]. Кроме того, появились экспериментальные данные, ставящие под сомнение эту гипотезу. В частности, нами при изучении вовлечения альтернативного пути дыхания в листьях многолетних растений *Rhodila rosea* и *Ajuga reptans* было показано, что высокая обеспеченность дыхательным субстратом (углеводами) является важным, но не единственным условием для активации АОХ [7]. В настоящее время счи-



Е.В. Гармаш, Х. Лабмерс, Т.К. Головки (слева направо) на XIV конгрессе Федерации европейских обществ биологов растений (FESPB) в Кракове. 2004 г.

тается, что АП участвует в поддержании дыхательного метаболизма углерода [7, 39], окислительно-восстановительного баланса в ЭТЦ [46], снижении формирования активных форм кислорода (АФК) [42], особенно при стрессе.

Гипотеза «сверхпотока» не потеряла своего значения, а несколько трансформировалась: АП участвует в поддержании баланса между углеводным метаболизмом и скоростью электронного транспорта, контролирует соотношение АТФ/АДФ за счет быстрого окисления НАДН без образования АТФ [50]. При этом цикл Кребса продолжает функционировать. Такая ситуация может быть целесообразна для растений в период активного роста, когда они больше нуждаются в метаболитах для синтезов *de novo*, чем в АТФ. Нами показано, что скорость дыхания и подавление дыхания в присутствии специфического ингибитора АОХ были выше в корнях и листьях быстро растущих растений ячменя, чем у растений с низкой скоростью роста [5]. При этом установлено, что скорость роста растений, а не их углеводный статус, контролирует вовлечение энергетически малоэффективного АП в зависимости от изменения условий выращивания в пределах физиологической нормы. На роль АП в защите клетки от окислительного стресса указывает множество работ [1]. Активация АОХ приводит к снижению степени восстановленности пула убихинонов за счет быстрого сброса электронов на кислород с образованием воды. Стимуляция АП отмечена при действии неблагоприятных факторов среды, которые могут вызвать окислительный стресс в клетке. В других работах не выявлено активации АОХ в ответ на действие факторов, в частности, низкой температуры.

Мы предположили, что степень вовлечения АП и его физиологическая роль в ответ на изменение факторов зависят, в первую очередь, от силы и продолжительности действия фактора, устойчивости организма и его функционального состояния. В экспериментах с холодостойкими сортами (Андрей и Новичок) ячменя, длительно адаптированными к двум температурным режимам выращивания – 13/8 и 21/17 °С (день/ночь), показано, что при пониженной температуре дыхание осуществлялось без заметного участия АП [5]. Отсутствие чувствительности к ингибитору АОХ у холодостойкого сорта ячменя, выращиваемого при более низкой (но в пределах тем-

пературного оптимума роста) температуре, скорее всего, обусловлено необходимостью сохранения максимальной энергетической эффективности дыхания для поддержания процессов жизнедеятельности. В другом эксперименте изучали влияние кадмия на соотношение дыхательных путей в органах ячменя сорта Новичок при этих же температурных режимах [4]. Установлено, что кадмий в высоких концентрациях оказывает сильное влияние на скорость дыхания и соотношение дыхательных путей. Наибольшую долю АП (46 % общего дыхания) и активность пероксидации липидов имели корни растений под действием высокой концентрации кадмия (100 мкМ) в условиях пониженной температуры. Сделано заключение о том, что активация АП является одним из механизмов поддержания гомеостаза подверженных кадмиевому стрессу клеток корней.

В зеленых тканях растений фотосинтез и дыхание протекают в одной клетке. Однако долгое время процессы фотосинтеза и дыхания изучали автономно, и вопрос об их взаимодействии в фотосинтезирующей клетке остается до сих пор наименее выясненным. Нами исследовано вовлечение АП в дыхание листа пшеницы в процессе зеленения [40]. В этиолированных проростках дыхание осуществлялось, главным образом, по цитохромному пути. Свет индуцировал вовлечение АП, доля которого в течение суток после начала освещения возрастала до 50 % общего дыхания (рис. 6). В этот период зеленение сопровождалось увеличением пространственной зависимости расположения митохондрий в зоне нахождения хлоропластов, что указывает на наличие обмена метаболитами между органеллами. Полученные данные свидетельствуют, что митохондрии играют важную роль в формировании фотосинтетического аппарата. В быстро растущих клетках мезофилла на свету цитохромное дыхание может быть источником АТФ в развивающиеся хлоропласты, а АП – препятствовать перевосстановлению митохондриальной ЭТЦ в период, когда дыхание резко возрастает.

Таким образом, полученные нами результаты вносят значительный вклад в понимание физиоло-

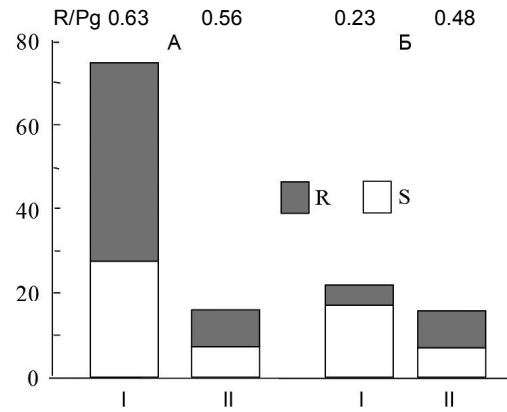


Рис. 5. Затраты ассимилированного субстрата на дыхание (R) и прирост биомассы (S) растениями ячменя в зависимости от обеспеченности минеральным питанием (R_к) при разных температурных режимах (Т) в период steady-state роста, (мг/растение сут.)

Условные обозначения: R_к – 0.22 (I) и 0.05 (II) г/г сут.; Т – 21/17 (А) и 13/3 (Б) °С (день/ночь); R/Pg – соотношение дыхания иgrossфотосинтеза.

гии дыхания растений. Дыхание как неотъемлемое свойство и фундаментальная основа жизни осуществляется во всех живых клетках, тесно взаимодействуя с другими функциями и процессами. Наиболее полно к настоящему времени освещены вопросы регуляции дыхания на уровне целого растения. Значительный вклад в эту проблему внесли представления о роли дыхания в донорно-акцепторной системе растения, в основе которых лежит концепция функциональных составляющих дыхания и количественные определения дыхательной цены роста и поддержания. Показано, что в среднем за сутки в дыхании целого растения окисляется 40-60 % ассимилированного в процессе фотосинтеза углерода. Степень изменения соотношения дыхания и grossфотосинтеза может служить показателем силы неблагоприятного воздействия на растительный организм. Залогом успешной адаптации растений является поддержание величины R/Pg на

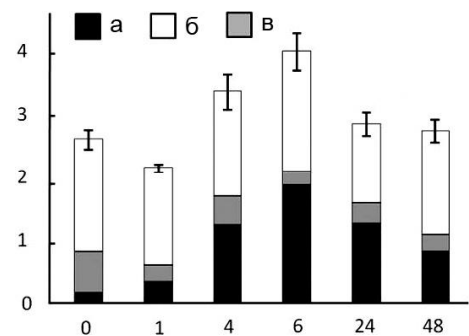


Рис. 6. Активность альтернативного (а), цитохромного (б) и остаточного (в) дыхания листьев пшеницы (*Triticum aestivum* L., сорт Иргина) в процессе зеленения [1].

По оси абсцисс – время на свету, ч. По оси ординат – поглощение O₂, мл/г ч.

уровне, достаточном для обеспечения максимально возможной в данных условиях эффективности роста.

Дыхание как биохимический процесс в сильной степени зависит от внешних факторов. Дыхательная способность может быть использована как индикатор функционального состояния растения в условиях прессинга природных и техногенных факторов. Несмотря на то, что уже расшифрованы все пути дыхательного метаболизма, вопросы активации альтернативных путей в клетке остаются не до конца изученными. Роль энергетически малоэффективного АП более или менее понятна. АОХ участвует в поддержании окислительно-восстановительного баланса клетки и предотвращении образования АФК, особенно при стрессе. Однако не совсем ясными являются механизмы регуляции активности и вовлечения АП *in vivo*. Мы обратили внимание на то, что дыхание и соотношение дыхательных путей в растениях варьирует в зависимости от объекта, его функционального состояния, продолжительности и силы действия внешних факторов, устойчивости к ним растительного организма. Идея многофункциональности АП нашла подтверждение в наших экспериментах.

В заключение следует сказать, что проблема дыхания растений сейчас находится на новом витке своего развития. В эпоху климатических изменений показана целесообразность использования показателей дыхательного метаболизма для комплексной оценки состояния растения и окружающей среды. В центре особого внимания стоят вопросы регуляции дыхания и соотношения дыхательных путей на разных уровнях организации растительного организма. Углубление знаний по физиологии дыхания позволит адекватно прогнозировать возможные изменения в составе растительного покрова биомов, управлять продукционным процессом, а также контролировать жизнедеятельность клетки как универсальной единицы всего живого. Надеемся внести свою лепту в поток этой важной информации.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гармаш Е.В. Альтернативный путь дыхания в растениях: регуляция и функции // Изв. Коми НЦ УрО РАН, 2010. № 3. С. 26-31.
2. Гармаш Е.В. Зависимость роста растений ячменя от уровня минерального питания контролируется температурным режимом // Физиология растений, 2005. Т. 52, № 3. С. 384-391.

3. (Гармаш Е.В.) Engagement of alternative respiration in spring wheat seedlings during greening / E.V. Gar-mash, J. Kozlova, S. Plyusnina et al. // Acta Biol. Cracoviensia, 2009. Vol. 51. P. 43. – (Suppl. 2: Proc. 4th Conf. Polish Soc. Exp. Plant Biol.; Cracow, Poland, 21-25 September 2009).

4. Гармаш Е.В., Головки Т.К. Влияние кадмия на рост и дыхание ячменя при двух температурных режимах выращивания // Физиология растений, 2009. Т. 56, № 3. С. 382-387.

5. Гармаш Е.В., Головки Т.К. Влияние скорости роста ячменя, выращиваемого при разных температуре и обеспеченности минеральным питанием, на активность альтернативного пути дыхания растений // Физиология и биохимия культурных растений, 2011. Т. 4. С. 1-9.

6. Гармаш Е.В., Головки Т.К. CO₂-газообмен и рост *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin в условиях средней подзоны тайги европейского Северо-Востока. 1. Зависимость фотосинтеза и дыхания от внешних факторов // Физиология растений, 1997. Т. 44, № 6. С. 854-863.

7. Головки Т.К., Пыстина Н.В. Альтернативный путь дыхания в листьях *Rhodiola rosea* L. и *Ajuga reptans* L.: возможная физиологическая роль // Физиология растений, 2001. Т. 48, № 6. С. 846-853.

8. Головки Т.К. Дыхание в донорно-акцепторной системе растений // Физиология растений, 1998. Т. 45, № 4. С. 632-640.

9. Головки Т.К. Дыхание в донорно-акцепторной системе растений: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1993. 35 с.

10. Головки Т.К. Дыхание и продуктивность клевера красного, овса и картофеля // Физиология и биохимия культурных растений, 1987. Т. 19, № 4. С. 332-342.

11. Головки Т.К. Дыхание и продуктивность овса // Физиолого-биохимические аспекты продуктивности овса в условиях Коми АССР. Сыктывкар, 1985. С. 41-57 – (Тр. Коми фил. АН СССР; № 75).

12. Головки Т.К. Дыхание клевера красного в условиях центральной зоны Коми АССР // Биологические исследования на северо-востоке европейской части СССР. Сыктывкар, 1975. С. 90-95.

13. Головки Т.К. Дыхание растений (физиологические аспекты). СПб.: Наука, 1999. 204 с.

14. Головки Т.К. Дыхание растений // Физиология и биохимия многолетних трав на Севере. Л.: Наука, 1982. С. 54-70.

15. Головки Т.К. Критическая температура дыхания листьев клевера // Экология, 1978. № 6. С. 79-81.

16. Головки Т.К. Онтогенетические изменения дыхания в связи с продуктивностью картофеля // Физиологичес-

кие основы продуктивности картофеля в Коми АССР. Сыктывкар, 1984. С. 50-61. – (Тр. Коми фил. АН СССР; № 64).

17. (Головки Т.К.) Дыхание растений Приполярья Урала / Т.К. Головки, И.В. Далькэ, Г.Н. Табаленкова, Е.В. Гармаш // Бот. журн., 2009. Т. 94, № 8. С. 1216-1226.

18. (Головки Т.К.) Рост, CO₂-газообмен и белковый обмен листьев в онтогенезе картофеля / Т.К. Головки, Е.В. Некучаева, Г.Н. Табаленкова, В.М. Швецова // Физиология картофеля. Свердловск, 1985. С. 109-117.

19. (Головки Т.К.) Физиология продуктивности райграсса однолетнего / Т.К. Головки, С.В. Куренкова, Г.Н. Табаленкова и др. Сыктывкар, 1992. 127 с.

20. Головки Т.К., Гармаш Е.В. CO₂-газообмен и рост *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin в условиях подзоны средней тайги европейского Северо-Востока. 2. Соотношение фотосинтеза и дыхания как показатель продуктивности и адаптивных реакций растений // Физиология растений, 1997. Т. 44, № 6. С. 864-872.

21. (Головки Т.К.) Толстянковые в холодном климате (биология, экология, физиология) / Т.К. Головки, И.В. Далькэ, Д.С. Бачаров, Т.В. Бабак, И.Г. Захожий. СПб.: Наука, 2007. 205 с.

22. Головки Т.К., Добрых Е.В. Связь дыхания с содержанием азота в биомассе райграсса однолетнего // Физиология растений, 1993. Т. 40, вып. 2. С. 61-65.

23. Головки Т.К., Лавриненко О.В. Влияние плотности популяции райграсса однолетнего на листовую поверхность и продукционный процесс // Физиология растений, 1994. Т. 38, вып. 4. С. 693-699.

24. Головки Т.К., Табаленкова Г.Н. Использование ассимилятов для роста и дыхания в растения *Lolium multiflorum* Lam. // Физиология растений, 1994. Т. 45, № 5. С. 713-719.

25. Джеймс В. Дыхание растений. М., 1956. 439 с.

26. (Иванова Т.И.) Влияние температуры на дыхание растений естественных экосистем различных ботанико-географических зон / Т.И. Иванова, О.А. Семихатова, О.С. Юдина, Г.Д. Лейна // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л., 1989. С. 140-163.

27. Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растении. М., 1976. 646 с.

28. Маслова С.П., Гармаш Е.В., Огородникова С.Ю. Реакция растения двукисточника тростниковидного (*Phalaroides arundinaceae*) на фосфорорганический ксенобиотик – метилфосфоновую кислоту // Агрохимия, 2010. № 1. С. 73-78.

29. Мокронос А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981. 196 с.

30. Работнов Т.А. Фитоценология. М., 1992. 350 с.

31. Семихатова О.А., Алексеева Л.Н. Некоторые итоги изучения дыхания пустынных растений // Экология, 1979. № 3. С. 13-22.
32. Семихатова О.А., Денько Е.И. О воздействии температуры на дыхание листьев растений // Труды Ботанического института им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. 4, 1960. Вып. 14. С. 113-137.
33. (Скугорева С.Г.) Фитотоксичность фосфорорганических соединений и ртути / С.Г. Скугорева, С.Ю. Огородникова, Т.К. Головки, Т.Я. Ашихмина / Под ред. Т.К. Головки. Екатеринбург, 2008. 153 с.
34. Скулачев В.П. Эволюция, митохондрии и кислород // Соросовский образовательный журн., 1999. № 9. С. 1-7.
35. Сукачев В.Н. Основы лесной типологии и биоценологии. Л., 1972. Т. 1. 419 с.
36. Юдина О.С., Леина Г.Д., Березин Б.В. Температурная зависимость дыхания некоторых сортов яровой пшеницы среднего Поволжья // Физиология и биохимия культурных растений, 1983. Т. 15, № 4. С. 315-321.
37. Amthor J.S. The McCree-de Wit-Penning de Vries-Thornley respiration paradigms: 30 years later // Ann. Bot., 2000. Vol. 86. P. 1-20.
38. (Day D.A.) The cyanide-resistant oxidase: to inhibit or not inhibit, that is the question / D.A. Day, K. Krab, H. Lambers et al. // Plant Physiol., 1996. Vol. 110, № 1. P. 1-2.
39. (Florez-Sarasa I.D.) Contribution of the cytochrome and alternative pathways to growth respiration and maintenance respiration in *Arabidopsis thaliana* / I.D. Florez-Sarasa, T.J. Bouma, H. Medrano et al. // Physiol. Plant., 2007. Vol. 129, № 1. P. 143–151.
40. Lambers H. Cyanide-resistant respiration: a non-phosphorylating electron transport pathway acting as an energy overflow // Physiol. Plant., 1982. Vol. 55, № 4. P. 478-485.
41. Maxwell D.P., Nickels R., McIntosh L. Evidence of mitochondrial involvement in the transduction of signals required for the induction of genes associated with pathogen attack and senescence // Plant J., 2002. Vol. 29. P. 269-279.
42. McCree K.J. Maintenance requirements of white clover at high and low growth rate // Crop Sci., 1982. Vol. 22, № 2. P. 345-351.
43. McCree K.J. Whole-plant carbon balance during osmotic adjustment to drought and salinity stress // Austral. J. Plant Physiol., 1986. Vol. 13, № 1. P. 33-44.
44. Meeuse B.J.D. Thermogenic respiration in aroids // Ann. Rev. Plant Physiol., 1975. Vol. 26. P. 117-126.
45. Millenaar F.F., Lambers H. The Alternative oxidase: in vivo regulation and function // Plant Biol., 2003. Vol. 5. P. 2-15.
46. Penning de Vries F.W.T. Respiration and growth // Crop processes in controlled environments. N.-Y., 1972. P. 327-346.
47. Penning de Vries F.W.T. The cost of maintenance processes in plant cells // Ann. Bot., 1975. Vol. 39, № 1. P. 77-92.
48. Taiz L., Zeiger E. Plant physiology. Sunderland (USA), 2002. 690 p.
49. Vanlerberghe G.C., McIntosh L. Alternative oxidase: from gene to function // Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 1997. Vol. 48. P. 703-734.
50. Warren W.J. Control of crop processes // Crop processes in controlled environment. N.-Y., 1972. P. 7-30. ❖

ДЫХАНИЕ ЛИСТЬЕВ И ВОВЛЕЧЕНИЕ АЛЬТЕРНАТИВНОГО ПУТИ В СВЯЗИ С РОСТОМ И ФЕНОЛОГИЧЕСКОЙ СТРАТЕГИЕЙ РАСТЕНИЙ

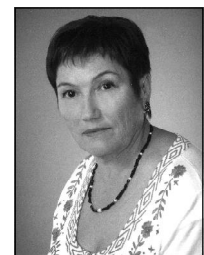
Среди органов растения лист занимает особое положение как специализированный орган фотосинтеза. Он обеспечивает метаболитами другие органы и играет важную роль в энергетическом обмене целого растения. Энергетический баланс листа определяется интенсивностью и согласованностью двух одновременно протекающих процессов – фотосинтеза и дыхания. Около 40 % световой энергии, запасенной зеленым листом в химических связях конечных продуктов фотосинтеза, извлекается в процессе дыхания и используется на рост и поддержание целостности клеточных структур и их функциональной активности [3]. Хорошо известно, что дыхание снижается с возрастом листа, что связано с уменьшением в нем доли меристематически активной ткани и, в целом, замедлением скорости роста. Представления о возрастных изменениях соотношения дыхательных путей окончательно не сформированы. Дополнительно к основному транспорту электронов через цитохромоксидазу (ЦП) в митохондриальной электрон-транспортной цепи (ЭТЦ) растений функционирует нефосфорилирующий альтернативный путь (АП) через цианидустойчивую альтернативную оксидазу [15]. Считается, что АП участвует в поддержании окислительно-восстановительного баланса в ЭТЦ [11], препятствуя формированию активных форм кислорода (АФК) [10]. Активация АП также может служить эффективным способом диссипации энергии и защиты клетки от опасного избытка энергии [13].



Е. Гармаш



Р. Малышев



Т. Головки

Полагают, что возрастной ход дыхания листа определяется преимущественно снижением способности ЦП и увеличением доли АП [8, 14]. С другой стороны, молодые листья зимне-зеленых растений в ранневесенний период их отрастания отличались более высокой активностью и долей АП в дыхании по сравнению со зрелыми листьями летнего периода [2]. Показано также, что изменения активности митохондриальных оксидаз возможны и у зрелого листа в ходе онтогенеза целого растения [5]. Противоречивость данных, по-видимому, связана с разной жизненной формой и стратегией развития растения. Мы полагаем, что соотношение дыхательных путей в листе в значительной степени зависит от его фенологической стратегии. Фенологическая стратегия листа характеризует его сезонную динамику функционирования как важного фотосинтетического органа и источника углерода в системе целого растения [4, 9].

Целью данной работы было выявить возрастные изменения дыхательной активности и соотношения дыхательных путей листа двух видов злаков с разной фенологической стратегией.

Объекты и методы исследований

Растения яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L., сорт Иргина) и озимой ржи (*Secale cereale* L., сорт Вятка 2) выращивали в полевых условиях на делянках площадью 6 м² вблизи г. Сыктывкар (61°40' с.ш.). В работе использовали растения, находящиеся в вегетативной фазе развития. Все измерения на яровой пшенице выполнены в конце июня–начале июля, на озимой ржи – в конце сентября. Скорость дыхания оценивали по поглощению O₂ манометрическим методом при 20 °С. Активность терминальных оксидаз определяли с помощью специфических ингибиторов: 25 мМ раствора салицилгидроксамовой кислоты (SHAM, «Lancaster», США) и 5 мМ NaNO₃ («ДиаэМ», Украина) для АОХ и цитохромоксидазы соответственно, остаточное дыхание – в присутствии обоих ингибиторов. Скорость теплопродукции (q) листьев измеряли при 20 °С в дифференциальном сканирующем микрокалореспиromетре, работающем в изотермическом режиме (Биотест 2, Россия). Приведены средние арифметические значения со стандартной ошибкой.

Результаты и их обсуждение

В период проведения эксперимента (конец июня–начало июля) растения пшеницы находились на втором этапе органогенеза, связанном с фенофазой третьего листа, и накапливали биомассу с относительной скоростью (ОСР), равной около 0.3 г/г в сутки. Растения озимой ржи в конце сентября также на-

ходились на втором этапе органогенеза, когда происходит формирование вегетативной массы растения (узлов с листовыми зачатками и междоузлий) и подготовка к зиме. В период третьей декады сентября средняя температура составляла 5.4 °С, ночью наблюдали заморозки до -1 °С (по данным Агрометеорологического бюллетеня по Республике Коми, 2008. № 21).

Растения пшеницы дышали в 1.5 раза интенсивнее растений ржи (рис. 1). Это свидетельствует об общем торможении метаболизма ржи в период подготовки к перезимовке. При этом возрастная динамика дыхательной активности листа пшеницы и ржи была схожей. Молодые листья площадью не более 10-15 % конечной величины поглощали O₂ в 1.5 раза активнее, чем зрелые завершившие рост листья. Доля АП в дыхании молодых листьев составляла 40 % общего дыхания. Вклад АП в дыхание зрелых листьев зависел от вида растения: у пшеницы был на 20 % выше, а у ржи несколько (на 10 %) ниже по сравнению с молодыми листьями (рис. 1). Превалирование АП в дыхании зрелых листьев пшеницы согласуются с современными представлениями о возрастных изменениях соотношения дыхательных путей. По мере того, как скорость роста снижается, интенсивность дыхания падает за счет снижения активности цитохромного пути как компонента дыхания роста. А альтернативное дыхание скорее связано с дыханием поддержания [8, 14]. Об этом свидетельствуют величины коэффициентов дыхания роста и поддержания, рассчитанные на основе уравнений линейных регрессий, описывающих связь между ОСР листа и активностью цитохромного и альтернативного пути дыхания (рис. 2). Показано, что активность ЦП более тесно связана с изменениями ОСР, чем активность АП.

Усиление дыхания цитохромного типа в зрелых листьях ржи скорее обусловлено необходимостью сохранения максимальной энергетической эффективности дыхания для реализации энергозависимых процессов адаптации к пониженным температурам. Обнаружено, что зрелые листья как источники ассимилятов и стебли как проводящие органы имели абсолютно (около 40 мг/г сухой массы) и относительно высокое содержание растворимых дисахаридов (80 % суммы всех углеводов) как криопротекторных веществ и транспортной формы углеводов. Подобная направленность изменения соотношения дыхательных путей обнаружена нами в контроли-

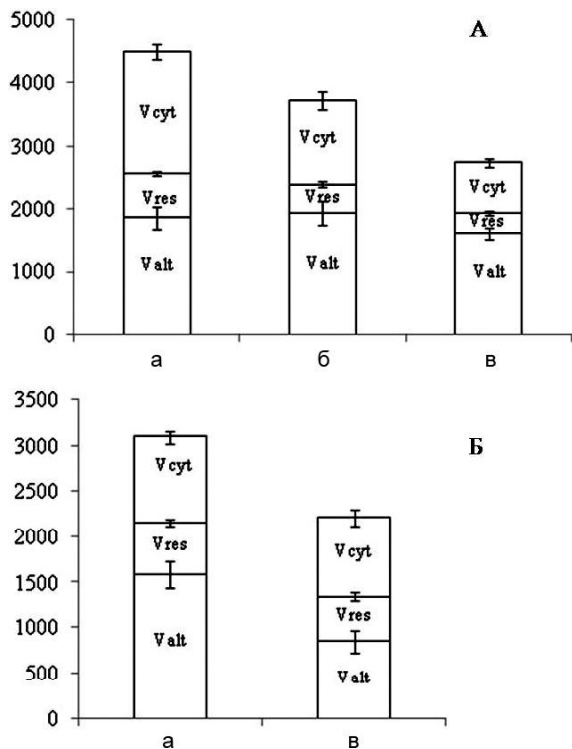


Рис. 1. Активность цитохромного (Vcyt), альтернативного (Valt) и остаточного (Vres) дыхания неразвернувшегося (а), растущего (б) и зрелого (в) листьев яровой пшеницы (А) и озимой ржи (Б). По вертикали здесь и далее: поглощение O₂, мкл/г ч.

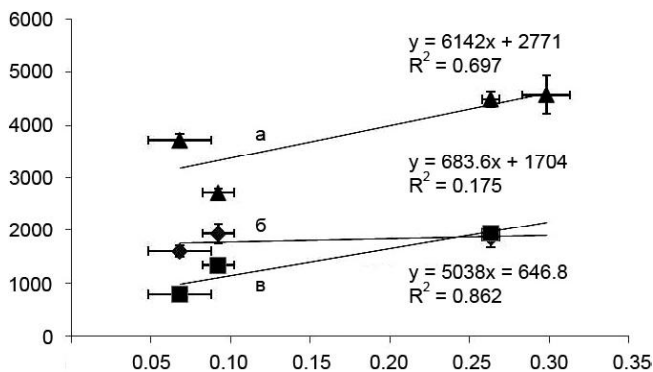


Рис. 2. Связь между относительной скоростью роста (г/г сут.; по оси абсцисс) и активностью общего (а), альтернативного (б) и цитохромного (в) дыхания в листе яровой пшеницы.

руемом эксперименте у холодостойкого сорта ячменя, выращиваемого при более низкой (но в пределах температурного оптимума роста) температуре [1]. Полученные данные согласуются с современными представлениями о том, что регуляция энергетического метаболизма клетки направлена на избежание вовлечения АП [14]. Необходимо также отметить известный факт, что активация АОХ может снижать величину температурного коэффициента дыхания и, следовательно, чувствительность дыхания к температуре [6]. Поэтому в эксперименте с озимой рожью уменьшение дыхания по АП можно расценивать как механизм, позволяющий клетке пластично реагировать на изменение температуры.

Лист однодольного растения формируется за счет интеркалярной меристемы, поэтому от основания листа к верхушке создается градиент клеток и тканей с возрастанием уровня дифференцировки. Переход от деления к растяжению и зоны дифференцировки клеток сопровождается хлоропластогенезом и увеличением клеточных компонентов, включая дыхательный аппарат [4]. Вопрос о возрастных изменениях направления градиента дыхательной активности вдоль листа злаков разработан недостаточно, а сведения о влиянии возраста листа на соотношение дыхательных путей в разных частях листовой пластинки отсутствуют.

Мы изучили изменение соотношения дыхательных путей в базальной, средней и апикальной частях формирующегося (20-30 % конечной площади) и зрелого завершившего рост листа пшеницы и ржи. Дыхание разных частей и градиент дыхания вдоль листа изменялись с возрастом. У пшеницы наиболее интенсивно дышали дифференцированные, функционально активные части листа: у молодого листа – апикальная, у зрелого – средняя (рис. 3).

Градиент АП практически не отличался от градиента общего дыхания, но изменялось соотношение дыхательных путей. В базальной части молодого и зрелого листа почти 90 % общего дыхания было связано с АП (50-60 %) и немитохондриальным дыханием (около 30 %). Базальная часть листа, особенно молодого, характеризовалась более высокой скоростью теплопродукции, чем средняя и верхушечная (рис. 4). Это косвенно может свидетельствовать о том, что АП как способ теплового рассеивания энергии участвует в регуляции баланса между углеводным метаболизмом и скоростью электронного транспорта [11]. Вклад немитохондриального дыхания в поглощение O₂ меристематически активной базальной части молодого листа был втрое выше, чем у более дифференцированной части листовой пластинки (рис. 3). Имеются данные, что в растительных и животных клетках устойчивое к действию ингибиторов митохондриальных оксидаз остаточное дыхание включает реакции окисления молекулярным кислородом органических соединений с помощью различных оксидаз в пероксисомах и на эндоплазматическом ретикулуме [12]. Считают, что немитохондриальное дыхание является важнейшим элементом защитной системы клетки от избытка кислорода [7]. На наш взгляд, активация немитохондриального и альтернативного дыхания в интенсивно растущей ткани направлена также на обеспечение клеток метаболитами для синтезов de novo за счет поддержания высокой скорости электронного транспорта и низкой скорости образования АТФ. Эта возможная функция нефосфорилирующих дыхательных путей требует дальнейшего исследования.

Зрелые листья озимой ржи имели схожий как у пшеницы градиент дыхательной активности (рис. 3). В молодых листьях снижение дыхания вдоль ли-

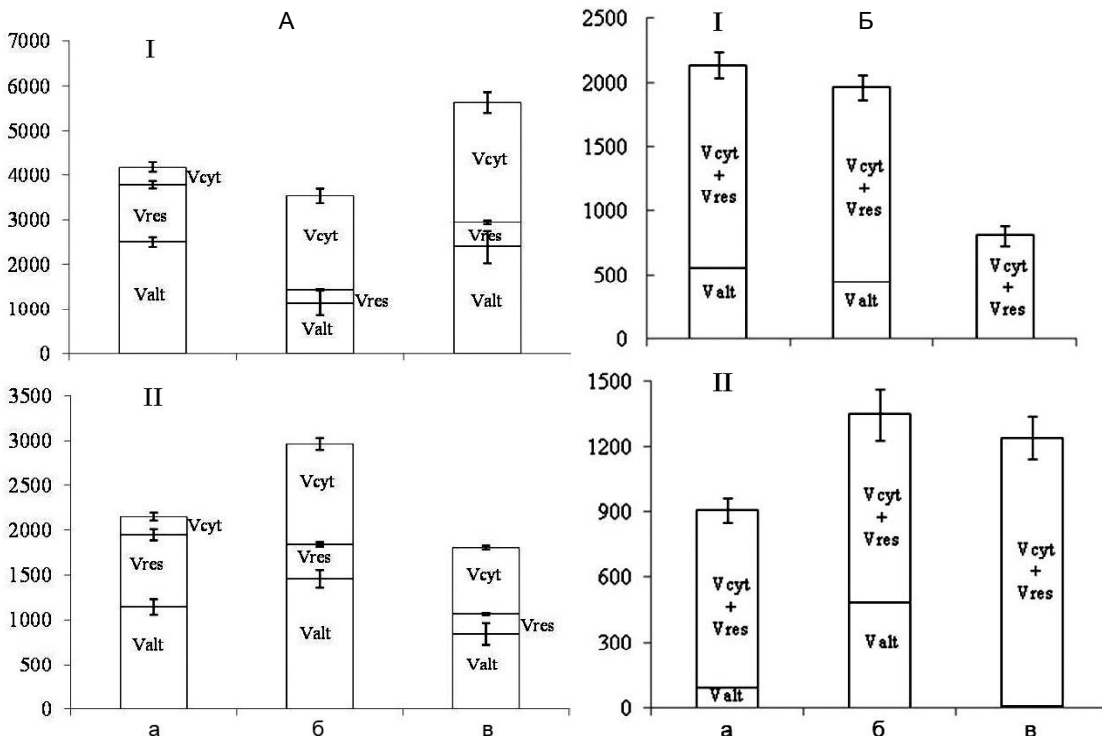


Рис. 3. Активность цитохромного (Vcyt), альтернативного (Valt) и остаточного (Vres) дыхания в базальной (а), средней (б) и апикальной (в) частях молодого (I) и зрелого (II) листа яровой пшеницы (А) и озимой ржи (Б).

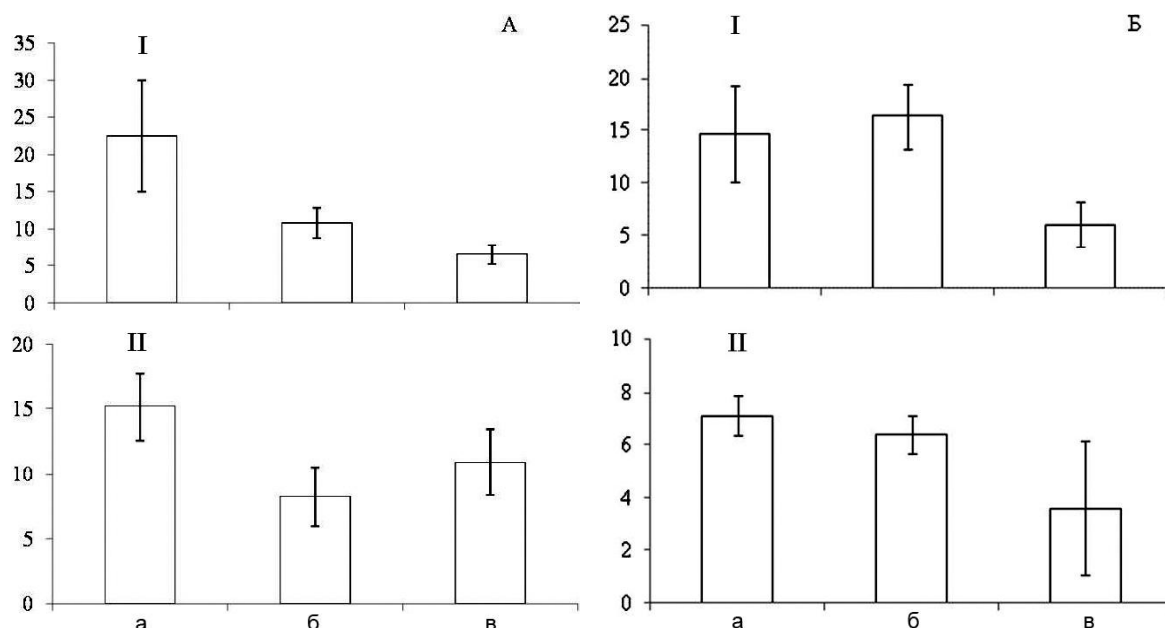


Рис. 4. Скорость теплопродукции (мкВт/мг сухой массы; по горизонтали) в базальной (а), средней (б) и апикальной (в) частях молодого (I) и зрелого (II) листа яровой пшеницы (А) и озимой ржи (Б).

стовой пластинки, по-видимому, было вызвано торможением метаболизма и замедлением роста в условиях пониженных температур. В защищенных от холода основаниях деление клеток продолжалось, о чем свидетельствуют относительно высокие показатели скорости дыхания и тепловыделения (рис. 3, 4). Альтернативное дыхание листьев ржи имело схожий с общим дыханием градиент. В верхушечной части молодых и зрелых листьев ржи дыхание осуществлялось без участия АП (рис. 3). Это указывает на способность клетки повышать энергетическую эффективность при снижении температуры в пределах температурного оптимума, избегая вовлечения нефосфорилирующих путей.

Заключение

Изучение онтогенетического хода дыхания и соотношения дыхательных путей позволило выявить возрастные закономерности метаболической активности третьего листа пшеницы и ржи и проанализировать их связь с жизненной стратегией растений. Относительно высокая доля АП (40 % общего дыхания) в молодых, интенсивно дышащих и растущих листьях, вероятно, способствует поддержанию активности цикла Кребса, обеспечивающего биосинтезы метаболитами, и/или предотвращает риск образования АФК в митохондриях. В зрелом листе доля АП изменялась в зависимости от вида. В листьях пшеницы превалировал АП, который в большей степени относится к компоненте дыхания поддержания. Ослабление дыхания альтернативного типа в зрелых листьях ржи было направлено на увеличение энергетической эффективности дыхания при адаптации растений к пониженным температурам.

Определение градиента дыхательной способности вдоль листовой пластинки показало однотипный характер изменения общего и альтернативного пути дыхания с возрастом листа, однако соотношение дыхательных путей при этом изменялось. В зрелых

листьях растений наибольшей дыхательной активностью и наименьшей долей АП отличалась средняя функционально активная часть листа. Дыхание меристематически активной базальной части молодого листа осуществлялось преимущественно по нефосфорилирующим путям. Обнаружена связь между тепловыделением и альтернативным дыханием, указывающая на участие АП в диссипации энергии и регуляции энергетического баланса тканей, содержащих меристематические клетки.

В целом, способность листа к изменению соотношения дыхательных путей и подчиненность выполняемых им функций в общей системе внутренних связей организма способствует эффективной реализации программы роста и развития растения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гармаш Е.В., Головки Т.К. Влияние скорости роста ячменя, выращиваемого при разных температурах и обеспеченности минеральным питанием, на активность альтернативного пути дыхания растений // Физиология и биохимия культурных растений, 2011. Т. 4, № 1. С. 1-9.
2. Головки Т.К., Пыстина Н.В. Альтернативный путь дыхания в листьях *Rhodiola rosea* L. и *Ajuga reptans* L.: возможная физиологическая роль // Физиология растений, 2001. Т. 48, № 6. С. 846-853.
3. Головки Т.К. Дыхание растений (физиологические аспекты). СПб.: Наука, 1999. 204 с.
4. Мокронос А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981. 196 с.
5. Шугаев А.Г., Выскребенцева А.И., Шугаева Н.А. Сезонные изменения активности митохондриальных оксидаз в высечках из взрослых листьев сахарной свеклы, определяемые с помощью традиционных методов ингибиторного анализа // Физиология растений, 1998. Т. 45, № 5. С. 670-678.
6. Atkin O.K., Tjoelker M.G. Thermal acclimation and dynamic response of plant respiration to temperature // Trends in plant science, 2003. Vol. 8. P. 343-351.

7. Bishop T., Brand M.D. Process contributing to metabolic depression in hepato-pancreas cells from the snail *Helix aspersa* // J. Exp. Biol., 2000. Vol. 203. P. 3603-3612.

8. (Florez-Sarasa I.D.) Contribution of the cytochrome and alternative pathways to growth respiration and maintenance respiration in *Arabidopsis thaliana* / I.D. Florez-Sarasa, T.J. Bouma, H. Medrano et al. // *Physiol. Plant.*, 2007. Vol. 129, № 1. P. 143-151.

9. Kikuzawa K. Leaf phenology as an optimal strategy for carbon gain in plants // *Can. J. Bot.*, 1995. Vol. 73. P. 158-163.

10. Maxwell D.P., Wang Y., McIntosh L. The alternative oxidase lowers mitochondrial reactive oxygen production in plant cells // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.*, 1999. Vol. 96. P. 8271-8276.

11. Millenaar F. F., Lambers H. The alternative oxidase: in vivo regulation and function // *Plant Biol.*, 2003. Vol. № 1. 5. P. 2-15.

12. (Moller I.M.) Measurement of the activity and capacity of the alternative pathway in intact plant tissue: identification of problems and possible solution / I.M. Moller, A. Berczi, L.H.W. van der Plas, H. Lambers // *Physiol. Plant.*, 1988. Vol. 72. № 3. P. 642-649.

13. (Navrot N.) Reactive oxygen species generation and antioxidant systems in plant mitochondria / N. Navrot, N. Rouhier, E. Gelhaye et al. // *Physiol. Plant.*, 2007. Vol. 129, № 1. P. 185-195.

14. (Priault P.) Leaf age-related changes in respiratory pathways are dependent on complex I activity in *Nicotiana sylvestris* / P. Priault, G. Vidal, R. De Paepe et al. // *Physiol. Plant.*, 2007. Vol. 129, № 1. P. 152-162.

15. Vanlerberghe G. C., McIntosh L. Alternative oxidase: from gene to function // *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 1997. Vol. 48. P. 703-734.



ДЫХАНИЕ И ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ БАЛАНС

ПОБЕГОВ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ НА НАЧАЛЬНОМ ЭТАПЕ ВНЕПОЧЕЧНОГО РОСТА

Вдыхании растений (R) выделяют две компоненты: одна (Rg) связана с новообразованием биомассы, вторая (Rm) – с поддержанием функциональной целостности клеточных структур. В молодых органах и тканях, где высока доля пролиферирующих и растущих клеток, основная часть поставляемой дыханием энергии и метаболитов используется в ростовых процессах. Дыхательные затраты в зрелых, завершивших рост растениях, обусловлены преимущественно обновлением деградирующих структур уже существующей биомассы [1]. Идеи, заложенные в двухкомпонентной модели, позволили углубить понимание эффективности роста или трансформации субстрата (ассимилятов) в биомассу растений (Yg). Этот показатель может быть определен экспериментально как доля биомассы от потраченного на ее образование субстрата, включая окисленный в дыхании: $Yg = \Delta W / \Delta W + Rg$. Полученные нами экспериментальные данные и анализ имеющихся в литературе сведений об эффективности роста показывают, что величина Yg варьирует в пределах 0.65-0.85 г/г, причем подавляющая часть данных входит в интервал 0.70-0.75 [2]. Это означает, что дыхательные затраты на синтез 1 г биомассы составляют 0.33-0.43 г глюкозы. Для теоретических расчетов Yg, Rg и Rm был предложен [16-18] постулат о том, что процессы образования и использования поставляемой дыханием энергии осуществляются в растении с максимальной эффективностью. Однако двухкомпонентная мо-



Р. Малышев



Т. Головки

дель дыхания не учитывает того факта, что существенная часть извлекаемой при окислении дыхательного субстрата энергии неизбежно рассеивается в окружающую среду в виде тепла. Около 90 % генерируемого молодыми тканями метаболического тепла образуется при восстановлении O₂ в митохондриях [15]. Тепловыделение растительной клетки является неотъемлемой составляющей ее метаболизма и может быть оценено на основе калориметрических данных [4].

Еще в начале прошлого столетия было высказано мнение о том, что возможность использовать максимальное количество энергии в единицу времени имеет принципиальное значение для живых организмов. Считают, что энергетический фактор сыграл особую роль в процессе эволюции, приведя к формированию структур и функций, максимально соответствующих условиям окружающей среды. Однако, несмотря на определенный прогресс в развитии представлений об энергетической эффективности дыхания и общего метаболизма растений [4, 7, 13], остаются слабо разработанными представления о запа-

сании энергии в норме и при стрессе. Особое значение эти вопросы приобретают в решении проблем экологической физиологии растений, для оценки соответствия метаболизма генотипов климату, более глубокого понимания роста, механизмов устойчивости и адаптации [9].

Целью нашей работы было исследовать закономерности влияния температуры на дыхание и теплопродукцию развернувшихся почек растений родов *Vaccinium* и *Syringa*.

Объекты и методы исследований

Известно, что в вегетативных почках заложен весь зачаточный побег. Он состоит из зачаточной оси и серии зачаточных метамеров. Узлы в почке предельно сближены, так как междоузлия еще не успели вытянуться. Зачатки листовых пластинок плотно упакованы и загнуты над конусом нарастания. Наши исследования были выполнены на раскрывшихся почках, у которых листья начали распрямляться и отгибаться от оси побега. Такое состояние можно рассматривать как начальный этап внепочечного роста побега. В опытах использовали развернувшиеся почки *Vaccinium vitis-idaea* (брусника), *V. myrtillus* (черника), *Syringa josikaea* (сирень венгерская) и *S. vulgaris* (сирень обыкновенная). Брусника и черника – кустарнички рода *Vaccinium* – являются типичным компонентом почвенного покрова таежных лесов, для них характерна широкая экологическая амплитуда. Почки брусники и черники отбирали в окрестностях Сыктывкара, почки сире-

ней – с растений, интродуцированных в ботаническом саду Института биологии. Опыты проводили в мае–начале июня 2007-2010 гг.

Температурную зависимость дыхания и тепловыделения развернувшихся почек изучали в диапазоне 5-35 °С с шагом в 5 °С. При каждой градации температур использовали свежесобранный материал. Для измерения теплопродукции и дыхания использовали изотермический микрокалориметр Биотест-2 (ИБП, г. Пущино, Россия). Тепловыделение (q) измеряли как поток тепла от объекта, помещенного в измерительную ячейку, и выражали в мкВт/мг сухой массы. Дыхание (R_{CO_2}) измеряли как тепловой поток от исследуемого объекта и реакции выделяемого объектом CO_2 с 0.4 М NaOH [9, 13], выражали в нмоль/мг сухой массы с (0.1 нмоль/мг сухой массы с = 15.8 мг/г сухой массы ч). Количество запасенной энергии (ΔH) рассчитывали как разность между общим количеством энергии, образовавшейся при окислении дыхательного субстрата, и потерями энергии в форме тепла. Количество образовавшейся при дыхании энергии оценивали по количеству выделившейся углекислоты.

Приведены средние величины пяти-семи независимых экспериментов.

Результаты и их обсуждение

Скорость дыхания (R_{CO_2}) развернувшихся почек сиреней возрастала с увеличением температуры от 5 до 30 °С примерно в четыре раза (рис. 1). Наибольший подъем отмечали в диапазоне 10-20 °С. Выделение CO_2 почек сирени обыкновенной было заметно интенсивней, чем сирени венгерской. Прогревание почек сирени венгерской до 35 °С приводило к частичной депрессии дыхания. Скорость тепловыделения (q) почек сиреней с повышением температуры от 5 до 30 °С усиливалась в 10 раз. При этом q более устойчиво к высокой температуре, чем R_{CO_2} . Существенной разницы в активности q между видами сиреней выявлено не было. Дыхание развернувшихся почек брусники усиливалось в 1.5 раза с увеличением температуры от 5 до 25 °С. Резкий подъем R_{CO_2} наблюдали при прогревании почек до 30 °С. Повышение температуры до 35 °С приводило к полной депрессии дыхания. Изменения R_{CO_2} почек черники были аналогичными, за тем исключением, что подъем при 30 °С был

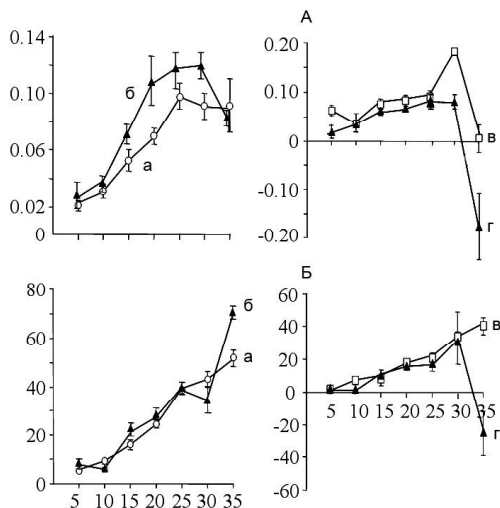


Рис. 1. Влияние температуры (°С; по оси абсцисс) на дыхание (А, нмоль; по оси ординат) и тепловыделение (Б, мкВт/мг; по оси ординат) побегов растений. Здесь и далее: *Syringa josikaea* (а) и *S. vulgaris* (б), *Vaccinium vitis-idaea* (в) и *V. myrtillus* (г).

менее выражен, а депрессия отмечалась при температуре меньше 35 °С. Во всем диапазоне температур величина R_{CO_2} почек брусники была заметно выше, чем почек черники. Отметим, что раскрывшиеся почки обоих видов дышали довольно активно при низких положительных температурах (5-10 °С). Скорость тепловыделения побегов брусники при повышении температуры от 5 до 35 °С увеличивалась в 20 раз. Подъем величины q почек черники отмечали в диапазоне 5-30 °С, при 35 °С была зарегистрирована депрессия q .

По нашим данным, у развернувшихся почек сиреней величина Q_{10-20} дыхания составляла 2.3-2.7, что в 1.5-2.0 раза выше по сравнению с Q_{20-30} (1.1-1.4). Почки брусники и черники характеризовались сравнительно активным дыханием при температуре 5-15 °С и слабее реагировали на ее повышение от 15 до 25 °С. За резким подъемом дыхания почек брусники при 30 °С следовало его полное подавление при 35 °С. Такую же депрессию дыхания отмечали у почек черники в диапазоне температуры 30-35 °С. По нашему мнению, это отражает физиологическую адаптацию роста вновь формируемых побегов к пониженным температурам ранневесеннего периода. Можно полагать, что подавление дыхания высокой температурой обусловлено нарушением метаболизма развернувшихся почек. По-видимому, с увеличением температуры происходит усиление экзотермических процессов (распад деградирующих структур, рекомбинация свободных радикалов

и др.). Известно, что повышение температуры приводит к изменению свойств мембран, белков, активирует перекисное окисление липидов, усиливает диссипацию протонного градиента, нарушает сопряженность процессов окисления и фосфорилирования, индуцирует образование защитных белков теплового стресса. Полагают [4-6, 12], что усиление тепловыделения и/или резкое изменение соотношения тепловыделения и дыхания в пользу тепловыделения может служить признаком изменений в метаболизме или нарушения клеточных структур.

Одна из основных задач нашей работы – рассмотреть соотношение теплопродукции и дыхания как меру эффективности метаболизма растений. Для того, чтобы оба показателя были выражены в одинаковых единицах, переводили скорость дыхания в энергетические единицы, мкВт/мг.

Изучение изменения скорости q и R_{CO_2} у побегов на начальных этапах внепочечного роста в диапазоне 5-35 °С позволило оценить влияние термического фактора на соотношение $q/455R_{CO_2}$ развернувшихся почек. Так как побеги сирени обыкновенной характеризовались разной зависимостью q и R_{CO_2} от температуры, то в результате соотношение $q/455R_{CO_2}$ закономерно изменялось. В диапазоне 5-30 °С доля тепловой диссипации энергии составляла меньше единицы, а при повышении температуры от 30 до 35 °С тепловая диссипация резко возрастала и почти вдвое превышала количество образуемой в дыхании энергии. Следует отметить, что при 5-10 °С величина $q/455R_{CO_2}$ было наименьшей (от 0.34 до 0.46), тогда как в диапазоне 15-30 °С варьировала в пределах 0.57-0.78. Сходную картину наблюдали и у сирени венгерской. Но теплопродукция почек сирени венгерской повышалась более равномерно, а дыхание стабилизировалось в диапазоне 25-35 °С. Величина $q/455R_{CO_2}$ была наименьшей (от 0.57 до 0.66) в диапазоне 5-10 °С. С повышением температуры до 30 °С данная величина возрастала до 1.0. При 35 °С тепловая диссипация в 1.3 превышала количество энергии, образуемой в дыхании.

У почек брусники продукция энергии в дыхании возрастала в 1.5 раза с повышением температуры от 5 до 25 °С. Резкие изменения (подъем и

последующее снижение этого показателя) отмечали в диапазоне от 25 до 35 °С. Теплопродукция усиливалась с повышением температуры от 5 до 35 °С более или менее равномерно. Величина $q/455R_{CO_2}$ была наименьшей (0.15) при 5 °С, повышалась почти вдвое в диапазоне 5-15 °С и достигала 0.50 при температуре 20-30 °С. При прогревании (от 30 до 35 °С) развернувшихся почек происходил резкий подъем величины $q/455R_{CO_2}$. При самой высокой температуре теплопродукция в 20 раз превышала количество образуемой в дыхании энергии. Метаболизм развернувшихся почек черники подавлялся высокой температурой. Летальным для них оказалось прогревание до 35 °С, о чем свидетельствуют отрицательные значения теплопродукции и дыхания. При 30 °С величина $q/455R_{CO_2}$ составляла около 0.84. Доля тепловой диссипации энергии снижалась с уменьшением температуры и при 5-10 °С не превышала 20 %.

Таким образом, установлено, что на начальном этапе внепочечного роста побегов повышение температуры приводило к усилению термогенеза и возрастанию величины $q/455R_{CO_2}$.

С позиций термодинамики диссипированную в виде тепла энергию считают потерянной для биологической системы безвозвратно. Дыхание непрерывно компенсирует потери и поддерживает определенный энергетический уровень клеток. Полученные нами количественные данные о скорости дыхания и тепловыделения позволяют судить о запасании энергии побегами в ранневесенний период. Начало распускания почек древесных приходится на период со среднесуточной температурой не выше 10 °С. По нашим данным, побеги на начальном этапе внепочечного роста характеризовала сравнительно высокая дыхательная активность при пониженных температурах. Так, при температуре 5-10 °С скорость выделения CO_2 в побегах брусники составляла около 10, черники – 5-7 мг/г сухой массы ч. Характеризуя скорость запасания энергии как разность между количеством произведенной в дыхании энергии и диссипированной в виде тепла, мы установили, что при температуре 5-

10 °С развернувшиеся почки брусники запасали энергию со скоростью 20-25 мкВт/мг (рис. 2).

Следует отметить, что такая скорость запасания энергии сохранялась в широком диапазоне температуры – 5-25 °С. С увеличением температуры до 30 °С величина этого показателя возрастала в основном благодаря усилению продуцирования энергии в дыхании. Дальнейшее прогревание приводило к прекращению энергозапасания, что свидетельствовало о резком нарушении энергетического баланса в почках брусники. Влияние температуры проявлялось в снижении доли запасаемой энергии. Так, при 5-15 °С запасалось примерно 80 % энергии, 20-25 °С – около 50 %, а при 35 °С баланс был отрицательным, так как дыхание не покрывало потери энергии в процессе теплопродукции. Черника была более чувствительна к высокой температуре, энергетический баланс развернувшихся почек был отрицательным при температуре немногим выше 30 °С.

В ранневесенний период при 5-15 °С количество запасаемой энергии у раскрывшихся почек сирени обыкновенной составляло в среднем 10 мкВт/мг. Повышение температуры от 15 до 20 °С усиливало скорость энергозапасания в два раза. Этот уровень сохранялся в диапазоне 20-30 °С. Дальнейшее повышение температуры приводило к резкому снижению, а затем и прекращению запасания энергии. Доля запасаемой энергии от произведенной в дыхании была наибольшей (60 %) при 5-10 °С, а с подъемом температуры до и выше 20 °С снижалась примерно в два раза. Раскрывшиеся

почки сирени венгерской запасали меньше энергии по сравнению с сиренью обыкновенной. В диапазоне 5-25 °С скорость энергозапасания возрастала от 4 до 7 мкВт/мг, а при 30 °С запасание энергии практически прекращалось, несмотря на то, что образование энергии в дыхании достигало максимальных значений (45 мкВт/мг). У сирени венгерской доля запасенной побегом энергии была существенно ниже, чем у сирени обыкновенной, и при 5-10 и 20 °С составляла 30-40 и около 20 % соответственно. Резкое снижение относительного количества запасаемой побегом энергии наблюдали в диапазоне 25-30 °С. При 30-35 °С энергетический баланс в побегах сирени венгерской был отрицательным.

Таким образом, нами установлены закономерности изменения скорости запасания энергии в развернувшихся почках от температуры и показана видоспецифичность данного процесса.

Скорость роста побега на начальном этапе тесно связана с запасанием энергии в развернувшихся почках. Связь роста с накоплением потенциальной энергии отмечали давно. В свое время И.И. Шмальгаузен [10] определил рост как увеличение биомассы, обусловленное возрастанием свободной энергии, которую клетка может использовать для выполнения химической, осмотической и механической работы. Разработали и успешно применили термодинамическую модель, связывающую рост с дыханием и тепловыделением, Л.Д. Хансен с соавторами [13]. По модели скорость роста равна скорости запасания энергии или разности между количеством образованной в дыхании энергии и теплопродукцией. Скорость роста тем выше, чем дыхание больше тепловыделения. Когда тепловыделение превышает дыхание, скорость роста становится отрицательной. Это означает, что рост прекращается.

Наши результаты показали, что рост побегов обоих видов рода *Vaccinium* в диапазоне 5-25 °С изменяется мало, при этом у брусники данный показатель выше, чем у черники. Существенные различия проявлялись при 30 °С: у брусники рост усиливался, а у черники подавлялся. Увеличение расчетной скорости ро-

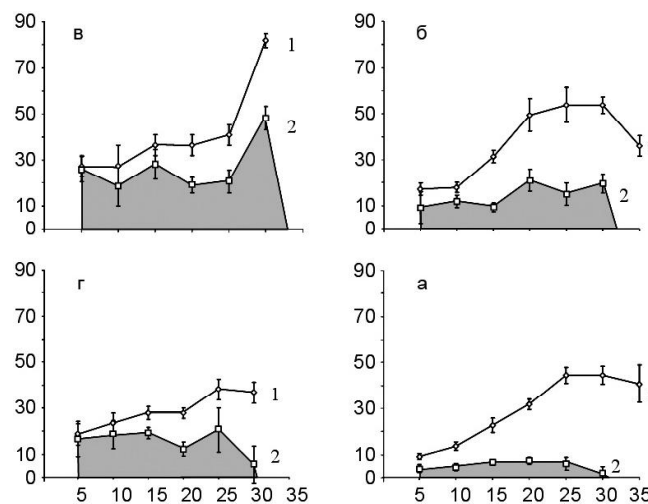


Рис. 2. Количество произведенной в дыхании (1) и запасаемой (2) энергии (мкВт/мг) побегами растений на раннем этапе внепочечного роста при разной температуре (°С; по оси абсцисс).

ста побегов брусники при прогревании до 30 °С обусловлено возрастанием интенсивности дыхания, что по нашему мнению, отражает не усиление роста, а нарушение метаболизма под действием высокой температуры. Наши данные показывают, что в ранневесенний период рост побегов брусники и черники поддерживается на сравнительно высоком уровне в широком диапазоне температуры 5-25 °С. Наибольшая эффективность запаса энергии наблюдается в диапазоне 5-15 °С, включающем среднемесячную температуру мая, которая составляла около 10 °С. Это позволяет заключить, что метаболизм и рост побегов видов рода *Vaccinium* хорошо приспособлены к низким положительным температурам ранневесеннего периода.

Фенологические наблюдения [8] свидетельствуют об определенных различиях между видами рода *Syringa*, прошедшими длительный период адаптации на Севере в условиях культуры. В литературе нам не удалось обнаружить данных о температурной зависимости роста побегов сиреней в весенний период после распускания почек. Метод калориметрии позволил оценить температурную зависимость роста и сопоставить виды сирени по скорости роста на начальном этапе внепочечного роста побегов. Побеги обоих видов способны расти в широком диапазоне температуры – от 5 до 30 °С. Рост побегов сирени венгерской начинает тормозиться при 25 °С, а полное прекращение роста происходит при 30 °С. Сирень обыкновенная характеризовалась более быстрым ростом, особенно в области 20-30 °С, что позволяет считать ее более требовательным к теплу видом. В благоприятные годы это приводит к раннему цветению. В мае в период быстрого роста вегетативных побегов скорость роста при низких положительных температурах (5-10 °С) достигает у сирени венгерской 50 %, а у сирени обыкновенной не превышает 30 % величины, зарегистрированной в зоне оптимальных температур.

Заключение

Полученные данные о дыхании и тепловыделении существенно расширяют и углубляют наши представления об энергетике растений. Впервые выявлены закономерности влияния температуры на дыхание и теплопродукцию развернувшихся почек представителей родов *Vaccinium* и *Syringa*.

Показано, что с увеличением температуры от 5 до 35 °С тепловыделение повышается, а дыхание подавляется высокой температурой. Прямая связь между дыханием и тепловыделением почек сохраняется в диапазоне 5-25 °С. В ранневесенний период формирующиеся побеги *Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus* способны к росту в диапазоне температуры от 5 до 30 °С. Максимальное количество и эффективность запаса энергии в побегах на ранних этапах внепочечного роста наблюдаются при температуре 5-10 °С. Это отражает высокую степень соответствия метаболизма представителей рода *Vaccinium* климатическим условиям ранневесеннего периода.

Формирующиеся побеги сирени обыкновенной характеризовались более интенсивным ростом и эффективностью запаса энергии по сравнению с побегами сирени венгерской. Различия между этими видами были сильнее выражены в диапазоне температур 20-30 °С. Этими различиями можно объяснить тот факт, что в благоприятные по температурному режиму годы цветение сирени обыкновенной начинается раньше, чем с венгерской.

ЛИТЕРАТУРА

1. Головки Т.К. Система показателей в исследовании роли дыхания в продукционном процессе растений // Физиология растений, 1985. Т. 32, вып. 5. С. 1004-1013.
2. Головки Т.К. Дыхание растений (физиологические аспекты). СПб.: Наука, 1999. 204 с.
3. Головки Т.К., Семихатова О.А. Изучение дыхания как фактора продуктивности растений (на примере клевера красного) // Физиология и биохимия культурных растений, 1980. Т. 12, № 1. С. 89-98.
4. Жолкевич В.Н. Энергетика дыхания высших растений в условиях водного дефицита. М., 1968. 230 с.
5. Лосева И.Л. Скорость выделения тепла как возможный показатель адаптивности растительной клетки к условиям окружающей среды // Физиология растений, 2003. Т. 50, № 3. С. 455-458.
6. (МакКарли В.В.) Соответствие между скоростью анаболизма, оцененной по калориметрии дыхания, и температурными профилями микроклимата в местах обитания на примере 11 субпопуляций *Bromus tectorum* / В.В. МакКарли, Л.Д. Хансен, Б.Н. Смит

и др. // Физиология растений, 2003. Т. 50, № 2. С. 205-214.

7. Семихатова О.А. Энергетика дыхания растений в норме и при экологическом стрессе. Л., 1990. 72 с. – (XLVIII Тимирязевские чтения).

8. Скупченко Л.А. Перспективный план развития дендрария ботанического сада. Сыктывкар, 1998. 48 с.

9. (Хансен Л.Д.) Связь между ростом растения и дыханием: Экологические аспекты и отбор лучших сортов культурных растений / Л.Д. Хансен, Д.С. Тейлор, Б.Н. Смит и др. // Физиология растений, 1996. Т. 43, № 6. С. 805-812.

10. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.-Л., 1946. 396 с.

11. Amthor J.S. Respiration and crop productivity. N.-Y., 1989. 204 p.

12. Criddle R.S., Smith B.N., Hansen L.D. A respiration based description of plant growth rate responses to temperature // Planta, 1997. Vol. 201, № 4. P. 441-445.

13. (Hansen L.D.) The relation between plant growth and respiration: a thermodynamic model / L.D. Hansen, M.S. Hopkin, D.R. Rank et al. // Planta, 1994. Vol. 194, № 1. P. 77-85.

14. (Hansen L.D.) Kinetics of plant growth and metabolism / L.D. Hansen, J.N. Church, S. Matheson et al. // Thermochim. Acta, 2002. Vol. 388, № 1-2. P. 415-425.

15. Hopkin M.S. Calorimetric studies of plant physiology: Rh. D. Dissertation. Provo, 1991. 90 p.

16. Penning de Vries F.W.T. Respiration and growth // Crop processes in controlled environments. N.-Y., 1972. P. 327-346.

17. Penning de Vries F.W.T. The cost of maintenance processes in plant cells // Ann. Bot., 1975. Vol. 39, № 1. P. 77-92.

18. Penning de Vries F.W.T., Brunsting A.H.M., Laar van H.H. Products, requirements and efficiency of biosynthesis: a quantitative approach // J. Theor. Biol., 1974. Vol. 45, № 3. P. 339-377.

19. (Rank D.R.) Time-temperature responses of tomato cells during high- and low-temperature inactivation / D.R. Rank, R.W. Breidenbach, A.J. Fontana et al. // Planta, 1991. Vol. 185, № 4. P. 576-582.

20. Thornley J.H.M. Respiration, growth and maintenance in plants // Nature, 1970. Vol. 227, № 5255. P. 304-305.

21. Thornley J.H.M., Cannell M.G.R. Modelling the components of plant respiration: representation and realism // Ann. Bot., 2000. Vol. 85, № 1. P. 55-67.

❖

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПОДЗЕМНОГО МЕТАМЕРНОГО КОМПЛЕКСА МНОГОЛЕТНИХ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ

Растительный организм представляет собой целостную систему специализированных органов, взаимодействие которых регулируется доминирующими центрами – верхушкой побегов и кончиком корней [37]. Вместе с тем, в пределах растительного организма как целостной системы органы растения сохраняют определенную автономность и специфичность физиолого-биохимических процессов [16, 19]. Ярким примером, иллюстрирующим данное положение, могут служить явления фото- и гравитропизма. Как известно, побеги отрицательно гравитропны и положительно фототропны. У корня грави- и фототропизмы имеют противоположное направление. Ростовые ориентации осевых органов позволяют растению оптимизировать свое положение в пространстве для эффективного использования ресурсов среды [40]. В природе среди разнообразия травянистых многолетних растений широко представлены виды с подземными горизонтально растущими (гипогеодиагравитропными) побегами – столонами и корневищами, а также ползучие травы с надземными горизонтально растущими (эпигеодиагравитропными) побегами – столонами, усами, плетями [31, 50]. Горизонтально растущие корневища и столоны, как правило, являются боковыми метамерами базальной части главного надземного ортотропного побега [14-16] (рис. 1).

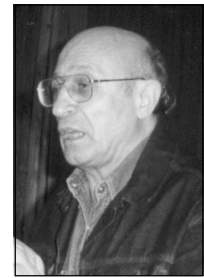
Диагравитропизм (рост перпендикулярно оси гравитации Земли) является одним из древнейших механизмов ростовых ориентаций. Горизонтальная ориентация роста части тела распространена не только у высших растений, но встречается также в подцарстве низших (слоевцовых) растений [46]. Так, например, тело сухопутной водоросли *Fritschiella tuberosa* состоит из подземного слоевища (горизонтальный ряд клеток) с гипогеодиагравитропным ростом. От него к поверхности почвы формируются вертикальные ряды клеток. Сухопутную водоросль можно рассматривать как прототип растений суши с гипогеодиагравитропно функционирующими частями организма. Подземное горизонтальное корневище имеют представители древних хвощей (род *Equisetum*) и папоротников (*Pteridium aquilinum*, сем. *Pteridaceae*). На апикальной части гипогеодиагравитропного корневища *Pteridium aquilinum* ежегодно возникают две «почки». Одна из них (материнская) продолжает горизонтальный рост под поверхностью почвы без формирования листьев –



С. Маслова



Т. Головки



А. Маркаров

вай, другая (дочерняя) – формирует укороченную горизонтальную ветвь корневища.

В филогенетическом аспекте интерес представляет возникновение гипогеодиагравитропных побегов у травянистых форм покрытосеменных растений. Эволюционный ряд изменения жизненных форм, построенный на основе структуры подземных органов и способности к вегетативному размножению, имеет следующее направление: стержнекорневые–кисте-корневые–рыхлокустовые–длиннокорневищные–столонообразующие [8, 50]. Формирование разнообразных биоморфологических структур в процессе эволюции происходит под действием климатических, почвенных и ценотических факторов. Длиннокорневищный тип структуры появился в результате увеличения длины годичного прироста диа- и плагиотропных корневищ и их способности к ветвлению, что привело к отмиранию стержневого корня. Сокращение длительности жизни длинных подземных побегов до одного года обусловило развитие столонообразующих растений.

Организм корневищных и столонообразующих многолетних травянистых растений состоит из двух различных метамерных систем: надземной с апикальной частью в качестве организующего центра и подземной, представленной корневищами, столонами и сарментами [17]. Подземная побеговая система травянистых многолетников, являясь акцептором ассимилятов и гормонов из надземной части, имеет собственные механизмы регуляции роста, вегетативного развития и ростовых ориентаций. Многолетние травянистые растения, формирующие подземный метамерный комплекс, широко представлены в растительном мире, являются доминирующими видами культурных и природных травянистых сообществ, особенно в суровых условиях существования. Так, во флоре

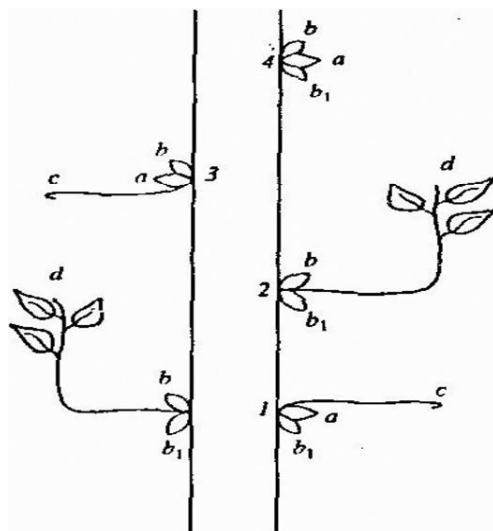


Рис. 1. Схема подземного метамерного комплекса *Solanum demissum* Lindl. 1-4 – базальные метамеры ортотропного побега; а – почка второго порядка; b и b₁ – почки третьего порядка; с – образование столона почкой третьего порядка; d – образование сармента почкой второго порядка [18].

Маслова Светлана Петровна – к.б.н., доц., с.н.с. лаборатории экологической физиологии растений. E-mail: maslova@ib.komisc.ru. Область научных интересов: физиология и экология растений.

Маркаров Амбарцум Макарович – д.б.н., проф., зав. кафедрой Коми государственного педагогического института. Область научных интересов: биология растений.

средней тайги европейского Северо-Востока из 736 видов сосудистых растений около 40 % формируют корневища и столоны [21]. Многие виды используются человеком в практической деятельности как источник продуктов питания, корма для животных, сырья для получения лекарственных препаратов и биологически активных веществ. Привлекает внимание высокая конкурентоспособность, пластичность, устойчивость и продуктивность этих растений, благодаря чему они могут существовать в широком диапазоне экологических условий и успешно захватывать большие территории в природных сообществах.

Корневище, стolon и сармент являются биоморфологическими структурами травянистых растений, которые формируются на базальной (подземной) части надземного побега и являются органами вегетативного размножения. *Корневище* – видоизмененный многолетний подземный побег или система побегов с чешуевидными листьями и придаточными корнями, служит для вегетативного размножения и отложения запасных веществ у травянистых многолетников, кустарничков и кустарников [9]. *Столон* – видоизмененный одно-двухлетний побег с удлинненными междоузлиями и чешуевидными (подземный стolon) или ассимилирующими (надземный стolon) листьями, специализированный побег вегетативного размножения. Главной биологической особенностью столона в отличие от корневища является недолговечность (один-два года), что ведет к быстрому отделению дочерних особей от материнской [1, 20]. Корневища и столоны имеют диатропную (горизонтальную) ориентацию роста, растут перпендикулярно оси гравитации Земли. Конус нарастания корневищ и столонов периодически формирует почки, которые переходят в надземный побег [41]. Такой тип побега мы называем *сарментом* (лат. *sarmentum* – отпрыск) – подземным побегом, способным переходить из диатропного (горизонтального) в ортотропный (ассимилирующий) надземный побег, минуя период покоя (рис. 2) [14, 20]. Например, у картофеля апикальная часть столона остается недифференцированной, имеет редуцированные листья, а субапикальная часть разрастается, образуя клубень. Апикальная часть сар-

мента в процессе определенного периода подземного горизонтального роста дифференцируется и формирует фотофильный гистологический комплекс – листовые примордии. Это является основным признаком, отличающим сармент от корневищ и столонов. Сарменты выполняют функцию вегетативного размножения, формируя ювенильные растения в течение текущего периода вегетации [15]. На многочисленных корневищных и столонообразующих видах было доказано, что тип подземного побега (столон, сармент) и его ориентация роста не зависят от продолжительности фотопериода, обработки фитогормонами и декапитации главного (надземного) побега [18]. Это обеспечивает формирование постоянного фонда подземных почек, отрастание и возобновление фитоценозов при скашивании, вытаптывании или поедании животными.

На представителях семейств Solanaceae, Oxalidaceae, Basellaceae, Lamiaceae, Asteraceae, Poaceae было установлено, что почки, формирующие подземные побеги, закладываются на II этапе органогенеза независимо от фотопериода и вида растения [16]. Второй этап органогенеза надземного ортотропного побега характеризуется дифференциацией основания конуса нарастания на зачаточные узлы, междоузлия и стеблевые листья [14]. Почки боковых побегов надземной части стебля закладываются после почек, формирующих корневища, столоны и сарменты. Это можно рассматривать как один из механизмов надежности вегетативного размножения и быстрого закрепления травянистых многолетников в ценозе.

Анатомическая структура подземных побегов

Анатомическое строение подземных побегов многолетних травянистых растений до настоящего времени изучено слабо. Структура столона, клубня, корневища определяется его функциональным назначением.

Столон является специализированным побегом, который служит для проведения питательных веществ к клубню и на зиму отмирает. Строение столона подобно стеблю и приспособлено к транспорту ассимилятов и воды. Он имеет эпидермис, кору, наружную и внутреннюю флоэму, однотипные сосудисто-волокнистые пучки [20]. В столоне, как и в стебле, формируется пучковый и межпучковый камбий с переходом в сплошное кольцо. В результате деятельности клеток камбия образуются вторичные ксилема и флоэма. Проводящие пучки – биколлатерального типа. Центральная часть заполнена сердцевинной паренхимой с крупными тонкостенными клетками. У картофеля при переходе столона в клубень его линейный рост прекращается и происходит радиальное разрастание тканей субапикальной части столона. Оно осуществляется за счет усиления переклиналиных делений клеток перимедулярной зоны сердцевины (области постоянных тканей), клеток перицикла и камбия. Выявлены существенные различия анатомического строения клубнеобразующих и неклубнеобразующих столонов картофеля и топинамбура. У клубнеобразующих столонов в два раза больше сосудов ксилемы, сосуды крупнее, развита вторичная ксилема. У неклубнеобразующих столонов вторичная ксилема неразвита, а в первичной ксилеме меньше сосудов

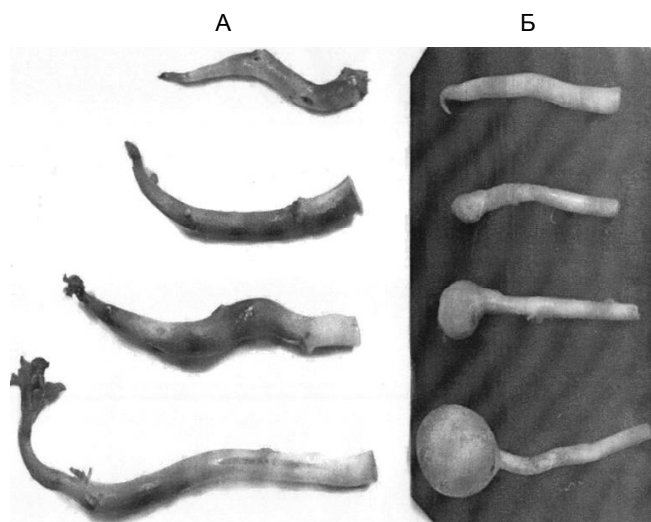


Рис. 2. Сарменты (А) и столоны (Б) *Solanum demissum* Lindl. на различных фазах вегетативного развития [18].

и их диаметр в три раза меньше, чем у клубнеобразующих столонов. Паренхимные клетки флоэмы клубнеобразующих столонов отличаются большим числом и размером крахмальных зерен, что свидетельствует о более интенсивном притоке ассимилятов в субапикальную часть клубнеобразующего столона по сравнению с неклубнеобразующим.

Корневище – эволюционно более древнее образование, чем стolon, выполняет не только функцию расселения, но и сохранения вида. Анатомическая структура многолетних подземных побегов – корневищ – изучена слабо. Показано, что у узкоспециализированных грушанковых, принадлежащих к древнему по происхождению таксону, анатомическая структура корневищ слабо варьирует в зависимости от экологических условий произрастания [44, 45]. В отличие от грушанковых корневища видов рода *Potentilla* весьма разнообразны по анатомическому строению и обнаруживают определенное сходство с моделями анатомической структуры побегов лапчаток [42]. Для корневищ травянистых лапчаток характерно повышенное содержание паренхимных элементов, что отражает специализацию многолетнего побега как запасающего органа.

Нами отмечено равномерное развитие запасающей и проводящей ткани в корневищах луговых видов *Mentha arvensis* и *Achillea millefolium* и превалирование запасающей паренхимы в подземных побегах лесного вида *Pyrola rotundifolia* летом, что связано с эколого-ценотической приуроченностью, жизненной стратегией растений [9]. Механическая ткань – склеренхима, обнаруженная в корневищах *Mentha arvensis* и *Achillea millefolium*, позволяет растениям обитать в задерненных почвах луговых фитоценозов. У *Pyrola rotundifolia*, произрастающей в условиях лесной подстилки, склеренхима не выявлена. Показано, что основные адаптивные изменения в корневище при подготовке к зимнему периоду связаны с редукцией механической ткани, изменением числа и размеров клеток паренхимы. В целом, корневищам травянистых двудольных растений свойственно разнообразие комбинаций проводящих, запасающих и механических элементов.

В литературе малочисленны сведения об анатомической структуре подземных побегов длиннокорневищных однодольных растений. Показано общее строение корневищ пырея ползучего и ландыша майского [5]. Отмечено наличие широкой паренхимной первичной коры, внутренние клетки которой имеют одревесневшие утолщения стенок, типичные для эндодермы. В корневищах ландыша майского клетки первичной коры содержат зерна крахмала. Наружная часть центрального цилиндра представлена механической тканью, окружающей проводящие пучки. Для корневищ ландыша майского характерны закрытые проводящие пучки, разбросанные по всему поперечному сечению центрального цилиндра. Наружные пучки, примыкающие к периферии, коллатеральные, с U-образными утолщениями ксилемы. Внутренние пучки амфиазальные: ксилема в них окружает флоэму.

По нашим данным [33], более 50 % общего объема корневища многолетнего злака двукисточника тростникового (*Phalaroides arundinacea*) представлено паренхимой первичной коры. Парциальный объем центрального цилиндра около 40 %. Первич-

ная кора и центральный цилиндр разграничены эндодермой, в клетках которой отмечены хорошо развитые U-образные утолщения оболочек. Утолщения имеют четко выраженные слои: темные полосы суберины чередуются со светлыми прослойками полисахаридов [2]. В летний период обнаружено в среднем 17 слоев. На поперечном срезе корневища злакового многолетника насчитывается более 70 проводящих пучков коллатерального типа, парциальный объем которых в корневище составляет немногим более 10 %. С наступлением осени, когда конус нарастания большинства корневищ многолетних злаков формирует зачатки фотосинтезирующих листьев (переход в сармент), наблюдали существенные изменения в анатомической структуре: сокращается на 38 % площадь сечения поперечного среза корневища, уменьшается доля центрального цилиндра и увеличивается парциальный объем коровой паренхимы. Это свидетельствует об усилении запасающей функции и снижении активности транспортных процессов корневищ в связи с подготовкой растений к перезимовке. Обнаружено уменьшение числа слоев во вторичном утолщении клеток эндодермы и снижение толщины слоистых клеточных оболочек эндодермы. Возможно, содержимое клеточных оболочек эндодермы вовлекается в процессы накопления клетками низкомолекулярных сахаров, что повышает устойчивость корневищ к низким температурам.

В целом, анализируя данные литературы [41, 42, 45] и результаты собственных исследований [9, 29, 33] следует отметить, что анатомическое строение подземных побегов корневищных травянистых растений обусловлено многолетним развитием, запасающей функцией и снижением опорной нагрузки. По сравнению со столонами, у которых запасающая ткань выражена слабо, и клубнями, где эта ткань составляет почти всю их массу, для корневищ характерно примерно одинаковое развитие запасающей паренхимы и проводящих тканей. Анатомическая структура подземных побегов – корневищ – во многом обусловлена эколого-ценотической приуроченностью вида, его жизненной стратегией.

Ростовые ориентации подземных побегов

Известно, что органы побеговой природы проявляют положительный фототропизм (изгибаются по направлению к источнику света) и отрицательный гравитропизм (растут в противоположную от центра Земли сторону). Физиологические механизмы этих реакций изучаются давно и раскрыты основные закономерности [30, 49, 55, 57, 65-68]. Классические представления по механизмам ростовых движений ортотропных органов представлены теорией Холодного-Вента [49, 67]. Согласно этой теории, фото- и гравитропические ростовые реакции растений являются результатом поперечной электрической поляризации ткани, при которой ИУК транспортируется к положительно заряженным участкам растительной ткани. Одностороннее освещение, вызывающее фототропический изгиб, является причиной концентрирования ауксина на затененной стороне. Существуют и другие данные, свидетельствующие о накоплении ингибиторов, вызывающих фототропический изгиб [30]. Предполагается, что

при фототропизме формируется латеральный градиент веществ, подавляющих ауксиновую активность, в частности ксантоксина, который может синтезироваться при фотолизе виолаксантина. В гравитропической реакции надземных осевых органов и корней участвует кальций. Латеральные потоки ауксина направлены к нижней стороне, а ионы Ca^{2+} транспортируются к верхней стороне гравистимулированных надземных органов растений [30]. Перемещение ионов Ca^{2+} , индуцированное ИУК, связано с действием ауксина на работу протонной помпы и с изменениями в работе систем мембранного транспорта ионов Ca^{2+} (Ca^{2+} -каналы, Са/Н обменники, Са-АТФазы).

Реакции отрицательного гравитропизма и положительного фототропизма органов побеговой природы являются фитохромзависимыми. Эпикотиль, гипокотиль растут вертикально (ортотропно) к поверхности почвы и реагируют на естественный свет и красную часть спектра торможением роста и выпрямлением верхушечной «петли». Корни, корневища, столоны, в отличие от надземных ортотропных побегов, характеризуются отрицательным фототропизмом (изгибаются в противоположную от источника света сторону) и положительным гравитропизмом (растут по направлению к центру Земли). Физиологические механизмы гипо- и эпигеодиагравитропизма базальных побегов (корневища, столоны, усы, плети) долгое время оставались неизвестными науке [48, 53]. В отличие от надземных ортотропных побегов, корневища, столоны продолжительное время или постоянно растут в горизонтальном (диатропном) положении под или на поверхности почвы, не проявляя грави- и фототропических реакций.

На основе многочисленных экспериментов впервые изучены механизмы ростовых ориентаций и выявлена роль фитохрома в ориентации подземных побегов – столонов и корневищ. Показано, что декапитация надземного побега и продолжительность фотопериода не влияют на ориентацию роста подземных побегов [14-18]. В опытах по влиянию света на морфогенез корневищ, столонов и сарментов доказано, что ориентация роста подземных побегов контролируется фитохромной системой [17, 18]. Фитохром в форме красного ($\Phi_{\text{Кс}}$) обуславливает поддержание горизонтального роста корневищ и столонов под поверхностью почвы, а фитохром в форме дальнего красного ($\Phi_{\text{ДКс}}$) препятствует выходу верхушки побегов на поверхность почвы. Регуляторные функции фитохрома реализуются в зависимости от процессов органогенеза конуса нарастания подземного побега. Фотофобный период развития подземного побега характеризуется образованием метамеров с чешуевидными листьями, диагравитропизмом, отрицательным фототропизмом. В фотофильный период происходит образование зеленых развитых листьев, побеги проявляют положительный фототропизм. Спектральный состав света является важнейшим фактором, определяющим интенсивность побегообразования и, следовательно, продуктивность и устойчивость ценопопуляций. Под плотным пологом соотношение красный свет/дальний красный свет сдвинуто в сторону дальнего красного, что является одной из причин подавления побегообразования. Скашивание или стравливание вос-

становливает соотношение, что благоприятствует интенсивному отрастанию и формированию корневищами новых надземных побегов.

Среди большого разнообразия многолетних растений широко представлена группа – ползучие травы с наземными горизонтально растущими (эпигеодиагравитропными) побегами (столоны, усы, плети), формирующие огромные клоны. Наземно-ползучие побеги, как и подземные горизонтально растущие побеги, играют важную роль в вегетативном размножении, расселении травянистых многолетников. Проблема ростовых ориентаций эпигеодиагравитропных побегов остается до конца не исследованной. Работы по физиологии роста показали, что горизонтальная ориентация и рост наземно-ползучего побега по поверхности почвы не зависят от декапитации главного надземного побега, продолжительности фотопериода, одностороннего воздействия светом, обработки фитогормонами [17]. Эпигеодиагравитропизм существует у представителей разных таксонов высших растений, что позволяет изучать этот тип тропизма с эволюционной точки зрения.

Подземный меристематический потенциал корневищных многолетних растений

Отрастание, продуктивность и устойчивость растений в фитоценозах во многом определяются интенсивностью ветвления корневищ, формированием подземного банка почек. Оценка подземного банка почек – одна из наименее изученных проблем, связанных со структурой подземного метамерного комплекса. В литературе используют понятие «органогенный потенциал» (ОП), характеризующий численность апикальных меристем в вегетативной и репродуктивной сферах растения [3]. На начальных этапах развития у растений закладывается значительный запас меристемных зачатков вегетативных и репродуктивных органов, который полностью в нормальных условиях не реализуется. ОП (резерв) создавался у растений в процессе эволюции для того, чтобы обеспечить семенное или вегетативное воспроизведение и сохранить вид при различных условиях внешней среды. ОП подземных побегов корневищных и столонообразующих многолетних растений мы называем *подземным меристематическим потенциалом* (ПМП). ПМП – это количество узлов (меристематических очагов) на подземных побегах. Реализация ПМП обусловлена видовыми особенностями, экологическими и ценоценозными условиями произрастания. ПМП у травянистых многолетников зависит от степени ветвления корневищ, определяет интенсивность побегообразования и является основой при отрастании растений на пастбищах и сенокосах или после перезимовки. Способность сообществ к самоподдержанию и самовосстановлению определяется подземным банком вегетативных меристем и семян. В литературе имеются данные о структуре почвенного банка семян луговых фитоценозов в зоне хвойно-широколиственных лесов [8]. В зависимости от видового разнообразия луговых сообществ, количество всхожих семян варьирует от 430 до 7750 шт./м². В хвойных фитоценозах обнаружено 2000-3000, широколиственных лесах – 5000-10000 семян/м². В популяциях растений высокотравных прерий в Северной Америке количество жизне-

способных семян находится в пределах от 100 до более 6000 шт./м² [52].

В литературе представлены лишь единичные сведения о подземном банке почек на корневищах. Основу подземного банка меристем в высокотравных прериях Канзаса в Северной Америке формируют многолетние корневищные злаки (например, *Panicum virgatum*, *Andropogon gerardii*, *Sorghastrum nutans*) [52]. Подземный банк почек злаковых трав варьирует в зависимости от климатических условий года и частоты пожаров от 360 до 1800 почек/м². В популяциях с частыми пожарами плотность почек корневищ и активность их отрастания была значительно выше, чем в прериях с редкими пожарами. Авторы подчеркивают фундаментальную роль вегетативной репродукции, подземного меристематического банка почек в структуре и динамике популяций растений высокотравных прерий, представленных многолетними корневищными злаками (70 %) и разнотравьем (30).

Длиннокорневищные виды в большинстве характеризуются симподиальным ветвлением, что приводит к развитию большого числа боковых побегов. В результате корневища интенсивно ветвятся и формируют большое количество подземных метамеров. По нашим данным [26, 27], плотность подземных узлов, сформированных клонами двукисточника тростниковидного третьего года жизни, составляла более 50 тыс./м², растениями пырея ползучего – более 26, тысячелистника обыкновенного и мяты полевой – в среднем по 3–5 тыс./м². Основной фонд узлов корневищ образуется во второй половине вегетации. Значительный резерв подземных узлов обеспечивает вегетативное размножение, высокую устойчивость корневищных злаков в различных экологических условиях. Однодольные травянистые многолетники, образующие длинные корневища, характеризуются большим количеством узлов на подземных побегах.

Апикальное доминирование в пределах подземного побега

В литературе достаточно полно описано явление апикального доминирования [36, 48, 49, 53]. Верхушка побега, куда входят апикальная меристема и развивающиеся листья, является зоной меристематической активности и морфогенеза, служит аттрагирующим центром и может быть сенсорной зоной. Под контролем верхушки находятся зона растяжения побега и образования проводящих пучков, рост и ориентация боковых побегов, процессы корнеобразования. В примордиях и развивающихся молодых листочках апикальной почки главного побега синтезируется наибольшее количество ауксина (ИУК), что позволяет ей конкурировать с пазушными почками за трофические факторы и фитогормоны, в первую очередь, за цитокинин. ИУК индуцирует работу Н⁺-помпы в мембранах, активизируя деление и рост клеток, создает эффект аттрагирования питательных веществ и метаболитов. По В.В. Полевому [36], одним из основных принципов функционирования доминирующих центров – верхушки побега и корня – является создание гормонального, электрофизиологического и трофического физиологических полей (градиентов). Гормональное «поле», образованное полярным транспортом ИУК, создает

аттрагирующую зону для фитогормонов, ассимилятов и минеральных веществ, обеспечивает формирование мощных проводящих пучков. Предполагается, что полярный транспорт ауксина тормозит отток ИУК из пазушных почек, что приводит к синтезу в них этилена. Этилен снижает синтез ауксина и активизирует образование АБК, что может быть причиной торможения роста боковых почек.

Данные о значении апикальной почки в регуляции роста боковых почек подземного побега немногочисленны [12, 39, 61, 63]. Показано, что ветвление столонов *Helianthus tuberosus* L. и корневищ *Anemone nemorosa* L. усиливалось при механическом повреждении их апикальной части или при ее естественном отмирании [12, 39]. Освобождение пазушных почек от апикального доминирования у корневищ пырея ползучего происходит уже через 24–48 ч после декапитации и связано со снижением концентрации фитогормона АБК [61, 63]. Принцип апикального доминирования на уровне гормональных и трофических взаимосвязей действует в пределах подземного побега [17, 24, 59]. В наших опытах повреждение, отчленение или обработка ингибитором роста хлорхолинхлоридом апикальной части столонов *Stachys sieboldii*, видов рода *Helianthus* и *Solanum* приводили к усилению линейного роста боковых подземных побегов, но их число при этом не изменялось. По-видимому, число боковых почек определяется на ранних этапах развития подземного побега, что является одним из механизмов надежности вегетативного размножения и поддержания вида в фитоценозе. Апикальная почка надземного побега регулирует ориентацию роста боковых побегов [36, 53]. Механизм, благодаря которому апикальная почка способствует отклонению растущих боковых побегов от вертикали, не совсем ясен. В боковых почках концентрация ИУК больше, чем в стебле, что приводит к образованию этилена, способствующего плагиотропному росту – росту под углом к оси главного побега. Известно, что благодаря этилену дистальная часть стебля этиолированных проростков изогнута в виде крючка. Избыток этилена вызывает эпинастию (опускание) листьев, при котором увеличивается величина угла между листом и стеблем.

Возникает закономерный вопрос: влияет ли направление роста апикальной почки подземного побега на ориентацию роста боковых почек? Экспериментально было показано, что ориентация роста боковых почек не контролируется апикальной почкой подземного побега [18, 24]. Установлено, что извлеченные на поверхность почвы подземные побеги «уходят» в почву, проявляя отрицательный фототропизм (рис. 3). Реакция боковых почек зависела от условий их заложения: почки, сформированные в темноте, проявляли отрицательный фототропизм, на свету – положительный. Такие ростовые реакции обнаружены нами у корневищ (тысячелистник, мята, кострец, канареечник) и столонов (картофель, топинамбур, стахис Зибольда). Автономность ростовых реакций боковых почек обеспечивает успех вегетативного размножения травянистых многолетников, формирующих фитоценозы в широком диапазоне климатических и эколого-географических условий.

В целом, принцип апикального доминирования, хорошо изученный на надземных побегах, действует и в пределах подземного побега, однако, в отличие от надземного, ориентация роста боковых почек не находится под контролем апикальной почки подземного побега.

**Подземный метамерный комплекс
в донорно-акцепторной системе
клубнеобразующих и корневищных видов**

Клубнеобразующие и корневищные многолетние травянистые растения представляют большой интерес для развития концепции о доминирующих центрах целого растительного организма. Классические представления о донорно-акцепторной системе (ДАС) сложились в 70-е годы XX в. как результат изучения взаимодействия органов, производящих и потребляющих ассимиляты [32, 65]. Акцепторами являются зоны запасаения или интенсивного использования ассимилятов (меристемы), донорами – листья и другие зеленые части растения.

Основным акцептором у клубнеобразующих растений является специализированный орган запасаения ассимилятов – клубень. Клубнеобразование – это процесс разрастания тканей видоизмененного побега с накоплением в запас ассимилятов для последующего обеспечения функции почки (формирование нового побега). В литературе существует множество данных о факторах, влияющих на клубнеобразование [4, 11, 34, 51, 54, 56, 58, 65]. Клубнеобразованию способствует короткий день, высокая освещенность и уровень накопления углеводов. Процесс подавляется высокими температурами и избыточным азотным питанием. В клубнеобразовании принимают участие все известные фитогормоны: ауксины, гибберелины, абсцизины, цитокинины, а также этилен. Особую роль в процессе формирования клубней играют цитокинины и абсцизовая кислота, которые усиливают этот процесс у количественно-короткодневных и нейтральных по фотопериодической реакции клубнеобразующих видов растений картофеля (сорта *Solanum tuberosum*), топинамбура (сорта *Helianthus tuberosus*) [22]. У видов с абсолютной фотопериодической реакцией клубнеобразования (*Solanum demissum*, *S. acaule*, *Ullucus tuberosus*, *Helianthus rigidus*) только короткий день индуцирует процесс формирования клубней. Установлено, что в условиях короткого дня с пониженными температурами увеличивается соотношение абсцизовая кислота/гиббереллины (АБК/ГК) [34, 47, 51, 54, 58, 60, 65]. В результате тормозится рост столонов, вызываемый гиббереллинами. В дальнейшем форми-

рование клубней происходит благодаря преобладанию цитокининов над индолилуксусной кислотой (ЦК/ИУК). Существует мнение, что в процессе инициации клубнеобразования преимущественное значение имеют цитокинины, а в ходе дальнейшего формирования клубня – ауксины и абсцизовая кислота [38]. Выдвинуто предположение, что ЦК и ИУК влияют на приток ассимилятов и аттрагирующую способность на ранних стадиях роста клубней картофеля, а АБК регулирует крахмалсинтезирующую активность на более поздних этапах [4]. Несмотря на большой поток информации о механизмах формирования клубней, до сих пор остается дискуссионным вопрос об индукторе клубнеобразования. Имеются лишь сведения о возможном участии в индукции этого процесса различных веществ: соланина, кумарина [60] и жасмонатов [56].

Переход столона в клубень определяет новый уровень донорно-акцепторных отношений (ДАО) в системе целостного растения, когда основной поток ассимилятов направлен в подземную часть для роста запасающих органов. В свою очередь, интенсивности использования ассимилятов при формировании клубней по принципу обратной связи контролирует интенсивность фотосинтеза [6, 32]. Изучение донорно-акцепторных взаимосвязей клубнеобразующих видов является важным в практическом аспекте для увеличения продуктивности клубней – хозяйственно ценной части урожая. На различных видах картофеля и растениях стахиса Зибольда нами показано, что количе-

ственно-короткодневные по фотопериодической реакции клубнеобразования растения воспринимают воздействие коротким днем и ингибитором роста (хлорхолинхлоридом) как стрессовый фактор и сигнал к завершению вегетации [6, 19, 20, 28, 43]. В результате перехода на новый уровень ДАО рост ограничивается путем накопления ингибиторов (АБК), а текущие и временно депонированные ассимиляты усиленно запасаются в специализированных органах. Основным механизмом изменения ДАО связан с действием короткого дня и ингибиторов роста на эндогенный баланс фитогормонов (ГК/АБК), контролирующих клубнеобразование и рост клубней [26, 43].

Многолетние злаковые и клубнеобразующие растения, формирующие корневища, отличаются морфофизиологической организацией донорно-акцепторной системы (ДАС) от клубнеобразующих растений. Особенностью злаковых растений является отсутствие доминирующего аттрагирующего центра, где бы усиленно запасались питательные вещества. С использованием фотосинтези-

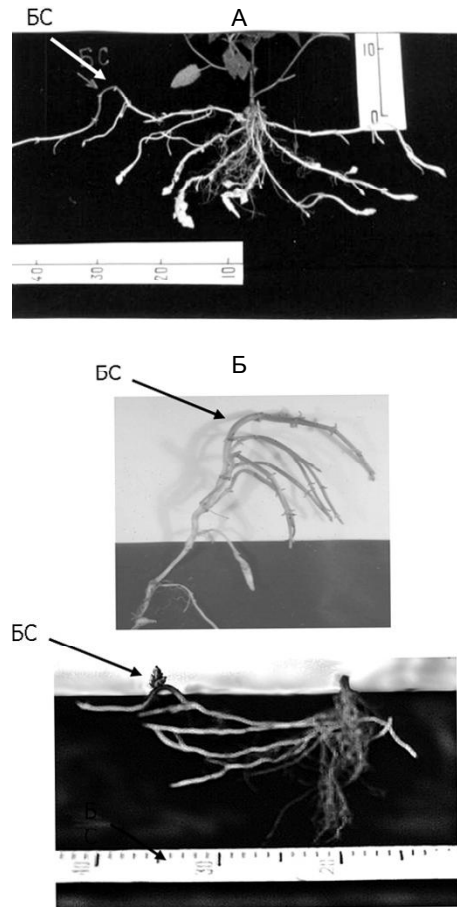


Рис. 3. Реакция подземного побега стахиса Зибольда на свет: А – выход побега на поверхность почвы; Б – побег, извлеченный на поверхность почвы. БС – белый свет [23].

чески ассимилированного меченого углерода установлено, что зрелые листья многолетних короткокорневищных злаковых растений использовали на обновление структур 25-30 % продуктов фотосинтеза [35]. Распределение ассимилятов в репродуктивные органы контролировалось их сравнительно небольшой емкостью и слабой аттрагирующей способностью. В стеблях многолетних злаков отмечено высокое содержание радиоактивного углерода, что связано с их существенной долей (40 %) в биомассе растений, наличием интеркалярных меристем, влагалищ листьев и временным депонированием ассимилятов при транспорте. Осенью в подземной части мятлика и лисохвоста обнаружено 10 и 80 % метки соответственно. Запасные фонды корней и корневищ (до 40 %) активно использовались на формирование ассимиляционного аппарата, особенно первых листьев травостоя, во время весеннего отрастания. После отрастания надземных частей существенная доля метки оставалась в подземной части, что свидетельствует об использовании запасных веществ в первую очередь на рост корней и корневищ. В целом, у многолетних короткокорневищных злаков, по сравнению с однолетниками, важную роль в запасании и распределении углерода играет хорошо развитая подземная часть, доля которой в биомассе целого растения может составлять от 30 до 80 % в зависимости от фазы развития.

Нами получены новые данные о морфофизиологии и роли подземного метамерного комплекса в ДАС длиннокорневищных многолетних злаков [26, 27]. Подземный побеговый комплекс определяет жизненную форму «травянистый многолетник». Он существует непрерывно, тогда как надземные побеги отмирают ежегодно; перезимовывают корневища с почками возобновления. О важной роли подземного метамерного комплекса в ДАС растений можно судить по следующим физиологическим показателям: дыхательная активность, накопление и состав биомассы, доля в биомассе целого растения. Так, корневища трехлетних растений канареечника тростниковидного и костреца безостого составляли до 50 % биомассы растений, формировали большое количество меристем подземного фонда вегетативной репродукции (более 1 тыс. шт./растение, или 50 тыс. шт./м²). Корневища характеризовала высокая метаболическая активность, о чем свидетельствуют интенсивность дыхания (1.5 мгСО₂ г сухой массы ч) и содержание азота (3.5 % сухой массы).

Воздействия на надземную часть длиннокорневищных злаков (скашивание, обработка регуляторами роста) не оказывали существенного влияния на количество и биомассу подземных побегов. Через три недели (фаза колошения) после скашивания растения канареечника тростниковидного не уступали контрольным по количеству надземных побегов. Через семь недель (фаза созревания семян) число надземных побегов у контрольных и опытных растений было одинаковым и составляло в среднем 160 шт. После удаления надземных побегов у корневищ опытных растений на 25-30 % повышалось дыхание, что свидетельствует об их морфогенетической и метаболической активности, связанной с формированием новых надземных побегов. Физиологические реакции на действие ретарданта (хлорхолохлорид) выражались в увеличении дли-

ны метамеров и повышении концентрации сахаров в корневищах растений костреца безостого. К концу вегетационного периода обработанные и контрольные растения не отличались по морфологической структуре корневищ, накоплению биомассы и ее физиологической активности. Следовательно, подземный метамерный комплекс многолетних длиннокорневищных злаковых растений проявляет определенную автономность и реализует морфогенетическую программу генома в конкретных условиях вегетационного периода независимо от воздействий на ортотропные побеги. Такая консервативность роста подземного побегового комплекса обеспечивает высокую конкурентоспособность и устойчивость злаковых многолетних растений в растительных сообществах.

Изучение коррелятивных взаимосвязей в системе целого растения способствует решению важных теоретических вопросов, например, выяснению причин образования формы растительного организма и его частей. К тому же, зависимость роста одних органов от других можно проанализировать на основе только лишь количественных морфологических характеристик. На существование взаимосвязей в процессе формирования надземных и подземных побегов у видов и форм рода *Helianthus* указывает постоянство соотношения между числом метамеров надземных и подземных побегов [24, 25]. Соотношение между числом метамеров надземных и подземных побегов у представителей рода составляло 3:1 и не зависело от фазы роста. В период, когда надземные побеги формировали 12 метамеров, подземные побеги – в среднем четыре. Следовательно, начало образования подземных побегов приходится на период, когда в надземной части формируются третий и четвертый метамеры, чем и объясняется резкое торможение их роста. В этот период, очевидно, происходит переключение морфогенетической программы с роста метамеров надземной части на формирование подземных органов вегетативного размножения. Следовательно, по количеству метамеров надземной части можно судить о степени развития подземных побегов у видов и форм рода. Выявленная закономерность может быть использована при разработке методов управления ростом подземных побегов.

Заключение

В результате многолетнего изучения структурно-функциональной организации подземного метамерного комплекса травянистых многолетних растений выявлены закономерности заложения, ростовых ориентаций и ветвления подземных побегов, установлены ростовые корреляции между надземными и подземными побегами и в пределах подземного побега, определены важнейшие функциональные параметры столонов, клубней и корневищ. Показано, что формирующие подземные побеги почки закладываются на II этапе органогенеза надземного ортотропного побега. Установлено, что в отличие от корневищ и столонов, сарменты способны переходить из диа- в ортотропный рост, минуя период покоя. Ростовую ориентацию подземных побегов контролирует фитохромная система, регуляторные функции которой реализуются в зависимости от процессов органогенеза конуса нарастания под-

земного побега. Особенности анатомической структуры корневищ, столонов и клубней обусловлены продолжительностью развития, запасающей функцией и снижением опорной нагрузки. По сравнению с надземными побегами, для подземных характерна редукция механических элементов, более сильное развитие покровных тканей, эндодермы, запасающей паренхимы. Апикальная почка подземного побега регулирует рост и развитие боковых почек на гормональном и трофическом уровнях. Однако ориентация роста боковых почек не находится под контролем апикальной почки и зависит от условий их заложения. На основе изучения морфологической структуры подземного метамерного комплекса длиннокорневищных злаковых растений показан высокий подземный меристематический потенциал. Подземный банк вегетативных меристем может составлять более 50 тыс. шт./м², что в несколько раз превышает банк семян. Подземный метамерный комплекс характеризуют интенсивный метаболизм, формирование большого запаса меристем, высокая способность к самовосстановлению и саморегуляции, что и определяет его ведущую роль в донорно-акцепторной системе травянистых многолетних растений.

Несмотря на существенные достижения в познании морфофизиологии подземного метамерного комплекса, выявлении некоторых экологических и эволюционных аспектов его формирования, остается целый ряд нерешенных проблем. В систематическом изучении нуждаются вопросы морфологической структуры и анатомии, морфогенеза и изменчивости, метаболической активности подземных побегов растений разных таксонов, жизненных форм и эколого-ценотических групп. Перспективно изучение подземного банка вегетативных меристем, что позволит оценить устойчивость и продуктивность травянистых многолетников, их роль в самоподдержании и самовосстановлении травянистых сообществ. Результаты исследований имеют не только теоретическое, но и важное практическое значение, так как могут найти применение при управлении пастбищами и сенокосами, восстановлении нарушенных земель, повышении продуктивности растений лекарственного и пищевого значения. Актуальность таких исследований возрастает в условиях северных широт, где формирование и созревание семян часто затруднено и вегетативная репродукция является основным способом для выживания вида.

ЛИТЕРАТУРА

1. Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень / Ал.А. Федоров, М.Э. Кирпичников, З.Т. Артюшенко. М.-Л., 1962. С. 55-59.
2. Атлас ультраструктуры растительных тканей / Под ред. М.Ф. Даниловой, Г.М. Козубова. Петрозаводск, 1980. С. 307-320.
3. (Ахундова В.А.) Морфогенез и продуктивность растений / В.А. Ахундова, З.А. Морозова, В.В. Мурашев и др. М.: Изд-во МГУ, 1994. 160 с.
4. (Борзенкова Р.А.) Действие фитогормонов на крахмалсинтезирующую способность в процессе роста клубней картофеля / Р.А. Борзенкова, Е.А. Собянина, А.А. Поздеева и др. // Физиология растений, 1998. Т. 45, № 4. С. 557-566.
5. Головки Т.К. Фотосинтез и дыхание в связи с клубнеобразованием у картофеля // Регуляция роста и развития картофеля / Под ред. М.Х. Чайлаханяна, А.Т. Мокроносова М.: Наука, 1990. С. 13-20.

6. Головки Т.К., Табаленкова Г.Н. Влияние хлоролинхлорида на крахмалсинтезирующую способность и урожай клубней картофеля // Физиология растений, 1989. Т. 36, вып. 3. С. 544-550.

7. Голубев В.Н. Материалы к эколого-морфологической и генетической характеристике жизненных форм травянистых растений // Бот. журн., 1957. Т. 42, № 7. С. 1055-1072.

8. Иванова Т.В. Структура почвенных банков семян луговых фитоценозов в поймах средней и малых рек Республики Марий Эл: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2004. 22 с.

9. Козырева Ю.В., Плюснина С.Н., Маслова С.П. Сезонные изменения анатомической структуры корневищ травянистых многолетних растений // Актуальные проблемы биологии и экологии: Матер. докл. XVII всерос. молодеж. науч. конф. Сыктывкар, 2010. С. 229-231.

10. Коровкин О.А. Морфогенез вегетативных органов *Helianthus tuberosus* L. при выращивании растений из семян // Изв. ТСХА, 1985. Вып. 4. С. 38-43.

11. Космортвов В.А. Биология картофеля в Коми АССР. Л.: Наука, 1968. 249 с.

12. Куперман Ф.М. Морфофизиология растений. М.: Высш. школа, 1977. С. 43-75.

13. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений (обзор проблемы). М.: Наука, 1981. С. 4-13.

14. Маркаров А.М. Морфофизиология подземных побегов травянистых многолетних растений (рост, гео- и фототропизмы, развитие): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1996. 47 с.

15. Маркаров А.М. Подземный метамерный комплекс корневищных и столонообразующих травянистых многолетников. Сыктывкар, 1994. 20 с. – (Сер. Науч. докл. / Коми НИЦ Уро РАН; Вып. 339).

16. Маркаров А.М., Головки Т.К. Ростовая ориентация подземных побегов многолетних травянистых растений 1. Декапитация надземного побега и продолжительность фотопериода не влияют на ориентацию роста корневищ и столонов // Физиология растений, 1995. Т. 42, № 4. С. 526-532.

17. Маркаров А.М., Головки Т.К. Ростовая ориентация подземных побегов многолетних травянистых растений 2. Влияние света на ориентацию роста корневищ и столонов // Физиология растений, 1995. Т. 42, № 4. С. 533-538.

18. Маркаров А.М., Головки Т.К. Ростовая ориентация подземных побегов многолетних травянистых растений 3. Морфофизиология подземных побегов и развитие сарментов // Физиология растений, 1995. Т. 42, № 5. С. 709-717.

19. Маркаров А.М., Головки Т.К., Табаленкова Г.Н. Влияние фотопериода на морфофункциональные характеристики трех видов картофеля // Физиология растений, 1993. Т. 4, № 1. С. 40-45.

20. Маркаров А.М., Головки Т.К., Табаленкова Г.Н. Морфофизиология клубнеобразующих растений. СПб.: Наука, 2001. 208 с.

21. (Мартыненко В.А.) Флора северо-востока европейской части СССР как ботанико-географическая система / В.А. Мартыненко, Г.В. Железнова, М.В. Гецен и др. Сыктывкар, 1987. 22 с. – (Сер. Науч. докл. / Коми филиал АН СССР; Вып. 166).

22. (Machackova I.) Photoperiodic control of growth, development and phytohormone balance in *Solanum tuberosum* / I. Machackova, T.N. Konstantinova, L.I. Sergeeva et al. // Physiol. Plantarum., 1998. Vol. 102. № 2. P. 272-278.

23. Маслова С.П. Влияние апикальной почки на рост боковых почек подземного побега // Физиология растений, 2001. Т. 48, № 5. С. 773-776.

24. Маслова С.П. Особенности роста и развития надземных и подземных побегов представителей рода *Helianthus* // Бюл. ГБС, 2002. Вып. 184. С. 46-51.

25. (Маслова С.) Maslova S. The growth correlation in stoloniferous plants // Horticulture and vegetable growing, 2004. № 23 (2). P. 65-73. – (Sci. works

of the Lithuanian institute of horticulture and Lithuanian university of agriculture).

26. (Маслова С.П.) Подземный метамерный комплекс в донорно-акцепторной системе корневищных многолетних злаков *Bromopsis inermis* и *Phalaroides arundinacea* / С.П. Маслова, Т.К. Головки, С.В. Куренкова и др. // Физиология растений, 2005. Т. 52, № 6. С. 839-847.

27. (Маслова С.П.) Морфофизиологические характеристики и химический состав фитомассы *Bromopsis inermis* (Poaceae) / С.П. Маслова, С.В. Куренкова, Г.Н. Табаленкова и др. // Растительные ресурсы, 2005. Т. 41, вып. 3. С. 87-95.

28. Маслова С.П., Головки Т.К. Рост и вегетативное размножение *Stachys sieboldii* Mig. в условиях европейского Севера // Растительные ресурсы, 2000. № 4. С. 8-12.

29. Маслова С.П., Маркаров А.М., Бабак Т.В. Особенности морфофизиологической и анатомической структуры представителей рода *Helianthus* // Современные проблемы сельского хозяйства. Калининград, 2002. С. 242-252.

30. Медведев С.С. Физиологические основы полярности растений. СПб., 1996. 159 с.

31. Михалевская И.С. Анатомические особенности корневищ некоторых многолетних трав // Жизненные формы, структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981. С. 141-160. – (Тр. МОИП. Отд-ние биол.; Т. 56).

32. Мокронос А.Т. Эндогенная регуляция фотосинтеза в целом растений // Физиология растений, 1978. Т. 28, № 5. С. 938-950.

33. Плюснина С.Н., Маслова С.П. Анатомическое строение корневища *Phalaroides arundinacea* (Poaceae) // Бот. журн., 2010. Т. 95, № 7. С. 947-956.

34. Мокронос А.Т. Клубнеобразование и донорно-акцепторные связи у картофеля // Регуляция роста и развития картофеля / Под ред. М.Х. Чайлахяна, А.Т. Мокроносова М.: Наука, 1990. С. 6-12.

35. Назаров С.К., Головки Т.К. Некоторые физиологические аспекты продукционного процесса многолетних трав на примере мятлики и лисохвоста в условиях Коми АССР // Сельскохозяйственная биология, 1983. № 11. С. 15-20.

36. Полевой В.В. Роль ауксина в регуляции роста и развития растений // Гормональная регуляция онтогенеза растений. М.: Наука, 1984. 87 с.

37. Полевой В.В., Саламатова Т.С. Физиология роста и развития растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1991. 240 с.

38. Пузина Т.И., Кириллова И.Г. Градиенты содержания свободных фитогормонов в стебле картофеля в связи с клубнеобразованием // Физиология растений, 1996. Т. 43, № 6. С. 915-919.

39. Рысин Л.П., Рыпина Г.П. Морфоструктура подземных органов лесных травянистых растений. М.: Наука, 1987. 204 с.

40. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. школа, 1962. 377 с.

41. Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И. О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников // Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1965. Т. 70, вып. 1. С. 61-81.

42. Степанова А.В. Разнообразие анатомического строения корневищ в роде *Potentilla* (Rosaceae) // Бот. журн., 2005. Т. 90, № 9. С. 1378-1388.

43. Табаленкова Г.Н., Маркаров А.М., Головки Т.К. Регуляция клубнеобразования *Solanum andigenum* св. *zhukovskii* // Физиология растений, 1998. Т. 45, № 1. С. 33-36.

44. Таршиш Л.Г. Морфолого-анатомические особенности подземных органов некоторых видов цветковых растений в связи с их адаптацией к экологическим условиям // Экология, 2005. № 2 (1). С. 97-105.

45. Таршиш Л.Г. Структурное разнообразие подземных органов высших растений. Екатеринбург, 2003. 173 с.

46. Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных М.-Л.: Наука, 1964. 235 с.

47. Уоринг Ф.Ф. Физиология клубнеобразования и роль фитогормонов // Гормональная регуляция онтогенеза растений. М.: Наука, 1984. С. 55-70.

48. Уоринг Ф., Филлипс И. Рост растений и дифференцировка. М.: Мир, 1984. 515 с. – (Wareing P., Phillips I. Growth and differentiation in plants. Oxford: Pergamon Press, 1981).

49. Холодный Н.Г. Фитогормоны. Очерки по физиологии гормональных явлений в растительном организме. Киев: Изд-во АН УССР, 1939. 265 с.

50. Хохряков А.П. Эволюция биоморфологии растений. Новосибирск: Наука, 1981. 202 с.

51. Чайлахян М.Х. Фотопериодическая и гормональная регуляция клубнеобразования у растений. М.: Наука, 1984. 64 с.

52. Benson E.J., Hartnett D.C., Mann K.H. Below-ground bud banks and meristem limitation in tallgrass prairie plant populations // Amer. J. Bot., 2004. Vol. 91, № 3. P. 416-421.

53. Cline M.G. Apical dominance // Bot. Rev., 1991. Vol. 5, № 4. P. 318-358.

54. Jackson S.D. Multiple Signaling Pathways Control Tuber Induction in Potato // Plant Physiol., 1999. Vol. 119, № 1. P. 1-8.

55. Hensel W. Gravi- and phototropism of higher plants // Struct. Bot. Physiol. Genet. Taxonomy. Geobotany. Berlin, 1986. P. 205-214. – (Progress in Botany; Vol. 48).

56. Koda Y., Takahashi K., Kikuta Y. Induction of tuberization in various plants by jasmonic acid and related compounds // Proceedings of XV international botany congress / Yokogama (Japan), 1993. P. 127.

57. Leopold A.C. What remains of the Cholodny-Went theory? Valid but not universal // Plant, cell and environment, 1992. Vol. 15, № 7. P. 777-778.

58. Okazama V., Chapman H.W. Regulation of Tuber Formation in the Potato Plant // Physiol. Plant., 1962. Vol. 15. P. 413-419.

59. (Pearce D.W.) Changes in abscisic acid and indole-3-acetic acid in axillary buds of *Elytrigia repens* released from apical dominance / D.W. Pearce, J.S. Taylor, J.M. Robertson et al. // Physiol. Plant., 1995. Vol. 94, № 1. P. 110-116.

60. Stallknecht G.F., Farnsworth S. General characteristics of coumarin – induced tuberization of axillary shoots of *Solanum tuberosum* L. cultured in vitro // Amer. Potato J., 1982. Vol. 59. P. 17-32.

61. (Taylor J.S.) Apical dominance in rhizomes of guackgrass, *Elytrigia repens*: the effect of auxin, cytokinins and abscisic acid / J.S. Taylor, J.M. Robertson, K.N. Harker et al. // Can. J. Bot. 1995. Vol. 73, № 2. P. 307-314.

62. Trewavas A.J. What remains of the Cholodny-Went theory? A summing up // Plant, Cell and Environment., 1992. Vol. 15, № 7. P. 793-794.

63. Wareing P.F. Some further aspects of control of crop processes // Crop processes in controlled environment. N.-Y.: Acad. Press, 1972. P. 363-371.

64. Warren W. J. Control of crop processes // Crop processes in controlled environment. N.-Y.: Acad. Press, 1972. P. 7-30.

65. Wareing P.F., Jennigs A. The hormonal control of tuberization in potato // Plant growth substances. Berlin: Springer, 1980. P. 293-300.

66. Wilkins M.B. Growth control mechanisms in gravitropism // Physiology movements. Berlin, 1979. P. 601-626.

67. Went F.W. Eine botanische Polaritätstheorie // Jahrb. Wiss. Bot., 1932. Vol. 76. S. 528-557.

68. (Xin X.) / X. Xin, A.A.M. van Lammeren, E. Vermeer et al. The role of gibberellin, abscisic acid, and sucrose in the regulation of potato tuber formation in vitro // Plant Physiol., 1998. Vol. 117, № 2. P. 575-584. ❖

ФИЗИОЛОГИЯ КОРНЕВИЩНЫХ МНОГОЛЕТНИХ РАСТЕНИЙ В СВЯЗИ С РОСТОМ И РЕАЛИЗАЦИЕЙ РАЗНЫХ АДАПТИВНЫХ СТРАТЕГИЙ

Согласно концепции Раменского-Грайма [14, 17], все многообразие взаимодействий растений со средой можно свести к реализации ими трех основных типов экологических стратегий. По устойчивости к стрессу, скорости роста и эффективности использования ресурсов среды растения относят к конкурентам (С), рудералам (R) и стресс-толерантам (S). Конкуренты – мощные быстро растущие виды, чаще деревья, кустарники или высокие травы – являются доминантами в условиях богатых и стабильных местообитаний, однако неустойчивы к действию стресса. Стресс-толеранты отличаются низкой скоростью роста, преобладанием вегетативного размножения и длинным жизненным циклом, способны выживать в неблагоприятных условиях. Рудералы – часто сорные растения, однолетники, малолетники с высокой скоростью роста и быстрыми темпами развития – предпочитают богатые местообитания, условия низкой конкуренции; неустойчивы к стрессу. Растения с выраженным типом первичных стратегий в природе встречаются гораздо реже, чем виды, сочетающие свойства первичных типов. Это послужило основанием для выделения вторичных типов стратегий [18].

Важную роль в формировании адаптивных стратегий имеют функциональные свойства растений. Показано, что виды, реализующие разные экологические стратегии, отличаются по фотосинтетической и дыхательной активности, использованию ассимилятов, содержанию и соотношению гормонов, конструкционной цене и составу растительной биомассы [1, 12, 13, 21, 27]. Однако полная функциональная характеристика типов экологических стратегий растений до сих пор не разработана [23]. Одним из ключевых признаков растений с разным типом адаптивной стратегии является относительная скорость роста (RGR). Стресс-толерантные растения, обитающие в условиях ограниченного снабжения ресурсами, являются медленно растущими растениями (slow-grow-



С. Маслова



Г. Табаленкова



Т. Головки

ing species) [17, 27]. Растения с конкурентными и рудеральными свойствами, занимающие богатые местообитания, способны к быстрому росту и их относят к быстро растущим видам (fast-growing species).

Из всех физиологических показателей наиболее тесно коррелирует с ростом дыхание, поставляющее метаболиты и энергию, необходимую для трансформации субстрата (ассимилятов) в биомассу [4, 25, 27]. Согласно теоретическим расчетам [26] и имеющимся в литературе экспериментальным данным [4, 22, 24], дыхательная цена синтеза 1 г биомассы эквивалентна 0.33-0.43 г глюкозы, при окислении которой выделяется 480-630 мг CO₂. Величина дыхательных затрат зависит от состава синтезируемой биомассы и, прежде всего, количества высоко восстановленных соединений – белков и липидов. Содержание азота отражает накопление белков и положительно коррелирует с относительной скоростью роста растений [5, 16, 27]. Быстро растущие виды содержат больше азота и характеризуются повышенной скоростью дыхания по сравнению с медленно растущими [21, 27]. Увеличение RGR связывают с повышением дыхания роста и поддержания, интенсивным потреблением минеральных элементов [26, 28]. Основным субстратом для синтеза структурной и запасной биомассы растений являются углеводы. Связь дыхания с фондом неструктурных сахаров осуществляется опосредованно через рост, потребности которого в метаболитах и энергии обеспечиваются за счет дыхания [4, 6]. В литературе сведения об углеводном метаболизме растений с разным типом адаптивных стратегий единичны [15]. Показано, что медленно

растущие стресс-толеранты характеризуются сравнительно высоким уровнем моносахаридов в листьях и подземной части. Считают, что накопление низкомолекулярных сахаров в листьях растений с S-типом экологической стратегии происходит в результате торможения транспорта, а в подземной части – за счет медленного использования на

рост, дыхание.

Длиннокорневищные многолетние травы широко представлены в природной флоре разных ботанико-географических зон. Они хорошо приспособляются к условиям среды благодаря способности к вегетативному размножению при помощи подземных побегов. Ранее нами было показано, что подземный побеговый комплекс (ППК) формирует и депонирует в почве огромный вегетативный меристематический потенциал [10]. Являясь важным звеном донорно-акцепторной системы [10], ППК характеризуется собственными механизмами регуляции роста и ростовых ориентаций [8, 9]. Мы полагаем, что исследование функций, отражающих рост и метаболическую активность надземных и подземных органов, может дать новую информацию о физиологических механизмах формирования и реализации экологических стратегий видов с жизненной формой «длиннокорневищный многолетник».

Цель работы – изучить структуру биомассы, дыхание, содержание азота и неструктурных углеводов у длинокорневищных многолетних растений в связи с реализацией разных типов адаптивных стратегий.

Исследования проводили в 2005-2008 гг. в средней подзоне тайги (окрестности г. Сыктывкар). В период бутонизации-цветения (июнь-июль) у 14 видов длинокорневищных многолетних растений, произрастающих в природных условиях, определяли дыхательную активность, биомассу, содержание в ней азота и растворимых углеводов. Классификацию растений по типу адаптивной стратегии проводили согласно сводке [18] и базе данных¹. Исследовали виды луговой экологи-

Табаленкова Галина Николаевна – д.б.н., доц., в.н.с. лаборатории экологической физиологии растений. E-mail: tabalenkova@ib.komisc.ru. Область научных интересов: *физиология и биохимия растений*.

¹ Флора сосудистых растений центральной России. – (<http://www.jcabi.ru/ecol>).

Таблица 1

Список и характеристика исследованных видов

Порядковый номер. Название вида	Жизненная форма	Тип адаптивной стратегии	Ценоотическая группа
CR-виды			
Poaceae			
1. <i>Bromopsis inermis</i> (Leys.) Holub (Кострец безостый)	ТДМ	С	Луговая
2. <i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert (Двукосточник тростниковый)	То же	То же	То же
3. <i>Elytrigia repens</i> L. (Пырей ползучий)	» »	С-CR	» »
Lamiaceae			
4. <i>Mentha arvensis</i> L. (Мята полевая)	» »	CR	» »
Asteraceae			
5. <i>Tussilago farfara</i> L. (Мать-и-мачеха)	» »	То же	Сорная
6. <i>Achillea millefolium</i> L. (Тысячелистник обыкновенный)	» »	CR-CS	Луговая
Hypericaceae			
7. <i>Hypericum maculatum</i> Crantz (Зверобой четырехгранный)	» »	То же	То же
S-виды			
Pyrolaceae			
8. <i>Pyrola rotundifolia</i> L. (Грушанка круглолистная)	» »	S	Лесная
Convallariaceae			
9. <i>Majanthemum bifolium</i> L. (Майник двулистный)	ТОМ	То же	То же
Trilliaceae			
10. <i>Paris quadrifolia</i> L. (Вороний глаз)	То же	S	» »
Oxalidaceae			
11. <i>Oxalis acetosella</i> L. (Кислица обыкновенная)	ТДМ	S-CS	» »
Athyriaceae			
12. <i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) New man (Голокучник трехраздельный)	П	То же	» »
Ericaceae			
13. <i>Vaccinium vitis-idaea</i> L. (Брусника)	Кч	» »	» »
14. <i>V. myrtillus</i> L. (Черника)	То же	» »	» »

Примечание: С – конкуренты, R – рудералы, S – стресс-толеранты, CR – смешанный тип. ТДМ – травянистый двудольный многолетник, ТОМ – травянистый однодольный многолетник, Кч – кустарничек, П – папоротник.

Таблица 2

Физиолого-биохимические показатели роста листьев (верхняя строка) и корневищ (нижняя строка) двух групп видов длиннокорневищных многолетников с разным типом адаптивной стратегии

Параметр	Тип адаптивной стратегии	
	CR-виды	S-виды
Сухая масса, г/м ² (n = 40-50)	160.60 ± 17.3	9.3 ± 0.8*
	211.0 ± 45.2	20.2 ± 2.5*
Концентрация общего азота, мг/г сухой массы (n = 15)	28.5 ± 1.2	21.4 ± 0.7*
	12.2 ± 1.4	10.2 ± 0.5*
Дыхательная способность, мгСО ₂ /г сухой массы ч (n = 25)	1.80 ± 0.06	1.05 ± 0.06**
	1.19 ± 0.07	0.38 ± 0.03**
Дыхательная цена белка, гСО ₂ /г белка ч (n = 5)	10.7 ± 0.9	7.9 ± 0.9**
	14.2 ± 2.6	6.0 ± 0.9**
Удельная дыхательная цена, мг глюкозы/г сухой массы сут. (n = 5)	31.2 ± 6.7	16.6 ± 2.0**
	17.3 ± 3.5	5.9 ± 1.5**

Примечание: различия между CR- и S-видами достоверны при p ≤ 0.001 (*) и p ≤ 0.05 (**). Сухая масса включала массу надземных (листья, стебли, соцветия) и подземных (корневища, корни) органов.

массы в корневищах выше у S-стратегов.

Определение скорости выделения СО₂ показало, что CR-виды отлича-

лись от S-видов более активным дыханием корневищ (табл. 2). Скорость дыхания корневищ CR-видов была в два-три раза выше по сравнению с S-

ценоотической группы с преобладанием конкурентно-рудеральной адаптивной стратегии (группа CR-видов) и растения лесной эколого-ценоотической группы с выраженными стресс-толерантными свойствами (группа S-видов) (табл. 1).

Для изучения накопления биомассы растениями использовали площадки 50×50 см², которые закладывали в пределах одной ценопопуляции в четырех-пятикратной повторности. Растения с каждой площадки собирали, разделяли на надземную и подземную части, взвешивали, фиксировали и высушивали при 105 и 70 °С соответственно. В сухой измельченной биомассе определяли содержание общего азота и растворимых углеводов. Концентрацию общего азота в образцах измеряли с помощью элементного CHNS-O анализатора EA-1110 (Италия). Содержание и качественный состав растворимой фракции низкомолекулярных сахаров, включающей моно-, ди- и олигосахариды, определяли методом ВЭЖХ с модификациями [3]. Дыхание органов растений определяли при 20 °С по выделению СО₂ с помощью газометрической системы с инфракрасным газоанализатором Инфралит-4 (Германия). Представлены среднеарифметические величины и их стандартные ошибки для пяти-семи видов каждой группы адаптивной стратегии.

Сравнительное изучение накопления биомассы длиннокорневищными растениями показало, что виды с выраженными конкурентно-рудеральными свойствами (С, CR, CR-CS-виды) характеризуют более высокая продуктивность по сравнению со стресс-толерантами (табл. 2). Сухая масса корневищных CR-растений варьировала в пределах 130-450 г/м², а у стресс-толерантов была во много раз меньше. Так, наиболее продуктивные С-растения (*Bromopsis inermis*, *Phalaroides arundinacea*) накапливали в 50 раз больше биомассы по сравнению с наименее продуктивным S-видом *Pyrola rotundifolia*. Доля корневищ в биомассе растений составляла от 30 до 75 % (рис. 1). Максимальный вклад корневищ в биомассу отмечен у *Elytrigia repens* (С-CR), *Majanthemum bifolium* (S) и *Paris quadrifolia* (S), минимальный – у *Achillea millefolium* (CR-CS) и *Pyrola rotundifolia* (S). Следовательно, среди растений с разным типом экологической стратегии встречались виды с высокой и низкой относительной массой корневищ. Однако в большинстве случаев локализация био-

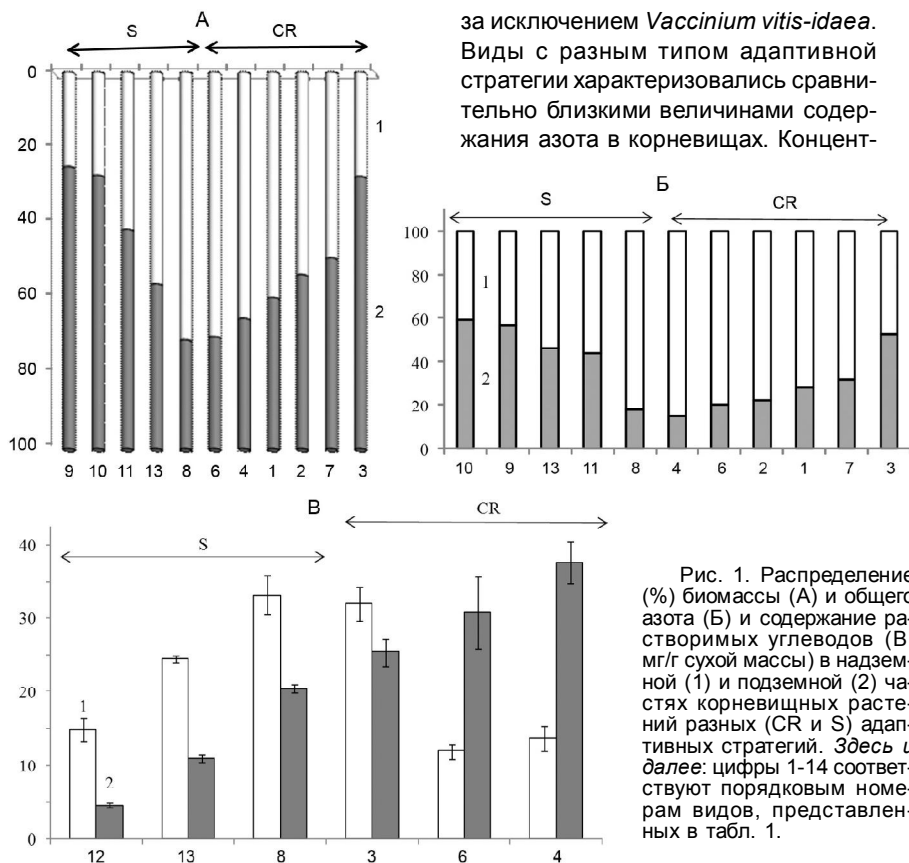


Рис. 1. Распределение (%) биомассы (А) и общего азота (Б) и содержание растворимых углеводов (В, мг/г сухой массы) в надземной (1) и подземной (2) частях корневищных растений разных (CR и S) адаптивных стратегий. Здесь и далее: цифры 1-14 соответствуют порядковым номерам видов, представленных в табл. 1.

видами. Различия в скорости дыхания листьев между растениями, реализующими разные типы стратегий, были выражены несколько слабее, чем в дыхании корневищ. Самой низкой дыхательной способностью (менее 1 мг CO₂/г ч) характеризовались листья стресс-толеранта *Pyrola rotundifolia*. У CR-стратегов дыхание листьев составляло около 1.8 мг CO₂/г ч. У всех исследованных видов, независимо от типа экологической стратегии, листья превышали корневища по дыхательной активности. Вместе с тем, следует отметить, что у CR-видов разница в дыхании корневищ и листьев выражена меньше, чем у S-видов, за исключением *Pyrola rotundifolia*. В целом, листья и корневища растений с конкурентно-рудеральными свойствами превосходили по дыхательной способности стресс-толерантные виды.

Содержание общего азота в листьях растений варьировало в пределах от 10 до 35 мг/г сухой массы. Максимальное количество азота накапливали листья CR-видов *Achillea millefolium*, *Phalaroides arundinacea*, минимальные – листья вечнозеленого кустарничка *Vaccinium vitis-idaea*, проявляющего стресс-толерантные свойства. У всех исследованных видов независимо от экологической стратегии концентрация азота в корневищах была существенно ниже, чем в листьях,

за исключением *Vaccinium vitis-idaea*. Виды с разным типом адаптивной стратегии характеризовались сравнительно близкими величинами содержания азота в корневищах. Концент-

рация в сухой биомассе корневищ составляла около 10 мг/г (табл. 2). Наибольшая концентрация азота отмечена для подземных побегов *Achillea millefolium* (CR-CS), наименьшая – для *Mentha arvensis* (CR). В целом, листья растений со стресс-толерантными свойствами уступали конкурентно-рудеральным видам по содержанию азота. Концентрация азота в корневищах не зависела от типа адаптивной стратегии вида. Сравнительное изучение распределения азота по органам показало, что у всех изученных луговых CR-видов, за исключением многолетнего злака *Elytrigia repens*, основное количество азота (70-80 %) локализовалось в надземной части растений (рис. 1). Для стресс-толерантных видов отмечено более равномерное распределение общего азота между надземными побегами и корневищами. Лишь у *Pyrola rotundifolia* 80 % азота приходилось на надземные органы.

Содержание растворимых углеводов в сухой массе листьев корневищных многолетников варьировало от 1 до 3.6 % (рис. 1). Листья растений с выраженными конкурентно-рудеральными свойствами отличала сравнительно низкая концентрация сахаров, за исключением *Elytrigia repens*. Для листьев растений со стресс-толерантными свойствами характерно накопление растворимых сахаров, особенно

моносахаридов, доля которых составляла 70-80 % общей суммы углеводов. В отличие от листьев, в корневищах наблюдали обратную закономерность: более высокое содержание сахаров у корневищ растений с CR-свойствами, низкое – у стресс-толерантов (рис. 1). Так, максимальная концентрация углеводов (4 %) отмечена для подземных побегов CR-вида *Mentha arvensis*, минимальная (0.5 %) – для папоротника *Gymnocarpium dryopteris*, проявляющего стресс-толерантные свойства. Следует отметить, что отличительной особенностью корневищ CR-видов *Achillea millefolium*, *Mentha arvensis*, *Elytrigia repens* является накопление олигосахаридов (раффинозы, стахиозы), доля которых составляла от 20 до 80% от суммы всех углеводов.

Результаты исследований свидетельствуют о том, что продуктивность длиннокорневищных видов зависит от условий произрастания и связана с реализацией разных типов адаптивных стратегий. Быстро растущие виды с преобладанием конкурентно-рудеральных свойств характеризовались более высокой продуктивностью по сравнению со стресс-толерантами, отличительной чертой которых является медленный рост (табл. 1). Так, например, относительная скорость роста растений S-типа *Paris quadrifolia* составляла 0.03 г/г сут. в фазу генеративного развития, что в два раза меньше по сравнению с *Mentha arvensis* (CR) и *Achillea millefolium* (CR-CS) [11]. Корневищные виды с разным типом адаптивной стратегии различались и по распределению биомассы между донорными и акцепторными органами. Быстро растущие растения характеризовались более равномерным распределением биомассы между надземными и подземными побегами. Большую часть биомассы стресс-толерантов составляли корневища (70 %). Это свидетельствует о распределении значительного количества ассимилированного углерода в подземную часть медленно растущих видов. Некоторыми авторами [13] прямо показано, что у растений со стресс-толерантными свойствами продукты фотосинтеза направляются преимущественно в подземные органы (40-60 % ассимилированного при фотосинтезе углерода). По-видимому, это обусловлено преобладанием вегетативного размножения и депонированием части ассимилятов

в корневищах стресс-толерантов в связи с неблагоприятными условиями обитания.

Растения с разными свойствами адаптивных стратегий существенно отличались по уровню дыхательной способности: листья и корневища быстро растущих CR-видов с ежегодным обновлением листьев дышали в два-три раза интенсивнее по сравнению со стресс-толерантными лесными видами (табл. 2). Можно полагать, что интенсивное дыхание быстро растущих видов растений обусловлено более высокой скоростью роста по сравнению с медленно растущими [21, 27]. Данные по дыхательной способности органов позволяют оценить удельную дыхательную цену (УДЦ), выраженную в эквивалентах окисленного дыхательного субстрата (дыхательная способность $\times 24 \times 0.68$ мг глюкозы/мг CO_2) [4]. Расчеты показали, что за сутки быстро растущие растения затрачивали на образование *de novo* и обновление уже существующих структур, а также поддержание функциональной активности листьев и корневищ количество дыхательного субстрата, эквивалентное 3.0 и 1.7 % их биомассы соответственно (табл. 2). Следовательно, быстро растущие CR-виды характеризовались по крайней мере в 1.5 раза более высокими относительными затратами дыхательного субстрата, чем медленно растущие S-виды.

Корреляционный анализ выявил наличие тесной взаимосвязи ($r = 0.75$) между дыханием и содержанием азота в биомассе листьев исследованных растений (рис. 2А). Листья быстро растущих CR-видов содержали на 25 % больше азота и дышали на 40 % интенсивнее по сравнению с медленно растущими стресс-толерантами. Сходные результаты были получены в вегетационном опыте для 24 одно- и двудольных видов с разной относительной скоростью роста [21, 27]. Листья быстро растущих растений содержали на 44 % больше азота и дышали в два раза активнее, чем виды с низкой RGR.

В литературе данные о связи дыхания нелистовых органов с содержанием в них азота немногочисленны и получены преимущественно на культурных растениях [4]. Наши данные показывают, что в отличие от листьев связь дыхания корневищ с содержанием азота была слабой ($r = 0.39$) (рис. 2Б) в результате сходства растений с разным типом экологической страте-

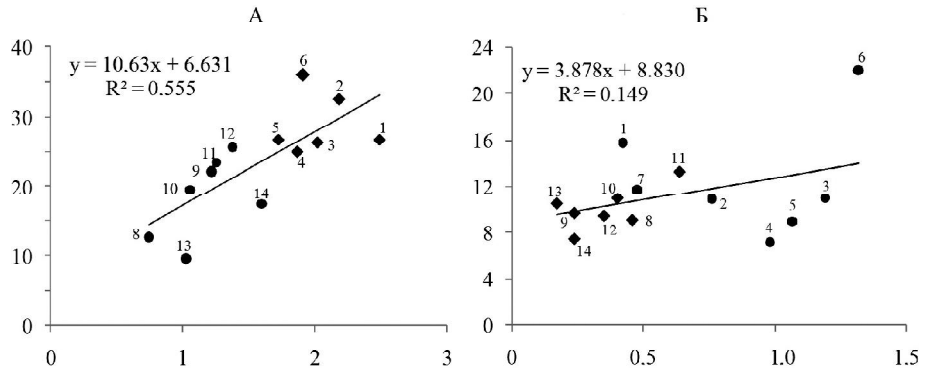


Рис. 2. Корреляционная связь между дыхательной способностью (мг/г сухой массы; по оси абсцисс) и содержанием общего азота (мг/г сухой массы; по оси ординат) в листьях (А) и подземных побегах (Б) длиннокорневищных растений.

гии по азотному статусу подземных побегов. Корневища CR-видов дышали в три раза активнее по сравнению с S-растениями, но были сравнимы по содержанию в них общего азота. Это может быть результатом большей потребности в дыхательной энергии подземных побегов быстро растущих CR-растений. Мы полагаем, что такая особенность может быть связана с более высокими энергетическими затратами на поглощение, восстановление и транспорт азотистых соединений в подземных органах CR-растений, характеризующихся высокой продуктивностью надземной массы, куда распределяется основная часть азота (70 %). Как известно, быстрый рост неизбежно связан с интенсивным обменом азотсодержащих соединений [20]. Не исключено также, что корневища лесных S-видов могут запасать азот. Придаточные корни в узлах корневищ имеют микоризы, способные утилизировать органический азот лесной подстилки [21].

Данные о дыхательной способности органов и содержанию в них общего азота позволяют оценить дыхательные затраты или дыхательную цену белка (скорость дыхания/концентрация общего азота $\times 6.25$) [4]. Расчеты показали, что дыхательная цена белка листьев и корневищ S-стратегов была несколько ниже, чем CR-видов и составляла в среднем 11 и 14 мг CO_2 /г белка ч, или 0.18 и 0.23 г глюкозы/г белка сут. соответственно (табл. 2). Это может быть связано с более низкой скоростью оборота белка в медленно растущих органах стресс-толерантов, адаптированных к произрастанию под пологом леса. По нашим данным, под полог елово-осинового разнотравного леса проникает не более 3-5 % ФАР. В этих условиях снижение содержания и скорости обновления белка можно рассматривать как адаптивный признак, способствующий

сокращению затрат на поддержание белкового обмена клетки.

Основным субстратом для синтеза структурной и запасной биомассы растений являются углеводы, концентрация которых зависит от скорости роста растений, фазы развития, факторов внешней среды. Наши результаты свидетельствуют о том, что уровень углеводов в донорных листьях и акцепторных органах – подземных побегах длиннокорневищных многолетников – связан с реализацией разных типов адаптивных стратегий. Стресс-толерантные виды характеризовались сравнительно высоким содержанием неструктурных сахаров в листьях и низким – в корневищах (рис. 1). Накопление листьями стресс-толерантов растворимых углеводов, особенно моносахаридов, может свидетельствовать о низкой скорости транспорта и утилизации углерода в акцепторных органах медленно растущих лесных видов, произрастающих в условиях слабой освещенности. По некоторым данным [13, 15], стресс-толеранты отличаются от видов с другими типами адаптивных стратегий низкой скоростью оттока продуктов фотосинтеза. Кроме того, часть ассимилятов может использоваться для образования механических тканей, кутикулы, синтеза вторичных соединений, которыми богаче листья S-видов [22].

Сравнительно низкая концентрация растворимых углеводов в листьях быстро растущих CR-видов является результатом более интенсивного использования ассимилятов на рост и дыхание надземных побегов и транспорта сахаров в акцепторные органы – корневища, где обнаружено их накопление. Повышение концентрации сахаров в подземной части CR-видов может стимулировать поглощение нитратов корнями, усилить деление и дифференциацию клеток в тканях корней [19]. Кроме того, более высокое по

сравнению с S-стратегами накопление неструктурных углеводов, особенно олигосахаридов, в корневищах CR-видов может быть связано с разным ритмом сезонного развития растений. Листья летне-зеленых CR-видов к осени отмирают, и корневища являются основным хранилищем запасных веществ, обеспечивающих перезимовку и отрастание рано весной. Так, в корневищах коротковегетирующего CR-вида *Mentha arvensis* концентрация олигосахаридов (стахиоза) достигает 80 % суммы растворимых сахаров к фазе цветения растений. В отличие от летне-зеленых видов, у вечнозеленых растений со стресс-толерантными свойствами растворимые сахара накапливаются в листьях. Зимующие листья вечнозеленых видов являются основным хранилищем резервного пула ассимилятов и гормонов для роста листьев новой генерации в весенний период [7].

Следует также отметить, что исследованные нами виды отличаются по способу и, следовательно, механизму загрузки ассимилятов в донорные листьях. Имеются данные [2], что большинство представителей семейств Asteraceae и Poaceae, к которым относят луговые виды с выраженным CR-типом адаптивной стратегии (*Achillea millefolium*, *Tussilago farfara*, *Elytrigia repens*, *Bromopsis inermis*, *Phalaroides arundinacea*), имеют апопластный путь загрузки флоэмы. Для представителей семейств Pyrolaceae и Ericaceae, к которым относят лесные виды с преобладанием стресс-толерантных свойств (*Pyrola rotundifolia*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*), характерен симпластный путь загрузки флоэмы. Транспортной формой ассимилятов, специфических для апопластного способа загрузки, является сахароза. Загрузка сахарозы в транспортную систему через апопласт связана с большими энергетическими затратами, чем по симпластному пути, поскольку трансмембранный перенос 1 моля сахарозы требует 1 моля АТФ. Различие в способах транслокации ассимилятов, по-видимому, может быть одним из факторов, определяющих дыхательную активность. Анализ литературы и наши данные показывают, что апопластные травы – преимущественно светолюбивые растения с выраженными конкурентно-рудеральными свойствами, симпластные растения не требовательны к свету и могут произрастать в условиях затенения, где конкуренция между видами ослаблена.

Таким образом, нами выявлены основные физиолого-биохимические свойства 14 видов длиннокорневищных многолетних растений – представителей двух типов экологической стратегии. Установлено, что виды открытых местообитаний с выраженным конкурентно-рудеральным типом адаптивной стратегии и произрастающие в условиях затенения стресс-толеранты отличаются по накоплению и распределению биомассы. Доля биомассы, локализованной в корневищах, выше у S-стратегов. Реализация экологической стратегии CR-видов связана с высокой скоростью роста, что обеспечивается повышенной метаболической активностью: интенсивным дыханием, высоким содержанием азота, энергетической обеспеченностью белка – основной структурной и функциональной единицы биомассы. Функциональная активность корневищ была ниже, чем листьев, и зависела от типа адаптивной стратегии видов. Для подземных побегов медленно растущих S-видов характерно слабое дыхание, более низкое содержание неструктурных углеводов и высокое содержание азота, чем для CR-видов. Эти свойства позволяют растениям выживать в лесных фитоценозах при ограниченной доступности ресурсов (свет и минеральные элементы). В совокупности полученные данные демонстрируют тесную связь экологической стратегии с физиологическими свойствами длиннокорневищных растений и могут быть использованы для разработки функциональной классификации видов, позволяющей прогнозировать их поведение в условиях меняющейся среды.

ЛИТЕРАТУРА

1. Борзенкова Р.А., Яшков М.Ю., Пьянков В.И. Содержание абсцизовой кислоты и цитокининов у дикорастущих видов с разными типами экологических «стратегий» // Физиология растений, 2001. Т. 48, № 2. С. 229-237.
2. Гамалей Ю.В. Транспортная система сосудистых растений. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2004. 424 с.
3. Гляд В.М. Определение моно-, ди- и олигосахаридов в одной растительной пробе методом высокоэффективной жидкостной хроматографии // Физиология растений, 2002. Т. 49, № 2. С. 311-316.
4. Головки Т.К. Дыхание растений (физиологические аспекты). СПб.: Наука, 1999. 204 с.
5. Головки Т.К., Добрых Е.В. Связь дыхания с содержанием азота в биомассе райграса однолетнего // Физиология растений, 1993. Т. 40, вып. 3. С. 61-65.

6. Головки Т.К., Лавриненко О.В. Связь дыхания с содержанием неструктурных углеводов в растениях райграса однолетнего при затенении // Физиология растений, 1991. Т. 48, вып. 1. С. 693-699.

7. (Иванова Т.И.) Годичный цикл дыхания листьев вечнозеленых растений / Т.И. Иванова, О.В. Кирпичникова, О.А. Шерстнева и др. // Физиология растений, 1998. Т. 45, № 6. С. 906-913.

8. Маркаров А.М., Головки Т.К. Ростовая ориентация подземных побегов многолетних травянистых растений 3. Морфофизиология подземных побегов и развитие сарментов // Физиология растений, 1995. Т. 42, № 5. С. 709-713.

9. Маслова С.П. Влияние апикальной почки на рост боковых почек подземного побега // Физиология растений, 2001. Т. 48, № 5. С. 773-776.

10. (Маслова С.П.) Подземный метамерный комплекс в донорно-акцепторной системе корневищных многолетних злаков *Bromopsis inermis* и *Phalaroides arundinacea* / С.П. Маслова, Т.К. Головки, С.В. Куренкова и др. // Физиология растений, 2005. Т. 52, № 6. С. 839-847.

11. Маслова С.П., Малышев Р.В., Головки Т.К. Дыхание и рост двух корневищных травянистых многолетних растений с разным типом экологической стратегии // Бот. журн., 2009. Т. 95, № 4. С. 581-590.

12. Пьянков В.И., Иванов Л.А., Ламберс Х. Конструкционная цена растительного материала у видов бореальной зоны с разными типами экологических «стратегий» // Физиология растений, 2001. Т. 48, № 1. С. 81-88.

13. (Пьянков В.И.) Транспорт и распределение ассимилятов у растений Среднего Урала с разными типами экологических «стратегий» / В.И. Пьянков, М.Ю. Яшков, Е.А. Решетова и др. // Физиология растений, 2000. Т. 47, № 1. С. 5-13.

14. Раменский Л.Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Сов. Бот., 1935. № 4. С. 25-42.

15. Яшков М.Ю. Физиологические механизмы адаптивных стратегий растений бореальной зоны Среднего Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2001. 24 с.

16. Garnier E., Vancaeyzeele S. Carbon and nitrogen content of congeneric annual and perennial grass species. relationships with growth // Plant Cell Environm., 1994. Vol. 17. P. 399-407.

17. Grime J.P., Hunt R. Relative growth rate: its range and adaptive significance in a local flora // J. Ecol., 1975. Vol. 63. P. 393-422.

18. Grime J.P., Hodson J.G., Hunt R. Comparative plant ecology: a functional approach to common british species. L., 1988. 742 p.

19. Hanisch ten Gate C.H., Bretejer H. Role of sugars in nitrate utilization by roots of dwarf bean // *Physiol. Plant.*, 1981. Vol. 52, № 1. P. 129-135.

20. Hirose T. Modelling the relative growth rate as function of plant nitrogen concentration // *Physiol. Plant.*, 1988. Vol. 72, № 1. P. 185-189.

21. Lambers H., Chapin F.S., Pons T.L. Plant physiological ecology. N.-Y.: Springer, 1998. 540 p.

22. Lambers H., Poorter H. Inherent Variation in Growth Rate between Higher

Plants: a Search for Physiological Causes and Ecological Consequences // *Adv. Ecol. Res.* 1992. V.23. P.188-261.

23. Larcher W. Physiological plant ecology (ecophysiology and stress physiology of functional groups). Berlin, 2003. 514 p.

24. McDermitt D.K., Loomis R.S. Elemental composition of biomass and its relation to energy content, growth efficiency, and growth yield // *Ann. Bot.*, 1981. Vol. 48. P. 275-290.

25. McCree K.L. An Equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions // *Prediction and measurement of photosyn-*

thetic productivity. Wageningen, 1970. P. 221-229.

26. Penning de Vries F.W.T. The cost of maintenance processes in plant cells // *Ann. Bot.*, 1975. Vol. 39. P. 77-92.

27. Poorter H., Remkes C., Lambers H. Carbon and nitrogen economy of 24 wild species differing in relative growth rate // *Plant Physiol.*, 1990. Vol. 94, № 2. P. 621-627.

17. (Van der Werf A.) Respiratory energy costs for the maintenance of biomass, for growth and for ion uptake in roots of *Carex diandra* and *Carex acutiformis* / A. Van der Werf, A. Kooijman, R. Welschen et al. // *Physiol. Plant.*, 1988. Vol. 72, № 3. P. 483-491. ❖

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ПРОДУКТИВНОСТИ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ СЕВЕРА

Продукционный процесс является сложной и интегрированной функцией растений, основу которой составляют генетически детерминированные процессы роста и развития. Их субстратное и энергетическое обеспечение определяется метаболической активностью клетки, ткани, органа, организма. Другими словами, в продукционном процессе участвуют механизмы всех уровней организации. Факторы внешней среды могут различным образом влиять на составляющие продукционного процесса – фотосинтез, дыхание, транспорт и распределение ассимилятов [3-5, 7, 13, 14, 23]. Особое значение имеют регуляторные взаимосвязи между функциями, которые реализуются через донорно-акцепторную систему целого растения [6, 9, 12, 18, 19, 22, 24]. Наряду с обеспеченностью растений ассимилятами, большую роль в формировании продуктивности играют процессы распределения углерода, которые контролируются системой прямых и обратных связей между органами производящими и потребляющими ассимиляты. Практическим аспектом концепции донорно-акцепторных отношений является изучение закономерностей формирования органов репродукции и запасаения, так как именно они чаще всего представляют хозяйственный интерес. Современные принципы создания высокопродуктивных агроценозов включают максимально эффективное использование условий среды и потенциала культур. Продуктивность северных агроценозов определяется своеобразием почвенно-климатических факторов и степенью адаптированности сортов и культур.

В подзоне средней тайги европейского Северо-Востока проходит граница возделывания культурных растений и северная граница ареала многих природных видов растений. Основными факторами, ограничивающими жизнедеятельность и продуктивность растений на Севере, являются недостаток тепла, короткий вегетационный периодом, бедность и повышенная кислотность подзолистых почв.



Г. Табаленкова



Т. Головко

В тематике исследований лаборатории экологической физиологии растений разработка физиолого-биохимические основ формирования продуктивности сельскохозяйственных культур в условиях холодного климата остается приоритетными направлением на протяжении многих лет [8, 16, 17, 21]. Актуальность таких исследований обусловлена необходимостью выявления наиболее

общих физиологических взаимосвязей между параметрами фотосинтетического аппарата, метаболизмом и накоплением биомассы растений. Это позволяет объяснить многие закономерности функционирования растительного организма и формирования продуктивности. Актуальными остаются вопросы формирования потоков ассимилированного углерода в системе целого растения и поиск путей оптимизации распределения ассимилятов в хозяйственно-ценные органы.

Характерным признаком северных агроценозов является ускоренное развитие ассимилирующей поверхности. Агроценозы способны достаточно быстро формировать листовую потенциал, что обусловлено длинным световым днем и достаточным увлажнением. Так, площадь листовой поверхности картофеля достигает 5 м²/м², у многолетних трав – клевера лугового и рапонтникума сафлоровидного – более 3 м²/м². Культуры, существенно различающиеся по морфологическим и физиолого-биохимическим показателям, образуют приблизительно одинаковое количество сухой биомассы на единицу площади фитоценоза (табл. 1). Однако разрастание и продолжительный рост листовой поверхности приводит к ухудшению радиационного режима в посеве и требует значительных энергопластических затрат для роста и поддержания, что отрицательно сказывается на формировании урожая картофеля и зерновых культур. Физиологическая причина усиленного вегетативного роста заключается в повышенной активности гиббереллинов – ростовых гормонов, что свойственно многим растениям в усло-

Таблица 1

Характеристика листовой поверхности и накопление урожая сельскохозяйственными культурами

Культура	ЛИ, м ² /м ²	УППЛ г/дм ²	Урожай, ц/га сухой массы	
			I	II
Картофель	3.0-5.7	0.33-0.47	25-35	50-60
Ячмень	1.6-3.6	0.47-0.60	65-80	30-40
Клевер луговой	4.0-5.5	0.37-0.42	40-70	6-8
Райграс однолетний	2.3-3.7	0.28-0.34	35-46	3-6
Рапontiкум сафлоровидный	2.7-4.9	0.40-0.52	40-55	20-25

Примечание: ЛИ – листовой индекс, УППЛ – удельная поверхностная плотность листа, I – надземная масса, II – клубни, зерно, семена, корневища.

виях длинного дня. Повышенная активность гиббереллинов, проявляющаяся даже у нейтральных сортов картофеля на длинном дне, тормозит процессы клубнеобразования, созревания и готовность клубня к переходу в состояние покоя [11]. Недостаток тепла приводит к удлинению фаз развития, что положительно сказывается на сохранении ассимиляционной поверхности, но задерживает налив клубней картофеля и созревание зерна ячменя и овса. Так, высокие приросты урожая клубней (до 0.9 г/м²) наблюдали при оптимальных температурах во второй половине вегетации, при недостатке тепла темпы прироста снижались до 0.1 г/м². В наиболее благоприятных условиях оказываются многолетние растения, активная вегетация которых начинается уже в мае. Отличительной особенностью многолетних трав являются максимальные суточные приросты в высоту (до 0.9-1.4 см/сут.), отмечаемые в начале вегетации, что отражает их общую стратегию – развитие ассимилирующей поверхности в наиболее ранние сроки. В условиях Севера этот период совпадает с длинным световым днем, что является одним из факторов, способствующих быстрому росту и накоплению биомассы.

Экспериментальное определение фотосинтетического газообмена сельскохозяйственных культур показало, что его суточная продолжительность в условиях длинного светового дня достигает 18-20 ч, что почти в 1.5 раза дольше, чем в средней полосе России. Сравнение показало, что скорость фотосинтеза растений на Севере ниже, чем близкородственных видов и культур южных районов. Однако в период максимальных приростов северные растения сопоставимы с растениями умеренной зоны по суточной продуктивности фотосинтеза. Благодаря большей продолжительности дня величина данного показателя у исследованных видов варьировала в пределах 180-240 мг СО₂/дм², средние величины примерно вдвое ниже максимальных [21].

Фотосинтез является одним из наиболее чувствительных к температуре процессов. Растения умеренной зоны ассимилируют с наибольшей скоростью в диапазоне температур 18-28 °С. Большинство же видов на Севере достигали 60-80 % максимальной возможной скорости фотосинтеза при температуре 7-12 °С. Так, у адаптированных к условиям Севера сортов картофеля средняя интенсивность фотосинтеза при температуре 10-20 °С составляла 10-15 мг СО₂/г ч, что обеспечивает за день ассимиляцию до

150-260 мг СО₂/дм² листьев. Для ячменя зона температурного оптимума находится в пределах 12-23 °С. При 8-10 °С растения были способны синтезировать с интенсивностью 20 мг СО₂/дм² ч (рис. 1). Температурный оптимум фотосинтеза в пределах 10-20 °С указывает на хорошую адаптацию растений ячменя к условиям Севера. При этом подфлаговый лист ячменя сохранял способность к активному фотосинтезу вплоть до созревания зерна. Так, в середине-конце августа скорость фотосинтеза этих листьев была лишь немногим ниже, чем в июле (фаза колошения). На долю подфлагового листа приходилось более половины

ассимилированного С. Следовательно, на Севере в налив зерна наряду с реутилизацией ранее ассимилированного углерода существенную роль играет текущий фотосинтез. О ведущей роли флагового и пофлагового листьев в снабжении колоса ассимилянтами свидетельствует их белоксинтезирующая способность. В фазу созревания зерна величина данного показателя, определяемая по включению меченых аминокислот в белок, у подфлагового листа была в 1.5 раза выше, чем флагового, и в 2.3-2.7 раза выше по сравнению с листьями нижних ярусов. Сохранение высокой фотосинтетической и белоксинтезирующей способности в период созревания зерна является важным фактором формирования урожая.

Необходимым условием эффективной работы фотосинтетического аппарата является организация пигментного комплекса и поддержание высокой фотосинтетической активности растений. Общей закономерностью формирования пигментного фонда является увеличение содержания фотосинтетических пигментов к периоду цветения и уменьшение их количества к концу вегетации. Различия между минимумом и максимумом в содержании пигментов в листьях культурных растений составляют 1.5-2.5 раза [8]. Большинство культурных растений относят к группе светолюбивых. Однако при выращивании на Севере многие из них, особенно кормовые травы, проявляют выраженные признаки теневыносливости, что позволяет интенсивно по-

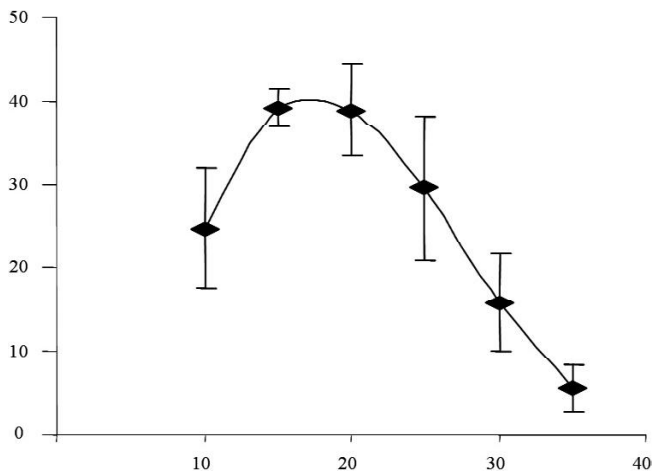


Рис. 1. Влияние температуры (°С; по оси абсцисс) на скорость видимого фотосинтеза (мг СО₂/дм² ч; по оси ординат) подфлагового листа растений ячменя. ФАР = 190 Вт/м².

глощать CO_2 при освещенности в два-три раза ниже ее максимальной величины.

В условиях Севера мощным фактором, регулирующим донорно-акцепторные отношения растений и вызывающим перераспределение потоков ассимилятов, служит фотопериод. Усиление вегетативного роста в условиях длинного светового дня приводит к распределению значительной части ассимилятов в вегетативные органы, стимулируя их рост и замедляя переход к репродуктивному развитию. В результате нет четкой грани между разными по скороспелости сортами. Интенсивность поглощения $^{14}\text{CO}_2$ листьями картофеля не зависит от скороспелости сорта, хотя их ассимиляционная способность выше у селекционного картофеля, чем у их диких сородичей. Кроме того, сорт меньше, чем дикорастущий вид, зависит от длины дня, отличается более высокой акцептирующей способностью

клубней и характеризуется интенсивным оттоком ассимилятов из листьев в клубни. Сокращение светового дня приводит к усилению оттока меченых ассимилятов из надземных органов в клубни. При этом увеличивается не только их биомасса, но и содержание крахмала. В период клубнеобразования основная часть углерода из надземной массы транспортируется в формирующиеся клубни, где и накапливается. Перед уборкой клубни депонируют свыше 60 % углерода растения (рис. 2, I). В то же время и в надземных органах сохранялось существенное количество фотосинтетически ассимилированного ^{14}C , что связано с торможением транспорта и использованием углерода на рост и поддержание надземной массы. На незавершенность ростовых процессов картофеля указывает длительное сохранение физиологической активности листьев. В период налива клубней в листьях всех сортов отмечали повышение содержания растворимых сахаров по сравнению с фазой цветения.

Для растений ячменя характерно распределение значительной части ^{14}C в стебли с влагалища листьев (рис. 2, II). Это обусловлено не только их фотосинтетической способностью, но и высокой аттрагирующей емкостью тканей стебля, где часть ассимилятов используется на ростовые процессы, а часть откладывается в запас. Во время налива зерна, когда запрос колоса на ассимиляты высок, а фотосинтетическая способность листьев снижается, депонированные в стеблях продукты фотосинтеза аттрагируются колосом. К началу созревания семян в них накапливалось максимальное количество ^{14}C -ассимилятов. Характеристика расходной статьи углеродного баланса у растений ячменя в период фор-

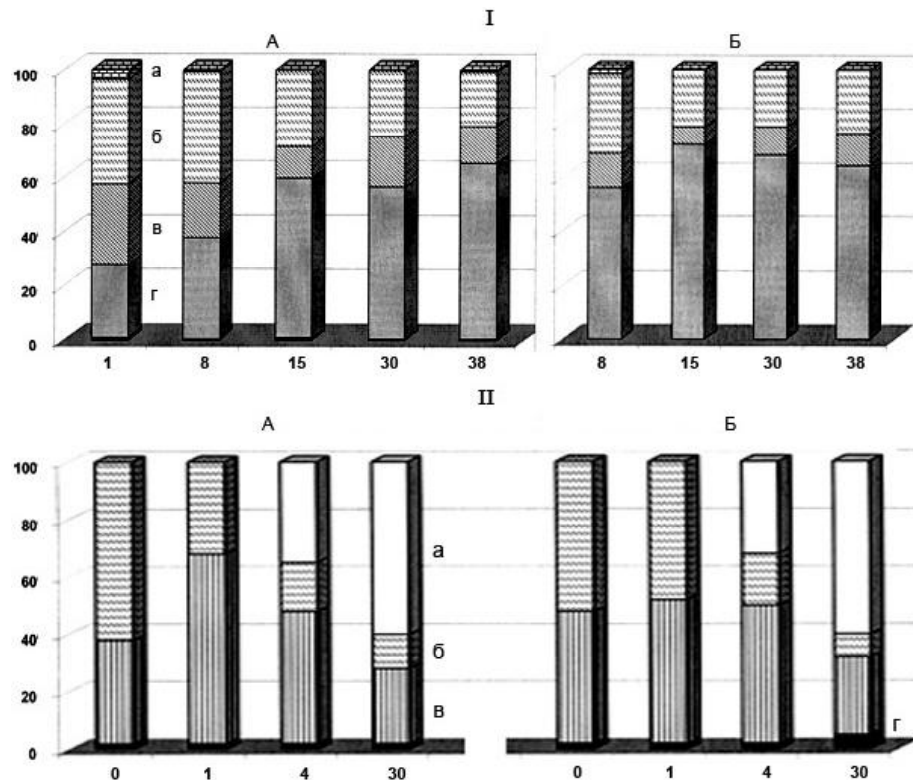


Рис. 2. Распределение (%) ^{14}C в соцветиях (а), листьях (б), черешках + стеблях (в) и клубнях (г) картофеля (I) сортов Детскосельский (А) и Идеал (Б), колосьях (а), листьях (б), стеблях + влагалища листьев (в) и корнях (г) растений ячменя (II) сортов Добрый (А) и Новичок (Б) после экспозиции растений в атмосфере с $^{14}\text{CO}_2$ (сут.; по горизонтали).

мирования колоса связана с дыханием. За первые сутки из листьев терялось около 10 % фотосинтетически ассимилированного ^{14}C , затем интенсивность убыли ^{14}C снижалась и через 30 сут. в растениях оставалось 45-50 % углерода. Основная часть ^{14}C накапливалась в колосьях, что объясняется их высокой акцептирующей способностью, связанной с синтезом и запасанием в зерне высокополимерных соединений.

Ячмень – пластичная культура, о чем свидетельствует широкий ареал возделывания. Однако в каждом регионе есть периоды метеотропного риска – проявления погоды, которые вызывают отклонения от нормы. Анализ наших данных о биологической продуктивности ячменя показал, что в среднем за три года агроценозы формировали около 880 г/м² сухой массы и 350 г/м² зерна. Величина $K_{\text{хоз}}$ варьировала от 0.3 до 0.6. Известно, что урожай зерна определяют число колосьев на единицу площади посева и число зерен в колосе [10]. В северных условиях число зерен в колосе главного побега в зависимости от погодных условий варьировало у дурядных сортов в пределах 14-18, многорядного сорта – 32-37 шт. Недостаток влаги и низкие температуры в период кущения–трубкавания подавляли способность растений к кущению, в результате уменьшалось количество продуктивных побегов. Низкие температуры и большое количество осадков в августе способствовали отращанию вегетативных побегов и снижали темпы созревания зерна. Хотя ячмень характеризует хорошая адаптивность, климатические условия существенно влияли на продуктивность и качество урожая. Так как часть исследований с ячменем проводили на базе ЗНИИСХ

(г. Киров), мы имели возможность сравнить физиологические показатели продуктивности сортов в условиях средней (г. Сыктывкар) и южной (г. Киров) тайги. Показано, что южные агроценозы формировали больше продуктивных побегов (1.8-2.6 шт./растение), имели более высокую величину ассимилирующей поверхности и листового индекса (рис. 3). Это объясняется ранними сроками посева

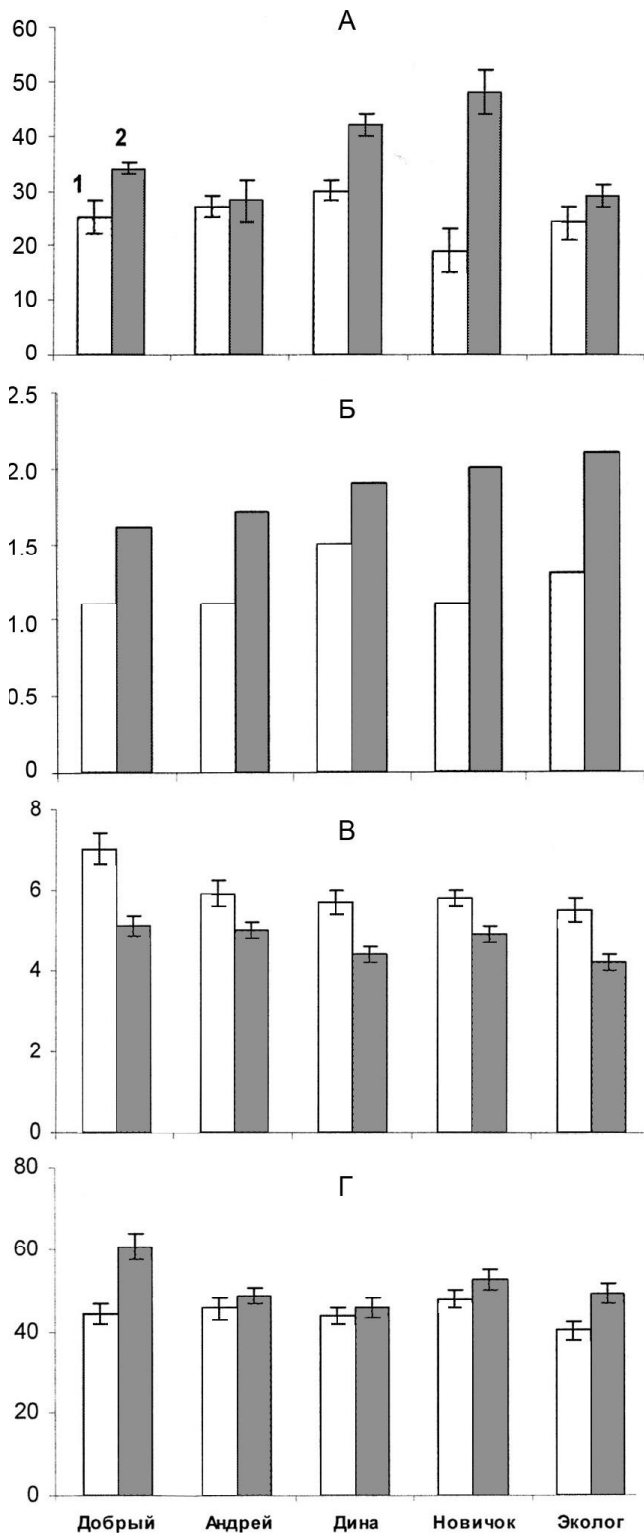


Рис. 3. Площадь листовой поверхности (см²/растение; А) и листового индекса (м²/растение; Б), содержание сахаров (В) и крахмала (Г) в зерне (% сухой массы) сортов ячменя, выращенных в условиях средней (1) и южной (2) подзон тайги.

и более высокой суммой биологически активных температур (от 1700 до 1900 °С). Кроме того, наблюдали тенденцию к возрастанию удельной поверхностной плотности листьев, величина которой является одним из показателей эффективности расхода ассимилятов на образование ассимиляционной поверхности и часто коррелирует с интенсивностью фотосинтеза. Урожай зерна северных агроценозов был ограничен массой зерен и числом зерновок в колосе. Более благоприятное соотношение плотности зерновок и массы зерен в колосе характеризовало ячмень южных агроценозов, где условия позволяли наиболее полно реализовать продуктивный потенциал сортов. Урожай зерна составлял в среднем около 700 г/м², что вдвое выше по сравнению с северными агроценозами. Зерно ячменя на Севере содержало в 1.6 раза больше общего азота (26-28 мг/г сухой массы) и растворимых сахаров (рис. 3), меньше крахмала и восстановленного азота, входящего в состав белков, что указывает на незавершенность процесса созревания. Это обусловлено низким уровнем синтетических процессов из-за пониженных температур.

Более благоприятны климатические условия средней тайги для роста и реализации продукционного потенциала одно- и многолетних кормовых трав. Однако в северных условиях ассортимент однолетних кормовых растений, используемых в растениеводстве, невелик. В связи с этим особый интерес представляет райграс однолетний. Для формирования вегетативной массы этой культуре необходима сумма эффективных температур 680-700, для созревания семян – не менее 900 °С. По нашим данным, продуктивность ценозов райграса сильно зависела от плотности посева и уровня азотного питания. Плотные посевы накапливали биомассу раньше, чем разреженные. Следует отметить, что погодные условия вегетационного периода оказывали более сильное влияние на продуктивность райграса, чем плотность посева. При этом менее зависимы от метеоусловий разреженные посевы. Биологические особенности райграса (скороспелость, интенсивное кущение) позволяют в условиях Севера получать за два укоса урожаи до 400-500 ц/га сырой, или 90-100 ц/га сухой массы. Райграс ежегодно формировал до 5-8 ц/га зрелых семян, что немаловажно для региона с коротким вегетационным периодом. Продолжительность фотосинтеза в условиях средней тайги может достигать 18-20 ч. Положительный газообмен у кормовых трав наблюдали уже при освещенности 5-10 Вт/м² ФАР. В вечернее время (19 ч) растения были способны ассимилировать со скоростью, составляющей 30 % наблюдаемой в утренние часы при высокой освещенности, что немало способствовало быстрому росту. Анализ баланса углерода показал, что интенсивность убыли ¹⁴C из растений была наибольшей в первые сутки после ассимиляции в атмосфере с ¹⁴CO₂ и в основном происходила за счет использования ¹⁴C-ассимилятов в дыхании [2]. Более медленные потери метки продолжались в течение длительного времени, что указывает на включение углерода в состав структурных компонентов. Существенные потери ¹⁴C за счет опада появлялись только в конце

вегетационного периода. Однотипный характер поглощения и распределения углерода в посевах разной плотности и обеспеченности азотом позволяет полагать, что интенсивность ассимиляции углерода и его использование связано с внутренними факторами, а именно с ростовой функцией растения.

Длинный световой день, достаточная увлажненность и умеренные температуры способствуют реализации продукционного потенциала многолетних злаков, которые начинают интенсивно отрастать в первой половине мая сразу после схода снегового покрова. Показано, что надземная масса дружисточника тростниковидного и костреца безостого формируется за счет интенсивного образования стеблей. В разреженном ценозе к фазе трубкования растения образовывали около 40 надземных побегов, при этом относительная скорость роста в данный период составляла 0.23 г/г сут. Формирование побегов продолжалось в течение всего вегетационного периода. Между продуктивностью травостоя и числом стеблей установлена положительная связь. К началу созревания семян количество побегов составляло у костреца свыше 55, канареечника – до 160 шт./растение.

В ассимиляции $^{14}\text{CO}_2$ у многолетних злаков ведущую роль играют листья. Их удельная активность в 1.5 раза выше, чем стеблей с влагалищами листьев. Однако через неделю большая часть метки локализовалась в стеблях, что объясняется наличием интеркалярных меристем и способностью к временному депонированию ассимилятов при транспорте. Корневища многолетних злаков являются мощными акцепторами углерода даже в период активного роста надземной части (фаза колошения). Удельная активность и доля ^{14}C в корневищах была сопоставима с величинами, характерными для листьев. Характер распределения ассимилятов в фазу созревания семян свидетельствует о наличии двух аттрагирующих центров – это вновь образующиеся надземные побеги и растущие корневища. Увеличение доли ^{14}C в молодых листьях и корневищах происходило в основном за счет использования ^{14}C -ассимилятов, депонированных в клетках запасочной паренхимы стеблей. Это подтверждает существование в растениях длительной циркуляции ассимилятов и повторное их использование для роста. Несмотря на наличие у многолетних злаков хорошего семенного размножения, репродуктивные органы не являлись сильными конкурентами за ассимиляты. В отличие от райграса однолетнего, у которого до 40 % всей метки локализовалось в метелках, обеспечивая семенное размножение, у костреца и канареечника эта величина не превышала 5 %. Большая часть ассимилированного углерода использовалась на рост корневищ, обеспечивая вегетативное размножение.

Способность ценоза формировать биомассу во многом определяется балансом углерода. Переход растений на новый уровень донорно-акцепторных отношений, связанный с образованием репродуктивных и запасочных органов, приводит к изменению соотношения фотоассимилятов, используемых для образования вегетативной массы или отлагаемых в запас. Анализ данных показал, что к концу вегета-

ции в биомассе однолетних и многолетних злаковых трав сохраняется 25-30 % первоначально ассимилированного углерода. Это позволяет полагать, что быстрое использование углерода указанными культурами определяют метаболические процессы, связанные с ростовой функцией, а именно образованием побегов кущения у райграса однолетнего и ростом надземных побегов и корневищ у костреца безостого и дружисточника тростниковидного. Именно эта способность определяет интенсивность их отрастания после скашивания.

Приоритетным направлением транспорта ассимилятов у растений ячменя, картофеля и рапontiкума сафлоровидного является отток в запасочные органы. Углерод, депонированный в зерне, обеспечивал семенное размножение ячменя, в клубнях картофеля – вегетативное, а создание в подземных органах рапontiкума резервного фонда ассимилятов определяло степень перезимовки и быстрое образование ассимиляционного аппарата при отрастании.

Урожай, являясь лишь частью общей биомассы, часто коррелирует с общей продуктивностью и определяется присущим конкретному генотипу характером распределения биомассы в системе целого растения. В условиях средней полосы России максимальное накопление урожая клубней и зерна наблюдается при температурах воздуха 17-19 °C. В условиях Севера формирование хозяйственного урожая, как и температурный оптимум фотосинтеза, сдвинуто в сторону пониженных температур воздуха, что можно рассматривать как элемент онтогенетической адаптации растений. Медленное развитие и низкая интенсивность роста биомассы репродуктивных органов тормозит реутилизацию фондов временно депонированных ассимилятов, поскольку транспорт ассимилятов у большинства культур более восприимчив к температуре, чем фотосинтез [1]. В условиях подзоны средней тайги европейского Северо-Востока картофель и зерновые культуры реализуют продуктивный потенциал на 60-70 %, что связано с коротким вегетационным периодом, а также низкой температурой и высокой влажностью воздуха в период созревания семян ячменя и налива клубней картофеля. Более того, несмотря на достаточно высокую устойчивость этих культур к климатическим условиям региона, клубни и зерно, как правило, содержат большое количество растворимых сахаров, низкое – крахмала, остаются физиологически незрелыми при уборке. В целом, биомасса северных растений содержит меньше высокомолекулярных и больше низкомолекулярных соединений, следовательно, отличается низкой интенсивностью процессов синтеза. Так, в период уборки величина отношения крахмал/сахара была в два-три раза ниже уровня, характерного для зрелого клубня (табл. 2). Причиной незавершенности процесса крахмалонакопления является короткий период клубнеобразования (менее 40 дней), невысокие средние температуры (12-14 °C) и повышенная влажность почвы, которые тормозят синтез и запасание крахмала. Наиболее полно реализуют продуктивный потенциал однолетние и многолетние травы. Длинный световой день, умеренные температу-

Таблица 2

Доля растворимых углеводов и крахмала в клубнях картофеля в фазу цветения (июль) и при уборке урожая (конец августа), % сухой массы

Сорт	Растворимые сахара		Крахмал		Крахмал/сахара	
	июль	август	июль	август	июль	август
Искра	4.6	3.8	32	51	6.9	13.4
Приекульский	11.4	1.9	47	47	4.1	23.7
Сахалинский	4.4	2.5	38	58	8.6	23.2
Идеал	7.2	2.9	31	65	4.3	22.4
Шарташский	7.5	4.2	35	45	4.7	10.7
Берлихинген	9.1	4.0	45	62	4.9	15.5

ры и достаточное количество влаги способствуют быстрому нарастанию вегетативной массы. Но при неблагоприятном сочетании и взаимодействии факторов и напряженном протекании физиологических процессов даже эти агроценозы имеют низкую провозводительность.

В последние десятилетия большое внимание уделяется практическому использованию регуляторов роста для повышения урожайности сельскохозяйственных культур [15, 20]. Однако климатические условия Севера вносят значительные коррективы в использование в растениеводстве регуляторов роста и ризосферных препаратов. Преобладание прохладной погоды, высокая влажность воздуха и почвы снижают влияние регуляторов роста. В наших опытах наибольший эффект увеличения продуктивности картофеля был получен при применении ретардантов и этиленпродуцентов – препаратов, способных подавлять синтез предшественников гибберелинов, тем самым изменяя соотношение активности гормонов в пользу абсцизовой кислоты. Выявлено, что обработка картофеля хлорхолинхлоридом или хлорэтилфосфоновой кислотой подавляла рост и вызывала усиление экспорта продуктов фотосинтеза из надземной массы в клубни. В надземной массе обработанных растений оставалось в 1.5 раза меньше ¹⁴C, чем в контроле. Концентрация растворимых сахаров в клубнях картофеля сорта Детско-сельский достоверно снижалась с 41 ± 3 (контроль) до 32 ± 2 (опыт), сорта Идеал – с 62 ± 5 до 42 ± 3 мг/г. Соответственно увеличивалось содержание крахмала с 674 до 703 и с 700 до 722 мг/г сухой массы. Урожай клубней составлял в зависимости от сорта и применяемого препарата 180-200, в контроле – 130-150 г/куст. Масса клубней опытных растений возрастала преимущественно за счет более эффективного использования временно депонированных ассимилятов в листьях и стеблях. Это отражает изменения в донорно-акцепторной системе растений, обусловленные повышением аттрагирующей способности и емкости специализированных органов запаса. Учитывая морфологические и экологические особенности ячменя, в качестве препаратов для активизации защитно-приспособительных механизмов и улучшения азотного питания на северном пределе возделывания культуры использовали ризоагрин – препарат на основе ассоциативных азотфиксирующих ризобактерий. Предпосевная обработка семян ризоагрином способствовала улучшению роста и развития растений,

повышению побегообразования, в том числе продуктивной кустистости с 1.9 до 2.7 шт./растение. Увеличение площади листьев сопровождалось повышением содержания хлорофиллов на 15-30 % и интенсивности фотосинтеза с 16 до 22 мгСО₂/г сухой массы ч. Эффективность и направленность действия препарата зависела от погодных условий. При достаточной влагообеспеченности ризоагрин оказал наибольшее влияние на образование вегетативной массы, а при недостатке влаги – на зерновую продуктивность.

Таким образом, проведенный нами анализ продукционного процесса как интегральной функции растений позволил дополнить представления о формировании продуктивности и резистентности современных сортов картофеля, ячменя, одно- и многолетних кормовых трав, ориентированных на использование в условиях холодного климата. Основными физиолого-биохимическими факторами формирования продуктивности сельскохозяйственных культур на Севере являются широкий диапазон и варьирование скорости СО₂-газообмена при изменении температурных и световых условий, сравнительно низкий температурный оптимум фотосинтеза, пластичность пигментного комплекса и его способность поддерживать функциональную активность при пониженной освещенности, продолжительный рост листовой поверхности, распределение значительной части ассимилятов в вегетативные органы, повышенное накопление низкомолекулярных соединений. Познание общих закономерностей функционирования растений создает основы для оптимизации продукционного процесса, позволяет оценить степень соответствия метаболизма тех или иных видов и сортов климату, прогнозировать их продуктивность и устойчивость при глобальных изменениях климата.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гамалей Ю.В. Отток фотоассимилятов в природных и экспериментальных условиях // Физиология растений, 1996. Т. 43, № 3. С. 328-343.
2. Головки Т.К., Табаленкова Г.Н. Использование ассимилятов на рост и дыхание в растениях райграса однолетнего // Физиология растений, 1994. Т. 41, № 5. С. 713-719.
3. Головки Т.К. Дыхание растений (физиологические аспекты). СПб.: Наука, 1999. 204 с.
4. Гуляев Б.И. Фотосинтез и продуктивность растений: достижения, перспективы исследований // Физиология и биохимия культурных растений, 1996. Т. 28, № 1-2. С. 15-35.
5. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений и проблемы агросферы (теория и практика). М., 2004. Т. I-II. 1156 с.
6. Киризий Д.А. Фотосинтез и рост растений в аспекте донорно-акцепторных отношений. Киев, 2004. 192 с.
7. Курмаков В.А. Физиология яровой пшеницы. М., 1980. 205 с.
8. Куренкова С.В. Пигментная система культурных растений в условиях средней подзоны тайги европейского Северо-Востока. Екатеринбург, 1998. 114 с.
9. Курсанов А.А. Транспорт ассимилятов в растениях. М., 1976. 646 с.

10. Ламан Н.А., Янушкевич Б.Н., Хмурец К.И. Потенциал продуктивности хлебных злаков. Минск, 1987. 223 с.

11. Маркаров А.М., Головки Т.К., Табаленкова Г.Н. Морфофизиология клубнеобразующих растений. СПб.: Наука, 2000. 208 с.

12. Мокронос А.Т. Донорно-акцепторные отношения в онтогенезе растений // Физиология фотосинтеза / Под ред. А.А. Ничипоровича. М., 1982. С. 235-250.

13. Ничипорович А.А. Физиология фотосинтеза и продуктивность растений // Физиология фотосинтеза / Под ред. А.А. Ничипоровича. М., 1982. С. 7-33.

14. Ничипорович А.А. Фотосинтетическая деятельность растений как основа их продуктивности в биосфере и земледелии // Фотосинтез и продукционный процесс / Под ред. А.А. Ничипоровича М., 1988. С. 5-28.

15. Прусакова Л.Д., Чижова С.И. Исследования в области физиологически активных соединений // Агрохимия, 1999. № 9. С. 12-21.

16. Табаленкова Г.Н., Головки Т.К. Продукционный процесс культурных растений в условиях холодного климата. СПб.: Наука, 2010. 231 с.

17. Физиология и биохимия многолетних трав на Севере / Под ред. И.В. Забоевой. Л., 1982. 128 с.

18. Чиков В.И., Авакумова Н.Ю., Бакирова Г.Г. Распределение в тканях стебля ¹⁴C, ассимилирован-

ного растениями льна-долгунца в период быстрого роста и зеленой спелости // Физиология и биохимия культурных растений, 2004. Т. 36, № 4. С. 335-341.

19. (Чиков В.И., Бакирова Г.Г., Авакумова Н.Ю.) Chikov V.I., Bakirova G.G., Avakumova N.Y. Apoplastic transport of ¹⁴C-photosynthates measured under drought and nitrogen supply // Biol. Plant., 2001. Vol. 44, № 4. P. 517-521.

20. Шевелуха В.С., Ковалев В.М., Курапов П.Б. Регуляторы роста и проблемы селекции растений // Физиологические основы селекции. Т. 2. Теоретические основы селекции. СПб., 1995. С. 259-292.

21. Швецова В.М. Фотосинтез и продуктивность сельскохозяйственных растений на Севере. Л.: Наука, 1987. 94 с.

22. Dixit D. Partitioning of ¹⁴C-photosynthates of leaves in roots, rhizome, and in essential oil and curcumin in turmeric (*Curcuma longa*) // Photosynthetica, 2000. Vol. 38, № 2. P. 275-280.

23. Jeuffroy M.N., Ney B. Crop physiology and productivity // Field Crops Res., 1997. Vol. 53, № 1-3. P. 105-112.

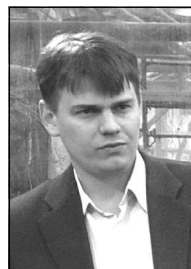
24. Wareing P.F., Patrick J. Source-sink relation and the partition of assimilates in the plant // Photosynthesis and productivity in different environments / Ed. J.P. Cooper. Cambridge: Univ. Press, 1973. P. 481-499. ❖

ОПТИМИЗАЦИЯ СВЕТОВОГО РЕЖИМА КУЛЬТУРЫ ОГУРЦА И ЛИСТОВЫХ ОВОЩЕЙ В ЗАКРЫТОМ ГРУНТЕ

Круглогодичное обеспечение населения северных регионов России свежими овощами и зеленой продукцией является важной социально-экономической задачей. Ее решение невозможно без создания современного агропромышленного производства на базе защищенного грунта. Условия защищенного грунта позволяют оптимизировать в соответствии с потребностями выращиваемой культуры и контролировать все основные факторы среды (температуру, влажность, концентрацию CO₂, минеральное питание). Однако без применения дополнительного освещения получение планируемого урожая в осенне-зимний период практически невозможно, особенно на Севере. Свет является одним из главных морфогенетических факторов, контролирует рост и развитие растений. Энергия света используется растениями для осуществления процесса автотрофного питания – фотосинтеза. За счет фотосинтеза формируется 95 % биомассы растений и только 5 % биомассы представлено элементами ми-



А. Буткин



Е. Григорай

нерального питания, которые вовлекаются в метаболизм благодаря фотосинтетически запасенной энергии. Территория Республики Коми располагается в первой световой зоне, где приход суммарной фотосинтетически активной радиации составляет в декабре-феврале 110-220 кал/см². Для сравнения, в Амурской области и Приморском крае (седьмая световая зона) сумма ФАР на порядок больше и составляет 2370-3450 кал/см². На территории Российской Федерации в досветке нуждается свыше 700 га защищенного грунта.

В связи с этим первоочередное значение приобретает разработка на-

учных основ повышения продуктивности и эффективности светокультуры овощных [6]. В настоящее время в ОАО «Пригородный» применяется автоматическая система управления микроклиматом, что дает возможность проводить эксперименты по оптимизации светового режима в производственных условиях.

Материал и методы

Опыты проводили на культуре огурца и листовых овощах. Растения огурца (гибрид F1 Церес) выращивали в блочной теплице на минеральной вате. Температуру в теплице поддерживали в пределах 26-28 °С, концентрация CO₂ в зависимости от фазы развития растений составляла 0.04-0.10 %. Освещение создавали с помощью натриевых и ртутных ламп высокого давления (ДНАЗ-600Вт/REFLUX и ДРiЗ-600Вт/REFLUX). Спектр натриевых ламп обогащен желтым светом, а ртутные лампы имеют в спектре синий свет. Растения огурца выращивали при 9, 14 и 18 клк под желтыми лампами (варианты 1-3 соответственно).

Буткин Алексей Васильевич – зам. министра сельского хозяйства и продовольствия Республики Коми, соискатель Института биологии. E-mail: mshp@rkomi.ru.

Григорай Евгений Евгеньевич – главный агроном ОАО «Пригородный», соискатель Института биологии. E-mail: agree@mail.ru. Область научных интересов: сельскохозяйственное производство, тепличные культуры.

Таблица 1

Влияние светового режима выращивания растений огурца на показатели листовой поверхности

Вариант	Площадь листьев, дм ² /растение		Удельная поверхностная плотность, г/дм ²	
	ноябрь	март	ноябрь	март
Натриевые лампы				
1 (9 клк, 19 ч)	224 ± 45	209 ± 40	0.18 ± 0.01	0.33 ± 0.01
2 (14 клк, 19 ч)	190 ± 40	276 ± 51	0.24 ± 0.01	0.34 ± 0.01
3 (18 клк, 19 ч)	195 ± 40	185 ± 35	0.26 ± 0.02	0.52 ± 0.04
Натриевые и ртутные лампы высокого давления (6 ч)				
4 (14 клк, 19 ч)	176 ± 36	223 ± 45	0.26 ± 0.02	0.38 ± 0.04

В варианте 4 к желтым лампам добавляли синие. Досветку синими лампами производили ежедневно в течение 6 ч. Фотопериод во всех вариантах составлял 19/5 ч (день/ночь). Освещенность в агроценозе определяли логгером LI-1400 с датчиком (Li-cog Inc., США). В течение осенне-зимнего оборота проводили наблюдения за ростом и развитием растений. Определяли биомассу и урожайность, площадь и удельную поверхностную плотность листьев (УППЛ), концентрацию пигментов и содержание элементов минерального питания, фотосинтетическую активность листьев разного яруса. Салат сорт Лифли выращивали под натриевыми лампами (ДНаЗ-600Вт/REFLUX) при следующих интенсивностях и продолжительности освещенности: 7.5 клк в течение 24 ч (вариант 1), 7.5, 10.0 и 14.0 клк в течение 16 ч (варианты 2-4 соответственно).

Результаты и их обсуждение

Результаты опытов по оптимизации светового режима показали, что в ценозе огурца листья нижнего яруса получали вдвое меньше света по сравнению с листьями верхнего яруса (см. рисунок). Наиболее физиологически активные листья среднего яруса освещались заметно слабее верхних. В начале плодоношения листовая поверхность растения составляла от 180 до 220 дм² (табл. 1). С увеличением освещенности (варианты 1-3) площадь листьев уменьшалась на 15 %. Величина УППЛ характеризует мощность фотосинтетического аппарата растений. Показано, что у функционально активных листьев она положительно коррелирует с фотосинтезом [7]. Максимальные значения УППЛ у молодых растений огурца (ноябрь) отмечали в вариантах 3 и 4. К завершению оборота культуры независимо от

светового режима выращивания растений величина УППЛ повышалась в 1.5-2.0 раза. Возможно, это обусловлено накоплением углеводов и некоторых минеральных элементов (Ca, Na, Mg). Досвечивание ртутными лампами не оказывало существенного влияния на освещенность внутри полога и УППЛ. Современная технология выращивания огурца в теплице позволяет дозированно вносить элементы минерального питания [5]. Результаты наших исследований показали, что при равном внесении элементов минерального питания содержание их в листьях существенно зависит от освещенности растений. У молодых растений огурца концентрация калия, кальция и фосфора была наибольшей, а азота и магния наименьшей в листьях, получавших больше света (вариант 3). Возможно, накопление калия связано с его ролью в поддержании осмотического баланса клеток интенсивно транспирирующих листьев.

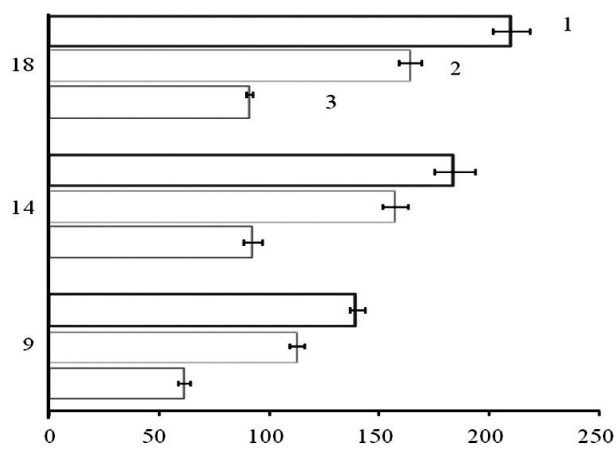
Адаптация к световому режиму затрагивает различные уровни организации автотрофного организма и, в первую очередь, пигментный комплекс, обеспечивающий поглощение и превращение световой энергии. Колич-

ество пигментов в листьях среднего яруса у растений, получавших меньше света (вариант 1), было в 1.5 раза больше по сравнению с листьями растений в вариантах 2 и 3. Это – компенсаторная реакция, она связана с увеличением светособирающего пигментного комплекса. При досветке синими лампами проявлялась тенденция к накоплению хлорофиллов. Такое же явление отмечали у томатов при выращивании на свету, обогащенном синими лучами [1]. Добавка синего света положительно влияла также на содержание пигментов и рост редиса и листовых овощей [8]. По данным некоторых авторов, синий свет способствует образованию хлоропластов с более выраженной гранальной структурой [2]. К концу оборота культуры наблюдали значительную деградацию пигментов, что выражалось в уменьшении их содержания в 5-7 раз. При этом различия между вариантами, обусловленные влиянием светового режима на пигментный комплекс, сохранялись.

Урожайность огурца зависела от светового режима. Двукратное увеличение освещенности приводило к повышению урожайности на 30 %. Максимальную урожайность (50 кг/м²) и максимальное количество плодов (160 шт./растение) за оборот давали растения в варианте 3. При низкой освещенности (вариант 1) урожайность составила 35 кг/м², а растения формировали на 20 % меньше плодов. Средняя масса плода составляла 360-380 г и не зависела от светового режима. При всех режимах освещения нестандартная продукция составляла 5-7 % общей урожайности. Досвечивание синими лампами не оказало заметного эффекта на урожайность огурца.

На основании этих опытов были выработаны рекомендации по оптимизации светового режима при выращивании огурцов.

Опыты по оптимизации светового режима выращивания листовых овощей также имели важный практический результат, ведь по окупаемости затрат наиболее выгодным для тепличного производства является выращивание зеленных растений. Зеленные культуры характеризуются интенсивным метаболизмом, быстрым ростом, накоплением полезных и необходимых для поддержания



Поступление фотосинтетически активной радиации (ФАР, мкмоль/м² с) к листьям верхнего (1), среднего (2) и нижнего (3) ярусов растений огурца при разном освещении ценоза натриевыми лампами (клк, по вертикали).

Таблица 2

Интенсивность фотосинтеза (Фв) и содержание фотосинтетических пигментов в листьях растений салата при различных световых режимах

Вариант	Фв, мкмоль CO ₂ /м ² ·с	Хлорофиллы	Каротиноиды
		мг/г сухой массы	
1 (7.5 клк, 24 ч)	13.13 ± 0.49	5.33 ± 0.58	1.01 ± 0.13
2 (7.5 клк, 16 ч)	12.51 ± 2.50	6.22 ± 0.63	1.26 ± 0.08
3 (10 клк, 16 ч)	7.53 ± 0.72	7.89 ± 0.51	1.81 ± 0.15
4 (14 клк, 16ч)	9.00 ± 0.70	7.29 ± 0.71	1.76 ± 0.17

здоровья человека питательных веществ – антиоксидантов, макро- и микроэлементов, витаминов. Исследования показали, что среди зеленных наибольшей скоростью фотосинтеза отличались руккола, базилик и кинза, низкую фотосинтетическую активность проявлял шнит-лук, промежуточное положение занимал салат. По накоплению фенольных соединений, определяющих антиоксидантную активность зеленой массы растений, выделялись базилик и мята [3, 4].

В производстве зеленных культур первое место занимают салаты. Они более востребованы населением. Исследования показали, что наиболее высокая фотосинтетическая активность (табл. 2) характерна для листьев салата, выращенного при круглосуточном освещении 7.5 клк (вариант 1). Повышение скорости видимого фотосинтеза листьев в среднем на 30 % при данной освещенности можно рассматривать как механизм компенсации недостатка световой энергии. Сокращение фотопериода и увеличение освещенности приводило к снижению фотосинтетической активности листьев салата и усилению их дыхания. Коэффициент полезного действия фотосинтеза, характеризующий использование растениями салата падающей ФАР на формирование хозяйственно полезной биомассы, при круглосуточном освещении 7.5 клк составлял 9 %. Увеличение интенсивности ФАР не повлияло на величину КПД ценоза салата, а сокращение фотопериода повысило КПД до 11 %. Полученные для салата значения КПД приближаются к максимальным, что свидетельствует об оптимальных условиях выращивания данной культуры.

Содержание пигментов в листьях салата варьировало в зависимости от режима освещения. Наименьшее накопление хлорофиллов и каротиноидов отмечали при круглосуточном освещении 7.5 клк. Сокращение фотопериода до 16 ч при сохранении такого же уровня освещенности приводило к небольшому увеличению фонда пигментов. Повышение ФАР до 10 и 14 клк при фотопериоде 16 ч стимулировало накопление пигментов, прежде всего каротиноидов, обладающих высокими антиоксидантными свойствами, что повышало биологическую ценность готовой продукции.

Скорость накопления растениями салата надземной биомассы в начальный период развития мало зависела от освещенности ценоза. Так, у 20-

дневных растений при освещенности 7.5 клк в течение 16 и 24 ч надземная масса составляла соответственно 14.5 ± 2.8 и 14.1 ± 2.7, а при освещенности 10 и 14 клк в течение 16 ч – соответственно 17.7 ± 1.9 и 18.7 ± 3.3 г сырой массы. Однако в дальнейшем при круглосуточном освещении 7.5 клк или повышении интенсивности света до 14 клк наблюдали тенденцию к усилению роста надземной массы. К уборке урожая, которую проводили при достижении растениями возраста 40 дней, максимальную продуктивность (200 г/растение) отмечали в условиях круглосуточного освещения 7.5 клк (вариант 1) и при наиболее высокой интенсивности света 14 клк (вариант 4), что обусловлено разрастанием листа в ширину и высокой относительной скоростью роста надземной массы. В варианте 2 (7.5 клк, 16 ч) урожайность была вдвое ниже. Доля надземной биомассы салата, которая представляет хозяйственный интерес, составляла 93-95 % биомассы целого растения. Следовательно, подавляющая часть продуктов фотосинтеза использовалась на создание урожая. Важно отметить, что самый высокий выход продукции первой категории качества (около 100 %) получен при наибольшей освещенности (14 клк). Недостаток света приводил к снижению производства продукции высокого качества в 3-5 раз. При освещенности 7.5 клк и продолжительности досветки 16 ч вся продукция была отнесена к категории нестандартной, на круглосуточном свету продукция первой и второй категории качества составила около 13 %. Следовательно, повышение освещенности с 7.5 до 10 и 14 клк при меньшем световом периоде способствовало увеличению накопления биомассы салата в 1.5-2.0 раза и выходу наибольшей продукции первой категории качества.

Таким образом, экспериментально показаны возможности оптимизации светового режима при выращивании урожая огурца и зеленных культур в теплицах зимнего типа. Разработаны рекомендации по повышению эффек-

тивности культуры огурца и листовых овощей в осенне-зимний период на Севере с учетом продолжительности поступления естественного света и затрат электроэнергии.

ЛИТЕРАТУРА

1. (Велит И.А.) Влияние спектрального состава света на содержание пигментов в листьях томата / И.А. Велит, П.И. Бондарь, Т.В. Сахно и др. // Физиология и биохимия культурных растений, 2004. Т. 36, № 4. С. 349-354.
2. Воскресенская Н.П. Принципы фоторегулирования метаболизма растений и регуляторное действие красного и синего света на фотосинтез // Фоторегуляция метаболизма и морфогенеза растений. М.: Наука, 1975. С. 16-36.
3. (Головки Т.К.) Продукционный процесс и пищевая ценность зеленных культур защищенного грунта на Севере / Т.К. Головки, Г.Н. Табаленкова, И.В. Далькэ, И.Г. Захой, Е.Е. Григорай, А.В. Буткин // Гавриш, 2010. № 5. С. 32-35.
4. (Головки Т.К.) Антиоксидантная активность и витаминная ценность зеленных культур защищенного грунта / Т.К. Головки, Г.Н. Табаленкова, И.Г. Захой, А.В. Буткин, Е.Е. Григорай // Аграрный вестн. Урала, 2010. № 9. С. 60-63.
5. (Григорай Е.Е.) Световой режим и продуктивность тепличной культуры огурца / Е.Е. Григорай, А.В. Буткин, И.В. Далькэ, Я.Н. Яцко, Г.Н. Табаленкова, Т.К. Головки // Интенсификация и оптимизация продукционного процесса сельскохозяйственных растений: Матер. междунар. науч.-практ. конф. Орел, 2009. С. 70-74.
6. Тараканов И.Г. Современное состояние и перспективы развития светокультуры растений // Гавриш, 2005. № 6. С. 34-38.
7. Тооминг Х.Г. Солнечная радиация и формирование урожая. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 200 с.
8. (Yorio N.C.) Improving spinach, radish, and lettuce growth under red light emitting diodes (LEDs) with blue light supplementation / N.C. Yorio, G.D. Goins, H.R. Kagie et al. // Hort Sci., 2001. Vol. 36, № 2. P. 380-383. ❖

ОПТИМИЗАЦИЯ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ РАСТЕНИЙ – КОМПОНЕНТОВ ФОТОТРОФНОГО ЗВЕНА ЗАМКНУТЫХ БИОРЕГЕНЕРАТИВНЫХ СИСТЕМ ЖИЗНЕОБЕСПЕЧЕНИЯ



А. Тихомиров

С. Ушакова
В. Величко



Т. Головки



Г. Табаленкова



И. Захойев



Е. Гармаш

Растения, входящие в блок фототрофного звена биорегенеративных систем жизнеобеспечения (БСЖО), служат поставщиком растительной пищи, участвуют в регенерации воздушной среды и утилизации отходов жизнедеятельности человека [6, 11]. Для повышения эффективности фототрофного звена БСЖО в условиях высокой степени замкнутости массообменных процессов необходимо оптимизировать минеральное питание растений. Создание высокопродуктивного фитоценоза, функционирующего на основе бесперебойного снабжения растений минеральными элементами и обеспечивающего разнообразие растительной продукции для человека в условиях длительного пребывания вне Земли, является нелегкой задачей. Помимо подбора растений, сочетающих высокую продуктивность с технологической простотой культивирования, необходимо учитывать их возможное аллелопатическое взаимодействие не только при совместном выращивании, но также при использовании растительных остатков для воспроизводства почвоподобного субстрата (ППС). Ранее была предложена технология «биологической» минерализации растительных отходов при выращивании растений на ППС [5]. Изучение ППС как источника минерального питания показало необходимость продолжения работ в этом направлении [8, 9, 12].

Целью данной работы было разработать и испытать субстратный комплекс для оптимизации минерального питания зеленных культур, перспективных для включения в состав фототрофного звена БСЖО.

Методика

В эксперименте по исследованию комбинированных субстратов, включающих ионообменные смолы, в качестве тест-культуры была выбрана высокоурожайная листовая капуста (*Brassica oleracea* L.) сорта «Sensuji-kuomizuna». Выбор обусловлен тем, что в приближенных к создаваемым в БСЖО условиях капуста данного сорта превосходила по продуктивности все другие исследованные зеленные растения в 3-4 раза [10]. Поэтому для формирования конечного урожая этой культуре требу-

ется значительно больше элементов минерального питания.

Растения листовой капусты выращивали на субстратах различного состава (табл. 1). В качестве основы комбинированного субстратного комплекса использовали два типа ППС: обедненный минеральными элементами после нескольких циклов культивирования растений (ППС₁) и свежеприготовленный (ППС₂). Чтобы выровнять количество вносимого с почвоподобным субстратом азота, в вегетационные сосуды закладывали по 896 и 810 г сухого ППС₁ и ППС₂ соответственно. В каждом варианте в ППС вносили по 60 г соломы пшеницы. В качестве физико-химического компонента для улучшения условий минерального питания растений добавляли обогащенную минеральными элементами ионообменную смолу «БИОНА-312» [7] в количестве 10 или 20 % сухой массы ППС. Растения листовой капусты культивировали в камере при температуре 24 ± 1 °С и круглосуточном освещении (150 ± 10 Вт/м² ФАР). В качестве ирригационного раствора использовали отстоянную водопроводную воду с экстрактивными из субстрата соединениями. Полив проводили ежедневно.

Уборку растений осуществляли через 26 сут. после посева семян. Для определения содержания сухого вещества растительные пробы фиксировали и досушивали при температуре 105 и 70 °С соответственно. Биохимический состав съедобной массы изучали в лиофильно высушенных образцах. Углеводы из растительного материала экстрагировали дважды 80%-ным этанолом при 50 °С в течение 30 мин. и в ультразвуковой ванне – 5 мин. Спиртовые экстракты объединяли и выпаривали при 40 °С. Содержание растворимых углеводов определяли методом ВЭЖХ. Анализ проводили при следующих условиях: колонка – 4×250 мм ДИАСОРБ-130-АМИН, скорость потока элюента – 0.8 мл/мин., детектор – рефрактометр. Критерием идентификации пиков служило время удерживания стандартных растворов. Количественный анализ проводили по методу абсолютной калибровки с использованием площадей пиков в качестве параметров сравнения. Клетчатку определяли по Кюршнеру и Ганеку с исполь-

Захойев Илья Григорьевич – к.б.н., н.с. лаборатории экологической физиологии растений, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН. E-mail: zakhozhiy@ib.komisc.ru. Область научных интересов: *физиология и биохимия растений*.

Ушакова Софья Аврумовна – к.б.н., с.н.с. лаборатории управления биосинтезом фототрофов, Институт биофизики СО РАН. E-mail: sofya-ushakova@yandex.ru.

Тихомиров Александр Аполлинарьевич – д.б.н., проф., зав. этой лабораторией. E-mail: ubflab@ibp.ru.

Величко Владимир Владимирович – к.б.н., н.с. этой же лаборатории. E-mail: vladimir_velitchko@hotmail.com.

Область научных интересов: *физиология растений, фототрофные системы*.

Таблица 1

Характеристика субстратов для выращивания растений листовой капусты сорта *Sensuji-kyomizuna* в приближенных к БСЖО условиях

Вариант опыта	Субстрат, г/сосуд
1. ППС ₁ + Солома (контроль 1)	896 г ППС ₁ + 60 г соломы
2. ППС ₁ + Солома + «БИОНА» (10 %)	896 г ППС ₁ + 60 г соломы + 89.6 г смолы
3. ППС ₁ + Солома + «БИОНА» (20 %)	896 г ППС ₁ + 60 г соломы + 179.2 г смолы
4. ППС ₂ + Солома (контроль 2)	810 г ППС ₂ + 60 г соломы
5. ППС ₂ + Солома + «БИОНА» (10 %)	810 г ППС ₂ + 60 г соломы + 80.4 г смолы
6. ППС ₂ + Солома + «БИОНА» (20 %)	810 г ППС ₂ + 60 г соломы + 160.8 г смолы

зованием смеси азотной и уксусной кислоты в соотношении 1:10 [4]. Элементный анализ осуществляли с применением метода оптической эмиссионной спектроскопии с индуктивно связанной плазмой на приборе «SPECTRO CIROS-CCD». Содержание общего азота определяли с помощью элементного CHNS-O анализатора «EA-1110». Содержание нитратов измеряли колориметрически после реакции с салициловой кислотой [3].

Количественную оценку антиоксидантной активности спиртовых экстрактов из биомассы растений проводили с применением стабильного радикала 2,2-дифенил-1-пикрилгидразила (ДФПГ) [14]. Содержание суммы фенольных соединений оценивали по реакции экстрактивных веществ биомассы с реактивом Фолина-Дениса. В качестве стандарта для построения градуировочной зависимости использовали рутин.

Результаты опытов обрабатывали статистически. Различия между сравниваемыми величинами оценивали по t-критерию Стьюдента.

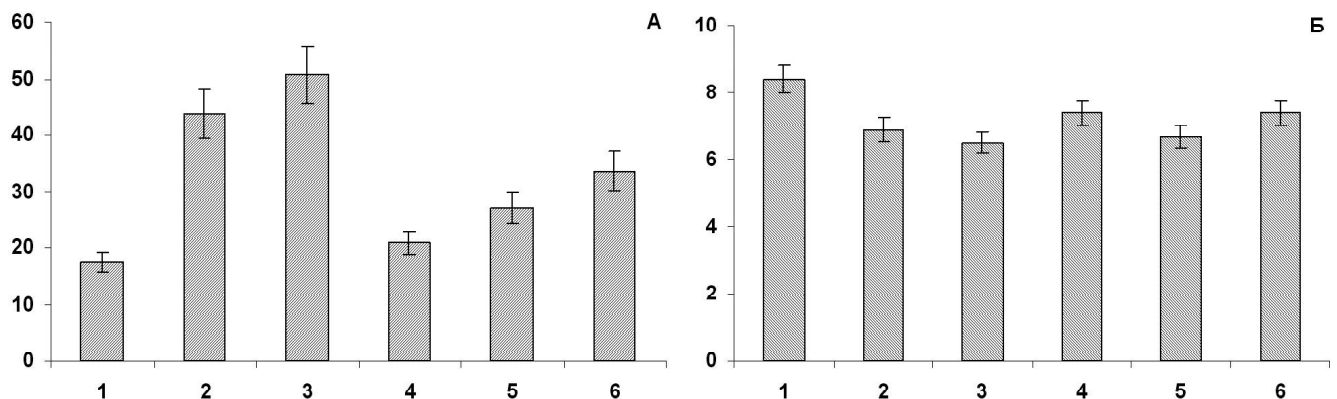
Результаты и обсуждение

Состав субстрата оказал влияние на продуктивность растений капусты (см. рисунок). При уборке сырая надземная биомасса растений, выращенных на комплексном субстрате, включающем «БИОНА» в концентрации 10 и 20 %, была больше, чем у растений соответствующих контрольных вариантов, выращенных на субстратах без внесения ионообменной смолы. На ППС₁ с добавкой «БИОНА» масса растений увеличилась в 2.5-3.0 раза, тогда как на ППС₂ добавка «БИОНА» приводила к повышению биомассы максимально в 1.5 раза. Содержание сухих веществ в сырой биомассе растений варьировало в пределах 7-8 %. Проявлялась тенденция к снижению этого показателя с увеличением накопления сырой биомассы растений (варианты 1-3).

Анализ минерального состава биомассы капусты выявил повышение содержания азота у растений на субстратах, содержащих ППС₂, по сравнению с растениями, выращенными на субстратах с ППС₁. Добавление ионообменной смолы в ППС₁ (варианты 2, 3) привело к увеличению содержания азота на 30-40 % по сравнению с вариантом 1 (табл. 2). При использовании «БИОНА» в сочетании с ППС₂

(варианты 5 и 6) содержание общего азота в биомассе по сравнению с вариантом 4 не изменялось, но было несколько выше, чем в вариантах 2 и 3 и значительно выше, чем в варианте 1.

Концентрация нитрат-иона в биомассе сильно зависела от состава субстрата и, прежде всего, от типа ППС. В вариантах 1-3, где основой комплексного субстрата был ППС₁, содержание нитратного азота не превышало 6 % общего азота, тогда как в вариантах 4-6 с ППС₂ достигало 9 %. В расчете на одно растение содержание нитрат-иона в надземной биомассе в вариантах 4 и 6 составило 37 и около 55 мг соответственно. Другую картину наблюдали при выращивании растений на ППС₁ без и в комбинации с «БИОНА». Наименьшее содержание нитратов (10 мг на растение) было в варианте 1. Внесение ионообменной смолы в количестве 10 % массы ППС₁ привело к повышению продуктивности (см. рисунок) и содержания нитрат-иона в расчете на растение почти в три раза. Добавка 20 % ионообменной смолы (вариант 3) не оказало существенного влияния на накопление массы растений, но по сравнению с вариантом 2 содержание нитрат-иона повысилось почти на 70 %. В расчете на растение содержание нитрат-иона в варианте 3 было примерно таким же, как в вариантах 5 и 6. Расчеты показали, что содержание нитратов в свежей биомассе растений в вариантах 4-6 составляло в среднем 1700 мг/кг, а в вариантах 1-3 было в два-три раза меньше. Согласно действующим в настоящее время «Гигиеническим требованиям к безопасности и пищевой ценности пищевых продуктов СанПиН 2.3.2.1078-01» [1], допустимый уровень нитратов для листовых овощей составляет 2000 мг/кг. Уместно отметить, что допустимой суточной дозой потребления нитратов человеком считается 300-320 мг (примерно 3-4 мг/кг массы тела).



Продуктивность растений листовой капусты сорта *Sensuji-kyomizuna* на субстратах разного состава: сырая масса, г/растение (А) и доля сухих веществ в сырой биомассе, % (Б). По горизонтали – вариант опыта как в табл. 1.

Таблица 2
Влияние субстрата на азотный статус растений капусты *Sensuji-kyomizuna*, мг/г сухой массы

Вариант	Азот общий (N _о)	Нитраты (NO ₃)	Азот нитратный, (N–NO ₃)
1	37.0 ± 2.0	6.0 ± 0.2	1.4 ± 0.1 (3.7)
2	49.0 ± 3.0	9.3 ± 0.7	2.1 ± 0.2 (4.3)
3	55.0 ± 4.0	14.1 ± 0.8	3.2 ± 0.2 (5.8)
4	65.0 ± 4.0	23.8 ± 0.9	5.4 ± 0.2 (8.3)
5	66.0 ± 4.0	26.6 ± 1.0	6.0 ± 0.2 (9.1)
6	67.0 ± 4.0	21.6 ± 1.3	4.9 ± 0.3 (7.3)

Примечание: в скобках указана доля общего азота, %. Здесь и далее: варианты 1-6 – те же, что и в табл. 1.

Таблица 3
Содержание макро- и микроэлементов в съедобной массе листовой капусты сорта *Sensuji-kyomizuna* при выращивании на субстратах разного состава

Вариант	K	P	Ca	Mg	Na	S	Fe	Mn	Cu	Mo	B	Co	Cd	Zn
	мг/г сухой массы						мг/кг сухой массы							
1	59	5.1	19	4.8	5.1	10	120	62	27	5.4	36	0.17	0.24	111
2	67	5.4	21	5.2	2.9	11	170	73	40	3.6	35	0.30	0.28	69
3	72	5.6	24	5.8	5.6	12	180	80	45	2.6	35	0.32	0.22	70
4	90	6.5	20	5.6	3.4	11	140	72	18	3.0	28	0.23	0.31	56
5	90	5.9	24	5.6	3.1	10	130	65	40	2.6	31	0.34	0.26	52
6	90	6.3	33	6.0	3.3	12	90	81	62	3.8	30	0.17	0.20	96

Примечание. Здесь и далее: ошибка средней величины не превышает 15 %.

Биомассу растений, выращенных на ППС₂ как в сочетании с «БИОНА», так и без него, характеризовало более высокое относительное содержание калия по сравнению с аналогичными вариантами с ППС₁ (табл. 3). Добавка к ППС₂ «БИОНА» способствовала увеличению относительного содержания в биомассе Cu и Zn. При этом отмечали уменьшение концентрации Fe и особенно Cd. Практически не изменялось содержание P, Mg, S, Mo, B. В вариантах с ППС₁ добавка «БИОНА» в большинстве случаев приводила к обогащению биомассы макро- и микроэлементами на фоне повышения урожая. Наиболее заметно увеличивалось содержание Cu, Co, Mn и Fe. Необходимо отметить сравнительно высокое содержание серы в биомассе листовой капусты, что является отличительным свойством большинства крестоцветных растений.

Таблица 4
Состав съедобной массы листовой капусты сорта *Sensuji-kyomizuna*, выращенной на субстратах разного состава, мг/г сухой массы

Вариант	Растворимые сахара	Клетчатка	Сумма фенолов	АОА
1	102.9	8.9	8.0	0.024
2	78.6	9.0	7.9	0.027
3	62.4	9.2	7.1	0.020
4	98.9	9.0	8.4	0.023
5	53.1	8.2	6.4	0.019
6	34.3	7.4	6.5	0.020

Примечание: АОА – антиокислительную активность определяли как 1/EC₅₀ (г ДФПГ/г сухой массы), где EC₅₀ – концентрация субстрата, вызывающая 50%-ную потерю активности ДФПГ (2,2-дифенил-1-пикрилгидрил).

Помимо необходимых человеку минеральных элементов зеленые растения являются поставщиком разнообразных витаминов, пектинов, пищевых волокон и других полезных веществ, служат важным источником антиоксидантов. При длительном пребывании человека на космических БСЖО стационарного типа особое значение приобретает обогащение рациона пищевыми волокнами (клетчаткой). По нашим данным (табл. 4), содержание клетчатки в сухой биомассе капусты в вариантах 1-3 (с ППС₁) составляло в среднем 9 %, что эквивалентно 6.3 г/кг свежей биомассы. Добавка «БИОНА» в комплексный субстрат с ППС₁ не оказала ощутимого эффекта на относительное содержание клетчатки в растениях, тогда как в вариантах с ППС₂ этот показатель снижался в среднем на 15 %. Выявлено влияние субстрата на относительное содержание растворимых углеводов, в составе которых доминировали моносахара (до 95 %). Добавка «БИОНА» приводила к уменьшению их содержания, вероятно, из-за более интенсивного роста растений. С другой стороны, количество сахаров отрицательно коррелировало с содержанием в биомассе азота и, особенно, нитратов. Известно, что накопление нитратов часто является следствием торможения использования

азота растением из-за недостатка сахаров, поставляющих C-скелеты и энергию для роста [13]. В наших опытах растения на ППС₁ (варианты 2 и 3) накапливали существенно больше биомассы, содержали больше углеводов и меньше нитратного азота по сравнению с растениями на ППС₂ (варианты 5, 6). Как было установлено нами ранее [2], антирадикальная активность биомассы зеленых растений связана в основном с содержанием в ней фенольных веществ. В биомассе капусты концентрация веществ фенольной природы варьировала в пределах 0.65-0.80 мг/г сухой массы, тип субстрата не оказал существенного влияния на их накопление (табл. 4).

Таким образом, впервые изучены возможности использования субстратного комплекса на основе почвоподобного и физико-химического (ионообменные смолы) субстратов для выращивания растений фототрофного звена применительно к БСЖО с высокой степенью замкнутости массообменных процессов. Установлено, что добавление «БИОНА» к почвоподобному субстрату, предварительно использованному в нескольких циклах выращивания растений, обеспечивает повышение продуктивности листовой капусты на 250-280 % при сохранении пищевых качеств биомассы. Добавка «БИОНА» к субстрату, содержащему свежеприготовленный ППС, приводит к увеличению продуктивности на 30-40 % при накоплении в биомассе нитратов близко к предельно допустимой норме. Результаты наших опытов позволяют положительно оценить перспективы обеспечения бесперебойного питания растений минеральными элементами на основе использования субстратного комплекса, включающего ионообменные смолы.

Авторы признательны В.В. Матусевичу (Институт физической и органической химии НАНБ, г. Минск, Беларусь) за предоставление препарата «БИОНА».

Работа выполнена в рамках проекта «Интеграция биологического и химического методов для повышения эффективности работы фототрофного звена биорегенеративной системы жизнеобеспечения, включающей человека», поддержанного грантами СО РАН (№ 132) и УрО РАН (№ 09-С-4-1006).

ЛИТЕРАТУРА

1. Гигиенические требования безопасности и пищевой ценности пищевых продуктов. СанПиН 2.3.2.1078-01. М., 2002.
2. (Головко Т.К.) Антиоксидантная активность и витаминная ценность зеленных культур защищенного грунта / Т.К. Головко, Г.Н. Табаленкова, И.Г. Захой и др. // Аграрный вестн. Урала, 2010. № 9. С. 60-63.
3. (Губачек Й.) Колориметрическое определение NO_3^- в растительных тканях с салициловой кислотой / Й. Губачек, Р. Рихтер, Т. Каплан и др. // Агрохимия, 1981. № 7. С. 131-138.
4. (Ермаков А.И.) Методы биохимического исследования растений / А.И. Ермаков, В.Е. Арасимович, М.И. Смирнова-Иконникова и др. Л., 1972. 456 с.
5. (Мануковский Н.С.) Waste bioregeneration in life support CES: development of soil organic substrate / N.S. Manukovsky, V.S. Kovalev, V.Ye. Rygalov, I.G. Zolotukhin // Adv. Space Res., 1997. Vol. 10. P. 1827-1832.

6. Романов С.Ю., Железняков А.Г., Телегин А.А. Проблемы жизнеобеспечения экипажей длительных космических экспедиций // Авиакосм. экол. мед., 2008. Т. 42, № 6/1. С. 13-15.

7. Солдатов В.В., Перышкина Н.Г. Искусственные почвы для растений. Минск, 1985. 62 с.

8. (Тихомиров А.А.) Оценка почвоподобного субстрата как источника минеральных элементов для выращивания растений применительно к системам жизнеобеспечения / А.А. Тихомиров, С.А. Ушакова, В.В. Матусевич, Т.К. Головко // Вестн. КрасГАУ, 2010. № 9. С. 13-17.

9. (Тихомиров А.А.) Mass exchange in an experimental new-generation life support system model based on biological regeneration of environment / А.А. Tikhomirov, S.A. Ushakova, N.S. Manukovsky et al. // Adv. Space Res., 2003. Vol. 31. P. 1711-1720.

10. (Ушакова С.А.) Сравнительная оценка продуктивности некоторых зеленных культур, возможных представителей звена высших растений биорегенеративных систем жизнеобеспечения / С.А. Ушакова, А.А. Тихомиров, В.В. Величко и др. // Авиакосм. экол. мед., 2010. Т. 44, № 3. С. 42-46.

11. Gitelson J.I., Lisovskyy G.M., MacElroy R.D. Manmade closed ecological systems. L.-N.-Y., 2003. 402 p.

12. (Gross J.B.) Testing soil-like substrate for growing plants in bioregenerative life support systems / J.B. Gross, Ch. Lausseau, A.A. Tikhomirov et al. // Adv. Space Res., 2005. Vol. 36. P. 1312-1318.

13. Hirose T. Modelling the relative growth rate as function of plant nitrogen concentration/ Physiol. Plant., 1988. Vol. 72, № 1. P. 185-189.

14. Molyneux P. The use of the stable free radical diphenylpicrylhydrazyl (DPPH) for estimating antioxidant activity. Songklanakarinn // J. Sci. Technol., 2004. Vol. 26, № 2. P. 211-219. ❖



МАЛАЯ АКАДЕМИЯ



ЭКО-ПРАКТИКА С ИНСТИТУТОМ БИОЛОГИИ

Каждое лето экологическое отделение Малой академии Коми НЦ УрО РАН объединяет неравнодушных к природе старшеклассников, педагогов и научных сотрудников – специалистов своего дела. Во время экскурсионных маршрутов в окрестностях Сыктывкара школьники успевают освоить несколько полевых методов, часть ребят будет обрабатывать материал в течение года. У многих из них интерес ко всему живому перерастет в профессию, а главное, что эти ребята никогда не будут равнодушны к нашей северной природе.

Знакомые незнакомцы

Во время летней практики с Малой академией мы побывали в ботаническом саду пединститута, Мичуринском и Кировском парке, около радиобиологического корпуса Института биологии и на берегу реки за химико-биологическим корпусом университета.

13 июня мы отправились по окрестностям Сыктывкара на флористическую экскурсию. Многие растения мы видели в своей жизни уже не раз, воспринимали их как часть городского пейзажа и не заслуживающие особого внимания. Во время экскурсии мы увидели ольху и борщевик, мятлик и чину, полынь и лопух, рогоз и пушицу глазами Владимира Алексеевича Канева. И тогда все эти луговые, сорные и водные растения оказались не только кра-

сивыми, но и загадочными, обладающими удивительными свойствами.

Косим траву

16 июня состоялась энтомологическая экскурсия: Сергей Васильевич Пестов обучал нас методике отлова хортобионтов, т.е. насекомых лугового травостоя. Мы прошли по улицам города в поисках зеленых газонов, вооружившись большим сачком и баночками с эфиром. Собирали насекомых, используя методику «кошения» на участках с разной антропогенной нагрузкой: во дворе Института биологии, на лужайке в детском саду и в высокой траве ботанического сада пединститута. В сачок попадались в основном комары, мухи, жуки, шмели и пауки. Клещей, сводку о которых мы еж-

невно неоднократно прослушивали, встречено не было.

Смотри под ноги

В тот же день, сменив сачок и мотыльки на лопату и пакеты, мы приступили к изучению почвенных обитателей. Почвенные пробы отбирали на участке размером 25×25 см и глубиной около 5 см, при этом сначала делали описание растительного покрова. Разбор проб проводился вручную, почвенных животных, видных невооруженным глазом, извлекали и помещали в баночки с формалином, при этом почвенных беспозвоночных разделяли по группам и подсчитывали количество экземпляров. В пробах оказалось много дождевых червей, личинок насекомых и многоножек.



Общее фото на память.



Экскурсию проводит В.А. Канев.



Занятие ведет С.В. Пестов.

Практика, несмотря на утомительные многочасовые походы и не менее утомительные разборы проб (попробуй-ка без лупы разгляди – к какой группе относится та или иная козявочка!), нам понравилась и оставила массу впечатлений. Было очень даже весело, особенно мальчикам, слушающим визг напуганных пауком или пчелой девочек.

Кто бывал в экспедиции...

17-18 июня. Аня лежит на краю высокого берега и смотрит в небо. Она говорит, что облака на небе похожи на пазлы. Вышло солнце и уже начинает теплеть. Прямо в обрывистом песчаном берегу есть дырки, там живут ласточки-береговушки, они летают над водой, беспорядочно кормят птенцов и чирикают.

Пахнет костром. Он горел всю ночь, которая, кстати, была очень светлой

и холодной, мы даже в палатке замерзли. Вчера шел мелкий дождь, было пасмурно и сыро, а сегодня – ясно, и обещают потепление до +17. Много комаров. Чуть отойдешь от костра, и сразу стая налетает. Кстати, в час ночи все ждали обещанную грозу, но не было даже дождя! Полноценного заката мы не увидели, лишь часть неба окрасилась розовым, а над жилыми домами местечка Седькырекш небо оставалось светлым.

Мы совершили два выхода в лес. На участке луга 1×1 м описывали растения, их общее состояние, обилие, фенофазу. На участке леса 10×10 м определили ярусы, виды и жизненные формы растений. Вторая экскурсия была посвящена систематике: обнаружили грибы, лишайники, мхи, хвощи и голосеменные. Узнали, что ивы любят воду, ими укрепляют берега и по ним

можно ориентироваться в походах (где ивы – там вода).

На том месте, где был наш лагерь, раньше располагалась деревня: в лесу среди деревьев можно видеть следы от фундаментов домов. Около пяти часов утра мальчики решили искупаться, хотя вода была очень холодной. Алик не выдержал больше 10 секунд, а Саня несколько раз нырнул. Кстати, у нас кончился чай в первый же день и питьевой воды осталось совсем мало.

Когда лежишь на траве на высоком обрыве, кажется, что находишься на одном уровне с водой. Водная гладь такая ровная и спокойная, как будто лед!

**Анна Аннюк, Вера Леош,
Анна Лазута, Евгения Матвеева,
Екатерина Охлопкова**
*Коми республиканский лицей
при СыктГУ*



Общее фото счастливых обладателей жилищных сертификатов на крыльце Президиума УрО РАН.

НАШИ ПОЗДРАВЛЕНИЯ

8 июля 2011 г. в Президиуме УрО РАН состоялось торжественное вручение жилищных сертификатов молодым ученым. В этом году 46 соискателей по Уральскому отделению РАН стали получателями субсидий для приобретения жилых помещений в рамках реализации мероприятий по обеспечению жильем отдельных категорий граждан федеральной целевой программы «Жилище» на 2011-2015 гг.

В Коми научном центре семь претендентов из числа «остепенившейся» молодежи получили возможность улучшить свои жилищные условия, в том числе трое из них – молодые сотрудники Института биологии. Ими стали **Юлия Виноградова, Ирина Кириллова и Александр Пастухов**. Поздравляем обладателей жилищных сертификатов! Желаем успехов в приобретении жилья и новых сил для плодотворной работы!

Совет молодых ученых