



ВЕСТНИК

Института биологии
Коми НЦ УрО РАН

№ 6
(188)

В номере

ЮБИЛЕЙ 2

СТАТЬИ

- Далькэ И., Головки Т.** Актуальные вопросы современной экологической физиологии растений и пути их решения (на примере изучения природной флоры бореальной зоны на европейском Северо-Востоке) 4
- Головки Т., Далькэ И., Захожий И., Малышев Р., Шелякин М., Табаленкова Г., Дымова О.** Экофизиология фотосинтеза крупнолистоватого лишайника *Lobaria pulmonaria* на европейском северо-Востоке России 7
- Захожий И., Далькэ И., Табаленкова Г., Дымова О.** Физиологические свойства представителей Orchidaceae в условиях средней и крайне-северной тайги 11
- Табаленкова Г.** Углеводный статус дикорастущих видов растений в условиях Севера 16
- Дымова О., Захожий И.** Внепластидные пигменты – антоцианы в листьях дикорастущих видов бореальной зоны 19
- Шелякин М.** Дыхание и соотношение дыхательных путей в листьях *Rubus chamaemorus* L. при адаптации растений к световым условиям местообитания 22
- Гармаш Е., Шелякин М., Головки Т.** Связь между альтернативным дыханием листа и его углеводным статусом в процессе деэтиоляции проростков пшеницы 26
- Гармаш Е., Дымова О., Малышев Р., Головки Т.** Системы диссипации энергии в хлоропластах и митохондриях проростков пшеницы 29
- Маслова С., Плюснина С., Козырева Ю.** Сезонные изменения анатомической структуры гипогеодиатропных побегов длиннокорневищных травянистых растений ... 33
- Далькэ И., Чадин Ф., Мад Е.** Инвазии как фактор трансформации природных экосистем: механизмы самоподдержания и расселения чужеродных видов (на примере борщевика Сосновского) 38

КОНФЕРЕНЦИИ

- Головки Т., Пыстина Т.** Лихенология в России 41
- Головки Т.** У наших коллег в Кракове 42

КНИЖНАЯ ЛАВКА 42

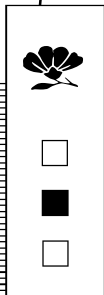
ЭКСКУРС В ИСТОРИЮ

Из воспоминаний В.М. Швецовой 45

С 2012 г. издается шесть раз в год.

Издается
с 1996 г.

Главный редактор: д.б.н. С.В. Дегтева
Зам. главного редактора: к.б.н. И.Ф. Чадин
Ответственный секретарь: И.В. Рапота
Редакционная коллегия: д.б.н. В.В. Володин, 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,
д.б.н. А.Л. Федорков, к.б.н. Т.П. Шубина



ЮБИЛЕЙ

В светлые рождественские дни свой юбилей отметила ветеран Института биологии **Валентина Михайловна Швецова**. В далеком 1957 г. после окончания Пермского госуниверситета она приехала работать в Коми филиал АН СССР. Валентина Михайловна стояла у истоков нашего Института. С 1962 по 1979 г. возглавляла лабораторию физиологии растений. В 1967-1970 гг. обучалась в аспирантуре под руководством известного отечественного эофизиолога О.В. Заленского (БИН РАН) и блестяще защитила кандидатскую диссертацию по экологии фотосинтеза арктических растений.

Многие годы научные интересы В.М. Швецовой были связаны с изучением фотосинтеза и фотосинтетической продуктивности растений на Севере. Она автор и соавтор 116 научных работ, в том числе четырех монографий. Много сил, знаний и умений отдала работе по внедрению результатов научных исследований в практику народного хозяйства, была активным общественником и по путевке общества «Знание» неоднократно выезжала с лекциями в отдаленные районы республики. За научные достижения неоднократно награждалась Почетными грамотами, имеет медаль «Ветеран труда», удостоена звания «Заслуженный деятель науки Коми АССР».

Валентина Михайловна — человек большой души, светлая, добрая отзывчивая личность. Она не только возглавляла лабораторию, но и сумела внести в работу коллектива особый дух человечности, заложить традиции сотрудничества, взаимопомощи и поддержки, ответственности за порученное дело.

Сотрудники лаборатории экологической физиологии растений и всего Института биологии сердечно поздравляют юбиляра. Желаем Вам, дорогая Валентина Михайловна, доброго здоровья, бодрости, долгой счастливой жизни в окружении родных и близких друзей!

*Пусть в этот день Вам солнце ярче светит,
Цветы под ноги падают ковром,
Желаем Вам здоровья, счастья, света,
Всего того, что называется добром.*

*Желаем счастья Вам, удачи,
Успеха в жизни, ярких дел,
Чтоб Вы с улыбкой — не иначе
Встречали каждый новый день!*

Ваши физиологи растений

* * *

Коллектив отдела почвоведения сердечно поздравляет с юбилейной датой дорогую Валентину Михайловну Швецову — к.б.н., старшего научного сотрудника, заслуженного деятеля науки Коми АССР, ветерана Института биологии Коми НЦ УрО РАН, замечательного, талантливого и исключительно трудолюбивого ученого, фанатично преданного исследованиям в области физиологии растений и агроэкологии.

В 1957 г. порог Коми филиала АН СССР переступила Валентина Михайловна — выпускница Пермского государственного университета — и была принята старшим лаборантом в отдел биологии растений в группу по изучению фотосинтеза и биохимии культурных растений. В 1962 г. при создании Института биологии она была назначена заведующей вновь организованной лаборатории физиологии растений и руководила ею до 1967 г. В 1967 г. Валентина Михайловна поступила в аспирантуру Ботанического института им. В.Л. Комарова в г. Ленинграде, где в 1971 г. успешно защитила кандидатскую диссертацию. Вернувшись в Институт биологии, она вновь возглавила лабораторию физиологии растений.

Валентина Михайловна — один из опытнейших научных сотрудников нашего Института. Научная деятельность В.М. Швецовой представлена более чем в 100 публикациях, в том числе пяти монографиях. Ее научные интересы были связаны с изучением фотосинтеза и продуктивности растений на Севере. Валентиной Михайловной были начаты систематические исследования экологии фотосинтеза дикорастущих и сеяных растений в тундре, которые позволили оценить потенциальную урожайность важнейших культур и послужили основой для многих агротехнических рекомендаций.

Значительное место в достижениях юбиляра занимают прикладные исследования. В 1980 г. Валентиной Михайловной была организована межлабораторная группа по изучению действия на растения удобрений на основе гидролизного лигнина. Результаты этой работы были использованы при разработке технических условий на изготовление и использование пометно-лигнинового компоста в сельском хозяйстве. В.М. Швецовой совместно с сотрудниками отдела почвоведения были проведены эколого-почвенные исследования по использованию местных агроруд на удобрения: анальцимсодержащие породы, доломитизированные известняки, фосфоритная мука, залегающие в бассейне р. Весляна и на прилегающих территориях Княжпогостского района, которые были рекомендованы по применению их в агропромышленном комплексе.

Валентина Михайловна — не только крупнейший ученый, но еще больше хочется сказать о ней как о человеке с большой буквы. Валентина Михайловна — интеллигентный, очень выдержанный и бесконечно добрый и отзывчивый человек. К ней всегда можно обратиться за советом, у нее всегда можно найти поддержку, потрясает ее собранность, организованность и ясность ума. Валентина Михайловна обладает высокой культурой и незаурядными личными качествами: широтой взглядов, умением глубоко проникнуть в сущность самых сложных проблем. Для В.М. Швецовой характерны доброжелательность, объективность, высокая нравственность, интеллигентность, принципиальность, бескомпромиссность, надежность, ответственное отношение к любой работе, все это достойно глубокого уважения. Она является человеком огромного личного обаяния, душевной доброты, бескорыстия, неиссякаемой энергии и жизнерадостности. Валентина Михайловна не только бесконечно предана своему делу — в обычной жизни она любящая мать и бабушка.

Дорогая Валентина Михайловна, в день юбилея от всей души желаем Вам, прекрасному человеку, крепкого здоровья, благополучия, долгих лет активной творческой жизни и всего самого наилучшего!

Искренне любящие Вас почвоведы

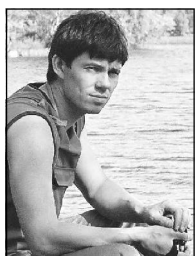


На опытах по изучению пометно-лигнинового компоста на горохо-овсяную травосмесь. Слева направо: П.И. Поздеев, В.М. Швецова, Н.И. Тимонин, И.Н. Хмелинин, В.Д. Давыдов, В.А. Лодыгин, Т.К. Головки.

АКТУАЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ СОВРЕМЕННОЙ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ПУТИ ИХ РЕШЕНИЯ (НА ПРИМЕРЕ ИЗУЧЕНИЯ ПРИРОДНОЙ ФЛОРЫ БОРЕАЛЬНОЙ ЗОНЫ НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ)

Экологическая физиология растений (ЭФР) является частью общей физиологии растений. Она рассматривает проблемы взаимодействия растений со средой на функциональном уровне, интегрирует знания о механизмах реализации функций растительного организма в различных условиях, формирует представления о значении функциональных свойств растений в связи с эволюционной историей и географическим распространением видов [2, 9, 11-13]. В круг вопросов ЭФР входит изучение реакции процессов жизнедеятельности растений на постоянно изменяющиеся условия среды, выявление механизмов адаптации и устойчивости к действию различных стрессоров. Методы физико-химической, молекулярной и классической биологии успешно сочетаются в современной экофизиологии растений. Это позволяет дать целостное понимание защитно-приспособительных механизмов и формирования адаптивных реакций растений, направленных на тонкую настройку функциональной структуры и метаболизма к условиям обитания, эффективное потребление внешних ресурсов для реализации жизненной стратегии. Актуальность таких знаний возрастает в современных условиях, когда природные экосистемы испытывают все возрастающий антропогенный пресс. Методы и подходы экофизиологии все шире используются при изучении и прогнозировании антропогенных воздействий и глобальных изменений климата на растительные системы, решении прикладных задач охраны и рационального использования растительных ресурсов [10]. В рамках ЭФР формируется и интенсивно развивается новое направление – физиологическая (функциональная) экология, нацеленная на познание сложных экологических систем (популяций, сообществ, экосистем).

Анализ данных литературы и собственный опыт исследований позволяют выделить несколько ключевых вопросов, разрабатываемых в настоящее время экофизиологами [4]. К ним следует отнести: 1) изучение основных функциональных свойств растений, которые позволяют им реализовать определенную экологическую стратегию, занимать обширные территории или осваивать узкие экологические ниши, взаимодействовать с другими видами и организмами; 2) физиолого-биохимическая характеристика разнообразия растительного мира; 3) механизмы функциональной пластичности и адаптив-



И. Далькэ



Т. Головко

ности; 4) влияние условий среды и стресс-факторов на фундаментальные функции растительного организма, определяющие его автотрофную природу, продуктивность и устойчивость. Рассмотрение этих вопросов позволяет глубже оценить взаимодействие внешних и внутренних факторов, обеспечивающих саморазвитие и саморегуляцию растений как целостной открытой системы, способной осуществлять ассимиляцию углерода и поддерживать гомеостаз вне зоны оптимальных условий внешней среды.

Для эколого-физиологического изучения растений и оценки превращения веществ и энергии в фитоценозах высокоинформативными считаются показатели фотосинтетического аппарата [3, 5, 6, 13]. Поэтому первоочередной задачей является изучение фотосинтеза и дыхания как процессов, составляющих энерго-пластическую основу жизнедеятельности растений. В литературе имеются общие сведения о фотосинтетической активности и сопряженных процессах у растений разных ботанико-географических зон [1, 2, 13]. Однако этих сведений явно недостаточно для формирования системных представлений о жизнедеятельности растительных организмов как важнейшего компонента экосистем. В данной работе будут представлены результаты изучения фотосинтетической и дыхательной активности растений бореальной зоны европейского Северо-Востока.

Растительный материал отбирали в период 2002-2012 гг. во время экспедиционных выездов в различные районы Республики Коми, расположенные в подзоне средней (бассейн среднего течения р. Вычегда, Южный Тиман) и крайне-северной тайги (Приполярный Урал). В каждой из трех точек для эколого-физиологических исследований было отобрано около 35 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.

CO₂-газообмен листьев изучали при помощи измерительных систем LI-7000 (LICOR Inc., США) и LCPro+ (ADC, Великобритания) на основе инфракрасного газоанализатора. Определение скорости видимого поглощения CO₂ проводили в диапазоне температурного оптимума при 18-20 °С и насыщающей фотосинтетически активной радиации 800-1200

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

Головко Тамара Константиновна – д.б.н., профессор, зав. лабораторией экологической физиологии растений. E-mail: golovko@ib.komisc.ru. Область научных интересов: *физиология и экология растений, механизмы адаптации*.

мкмоль/м² с. Дыхание листьев регистрировали по скорости выделения CO₂ в затемненной листовой камере. Скорости CO₂-газообмена листьев, измеренные при стандартных, близких к оптимальным условиям, отражают фотосинтетическую (ФС) и дыхательную (ДС) способность. Эти показатели часто используют при сопоставлении растений. Для измерения CO₂-газообмена отбирали образцы листьев с 10-15 растений, преимущественно в период бутонизация–цветение. 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). Удельную поверхностную площадь листьев (УППЛ) рассчитывали как соотношение их массы и площади. Статистическую обработку данных проводили с помощью пара- и непараметрических критериев оценки соответствующих типу распределения данных. Параметры модельных уравнений подбирали методом наименьших квадратов. Анализ проводили с помощью программы Statistica 10 (Statsoft Inc., США). В таблицах представлены среднеарифметические значения и их стандартные ошибки.

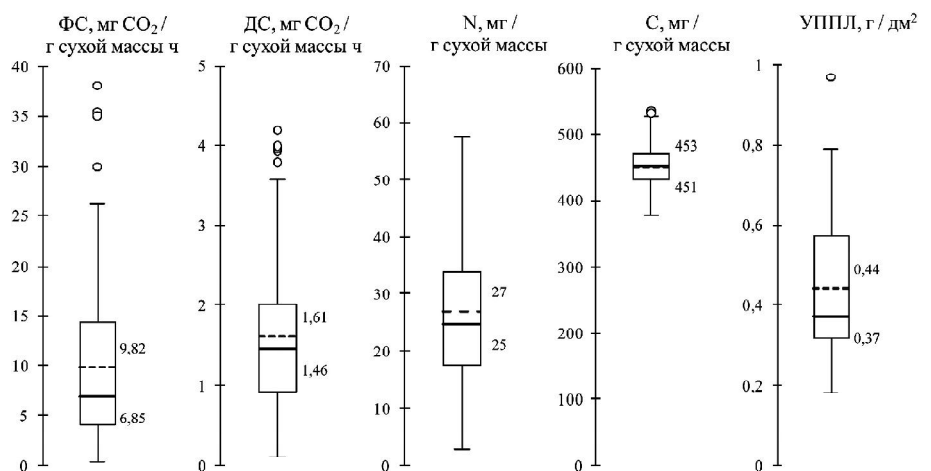
Флора таежной зоны включает около 1000 видов сосудистых растений и представляет собой комплекс разных географических элементов: более 60 % всех видов относят к бореальной группе, 14 % составляют неморальные и лесостепные виды, 11 % – гипоарктические и аркто-альпийские виды [7]. Основу флоры исследуемого региона составляют бореальные леса. На западном склоне Уральского хребта выражена вертикальная поясность распределения растительности.

Анализ полученных данных (см. рисунок) выявил существенную дифференциацию видов по скорости CO₂-газообмена и содержанию азота в листьях. Виды с низкой ФС отличались скоростью видимого поглощения CO₂ (1-3 мг CO₂/г сухой массы ч) от видов с высокой ФС на порядок. В целом, среди слабо фотосинтезирующих растений преобладали древесные виды (кустарнички), наиболее активно фотосинтезировали бобовые травы. Анализ частоты распределения данных показал, что основную часть массива (до 80 %) составляли виды с ФС менее 10 мг CO₂/г сухой массы ч (0.06 мкмоль CO₂/г сухой массы с). Виды с высокой ФС листьев характеризовались интенсивным дыханием и наоборот. Дыхание листьев составляло около 15-20 % видимого поглощения CO₂. Средняя концентрация азота в листьях – 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. Соот-

ношение углерод/азот в биомассе листьев составило около 18. По концентрации азота в биомассе листьев виды различались существенно, о чем свидетельствуют пределы варьирования этого показателя. Как и следовало ожидать, различия в содержании углерода были выражены в гораздо меньшей степени. Важным показателем, характеризующим морфофизиологические свойства растения, служит УППЛ, с помощью которой растение адаптирует структуру листьев в фитоценозах для эффективного использования световой энергии. Оптимальная величина УППЛ обеспечивает максимальный газообмен листьев. Величина УППЛ изученных растений варьировала от 0.2 до 0.8 г/дм² в зависимости от вида и условий произрастания растений, составляя в среднем 0.4 г/дм².

Объединение видов по принадлежности к широтной географической группе выявило, что по средней величине ФС арктические и арктоальпийские растения не уступали бореальным и гипоарктическим видам (табл. 1). Для ДС прослеживается тенденция увеличения данного показателя в ряду: бореальные–гипоарктические–(альпийские + арктоальпийские) виды. Для бореальных видов ДС листьев в среднем на 20 % ниже по сравнению с арктическими и аркто-альпийскими видами растений. Достоверных различий между широтными группами по средней величине содержания азота и углерода в биомассе листьев не выявлено. Лесостепные и эндемичные виды составляли не более 2 % видового разнообразия. Следует отметить, что встреченные нами лесостепные и эндемичные виды характеризовали сравнительно низкая фотосинтетическая и дыхательная способности листьев.

Анализ выборки данных по районам исследования показывает, что в пределах бореальной зоны с продвижением к северу наблюдаются различные тренды в изменении функциональной и биохимической характеристики растений. Так, концентрация углерода в листьях практически не изменялась, а содержание азота было заметно выше у растений, обитающих в условиях крайне-северной тайги, чем



Описательная статистика фотосинтетической (ФС) и дыхательной (ДС) способности, содержания азота (N), углерода (C) и удельной поверхностной плотности листьев (УППЛ) растений бореальной зоны. Границы прямоугольника («ящика») показывают верхний и нижний квартиль и включают в себя 50 % выборки, концы «усов» – края статистически значимой выборки (без выбросов), выбросы показаны кружками, пунктирная линия в прямоугольнике – среднее арифметическое значение, толстая линия – медиана, их значения подписаны цифрами.

Функциональная и биохимическая характеристика листьев растений бореальной зоны

Таблица 1

Наименование	Показатель			
	ФС	ДС	N	C
Широтная группа				
Арктическая и аркто-альпийская	8.75 ± 1.23	1.89 ± 0.18	29 ± 3	453 ± 6
Гипоарктическая	11.73 ± 2.68	1.71 ± 0.16	25 ± 2	466 ± 8
Бореальная	9.86 ± 0.87	1.53 ± 0.08	28 ± 1	450 ± 12
Жизненная форма				
Древесно-кустарничковые	4.60 ± 0.79	1.22 ± 0.10	20 ± 1	480 ± 5
Травянистые	10.99 ± 0.82	1.71 ± 0.08	29 ± 1	441 ± 3
Средняя подзона тайги				
Бассейн р. Вычегда	11.63 ± 1.56	1.60 ± 0.10	26 ± 1	449 ± 5
Южный Тиман	6.95 ± 0.72	1.06 ± 0.09	25 ± 1	435 ± 6
Крайне-северная подзона тайги				
Приполярный Урал	11.85 ± 1.44	1.95 ± 0.12	31 ± 2	461 ± 5

Примечание: здесь и далее: ФС – фотосинтетическая и ДС – дыхательная способность, мг CO₂/г сухой массы ч; N – содержание общего азота и C – содержание углерода, мг/г сухой массы.

у растений в средней подзоне тайги. 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 Тимане, уступали растениям, обитающим на Приполярном Урале и в среднем течении р. Вычегда, о чем свидетельствуют более низкие значения функциональных и биохимических показателей. Возможно, это связано с тем, что растения произрастают на выходах известняков с особыми микроклиматическими и эдафическими условиями обитания.

Сопоставление видов растений по жизненной форме показало, что травы отличались от древесных существенно более высокими значениями функциональных параметров. Листья древесных видов имели вдвое более низкую величину ФС, а их ДС составляла 70 % дыхания травянистых растений. Такое же соотношение было характерно для содержания азота в биомассе. Биомасса листьев травянистых растений характеризуется более высокой насыщенностью азотсодержащими соединениями, поэтому 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 (табл. 2). Хотя коэффициент детерминации линейной регрессии (R²)

фотосинтеза против азота выше, чем для дыхания, оба показателя являются функцией концентрации азота в биомассе листьев. Коэффициент корреляции Пирсона (R) между ФС и содержанием азота в биомассе составляет 0.47, для дыхательной способности и азота R равен 0.42. Кроме того, взаимосвязь фотосинтетической и дыхательной способности листьев с азотом может быть описана логарифмической функцией. Расчеты показывают, что видимое поглощение CO₂ при фотосинтезе и выделение CO₂ при дыхании приближаются к нулевому значению при концентрации азота около 10 мг/г сухой массы (табл. 2). По-видимому, эта величина близка к нижнему пределу содержания данного элемента в активно функционирующих листьях. Хотя у некоторых видов расте-

ний концентрация азота в листьях достигала 50-60 мг/г сухой массы, границы первого и третьего квартиля выборки составляют 15-35 мг N/г сухой массы. В литературе приведены диаметрально противоположные взгляды о взаимосвязи показателей CO₂-газообмена листьев с их азотным статусом [8, 14]. С увеличением в составе биомассы азотсодержащих соединений (белков, аминокислот) закономерно возрастает цена и, соответственно, дыхательные затраты на синтез и поддержание такой биомассы [12]. Для сохранения функциональной целостности растений важно поддержание определенного баланса фотосинтеза и дыхания – функций, обеспечивающих энерго-пластическую основу жизнедеятельности. Поэтому высокой ДС соответствует высокая ФС. В оптимальных для фотосинтеза условиях (свет, температура, оводненность) доля темного дыхания листьев растений бореальной зоны составляла в среднем около 20 % видимого поглощения CO₂. Коэффициент корреляции Пирсона между ФС и ДС равнялся 0.68 (P-величина < 0.0001). Как показывают наши данные, ФС и ДС – тесно взаимосвязанные процессы и оба зависят от генетически закрепленного азотного статуса растений и их листьев. По-видимому, азотный фактор и определяет видовую изменчивость фотосинтеза и дыхания.

Соотношение скорости видимого поглощения CO₂ и содержания азота в расчете на единицу биомассы листьев (Ф/N, мг CO₂/мг N ч) характеризует эффективность использования азота при фотосинтезе. По нашим данным, величина этого показателя для растений бореальной зоны составляет 0.33 ± 0.02 мг CO₂/мг N ч. Соотношение Ф/N для трав составило 0.38, а для древесных и кустарничковых форм – 0.23 мг CO₂/мг N ч. Средняя величина Ф/N для растений бореальной зоны сопоставима с данными литературы [12] для C₃-видов растений.

Итак, полученные нами результаты позволяют оценить фотосинтетическую и дыхательную активность

Параметры моделей, описывающих связь фотосинтеза (y₁, y₂) и дыхания (y₃, y₄) с содержанием в листьях общего азота (x)

Таблица 2

Зависимая переменная	Параметры уравнений					
	y = ax + b			y = a ln(x) - b		
	a	b	R ²	a	b	R ²
y ₁ (ФС)	0.51 ± 0.06	-4.35 ± 1.74	0.43	13.42 ± 1.58	33.69 ± 5.20	0.41
y ₂ (ДС)	0.051 ± 0.006	0.21 ± 0.18	0.35	1.39 ± 0.16	2.89 ± 0.58	0.35

Примечание: параметры приведены со стандартными ошибками, а и b статистически значимы при уровне значимости α 0.05, P-величина < 0.05; R² – коэффициент детерминации.

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 видо-вым фактором в большей степени, чем типом жизненной формы. В пределах таежной зоны фактор принадлежности вида к определенной географической группе не оказывает выраженного влияния. Видовые различия в ФС и ДС листьев растений обусловлены азотным статусом, что подтверждают параметры линейной и логарифмической регрессионной зависимости между показателями CO₂-газообмена листьев и содержанием в них азота. Азот входит в состав жизненно важных 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. Вознесенский В.Л. Фотосинтез пустынных растений. Л.: Наука, 1977. 256 с.
 2. Гамалей Ю.В. Транспортная система сосудистых растений. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2004. 424 с.
 3. (Головко Т.К.) Дыхание растений Приполярного Урала / Т.К. Головко, И.В. Далькэ, Г.Н. Таба-

ленкова, Е.В. Гармаш // Бот. журн., 2009. Т. 94, № 8. С. 1216-1226.

4. Головко Т.К. Актуальные вопросы экофизиологии растений // Структурно-функциональные особенности биосистем Севера (особи, популяции, сообщества): Матер. конф. В 2-х частях. Петрозаводск, 2005. Ч. I. С. 88-91.

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

6. Заленский О.В. Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза. Л., 1977. 56 с. – (37-е Тимирязевское чтение).

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

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

9. Усманов И.Ю., Рахманкулова З.Ф., Кулагин А.Ю. Экологическая физиология растений. М., 2001. 224 с.

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

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

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

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

14. (Reich P.B.) Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen specific leaf area and leaf lifespan: 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. ❖

ЭКОФИЗИОЛОГИЯ ФОТОСИНТЕЗА КРУПНОЛИСТОВАТОГО ЛИШАЙНИКА *LOBARIA PULMONARIA* НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ РОССИИ

Лишайники – устойчивая, саморегулирующаяся ассоциация гриба и водорослей. Присутствие фотосинтезирующего компонента (зеленые водоросли и/или цианопрокариоты) превращает грибной гетеротрофный организм в автотрофную ассоциацию. Фотобионт снабжает гриб органическим углеродом и азотом (в случае цианобактерий). Микобионт создает благоприятную среду для функционирования фотобионта, защищает от стрессовых воздействий внешних факторов, снабжает водоросль водой, некоторыми минеральными элементами. Благодаря тесному взаимодействию фото- и микобионта, лишайникам удалось освоить различные местообитания, часто неблагоприятные для других организмов.

В настоящее время накоплен определенный, во многом противоречи-

вый экспериментальный материал о жизнедеятельности лишайников и их толерантности к стрессам. Вместе с тем, механизмы устойчивости процессов фотосинтеза к фотоингибированию, связь фотосинтеза со способностью данных организмов выживать в крайних условиях обитания, адаптироваться к кратковременному и хроническому действию стресс-факторов остаются малопонятными.

Основной целью данной работы было изучение устойчивости и адаптивных реакций фотосинтетического аппарата лишайников бореальной зоны к абиотическому стрессу.

Объект и методы исследования

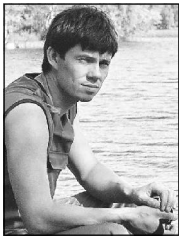
В качестве объекта нами был выбран крупнолистоватый эпифитный лишайник *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. (лобария легочная) (рис. 1, 2). До пер-

вой половины XX в. *L. pulmonaria* была широко распространена в лесной зоне, но за прошедшее время вследствие исчезновения коренных лесов и аэротехногенного загрязнения встречаемость ее в Европе значительно снизилась. В Республике Коми этот вид достаточно часто встречается в таежной зоне, особенно в южной и средней подзонах тайги [5]. Лобария обитает в таежных лесах различных формаций, максимального обилия достигает в старовозрастных осинниках, долинных ельниках и пойменных древовидных ивняках [6]. Лишайник поселяется на стволах деревьев на высоте 2-3 м, в отдельных случаях до 8-10 м, отмечен и на древесном отпаде, почве.

Микроклиматические условия обитания лобарии (освещенность, температура, относительная влажность воз-



Т. Головки



И. Далькз



И. Захой



Р. Малышев



М. Шелякин



Г. Табаленкова



О. Дымова

духа) регистрировали с помощью аппаратных средств: метеостанция с регистратором данных Data Logger LI-1400 (Licor Inc., США), пиранометры, квантовые и температурные датчики серии LI-190, LI-200 (Licor Inc., США), УФ-радиометр «ТКА-ПКМ» (Россия). Функциональное состояние талломов характеризовали по показателям CO_2 -газообмена, водообмена, пигментной системы, индуцированной флуоресценции хлорофилла *a* ФС II, активности антиоксидантных ферментов, накоплению продуктов перекисного окисления липидов. Определяли элементный состав биомассы, содержание продуктов первичного метаболизма. Морфологическое строение таллома исследовали методами сканирующей и флуоресцентной микроскопии.

Функциональная структура и состав биомассы таллома

Таллом лобарии гетеромерного типа толщиной 180-280 мкм, более толстый в местах формирования ризоидов. В поперечном сечении обособлены четыре слоя (рис. 1). Верхний (коровый) слой, 20-50 мкм толщиной, сложен из плотно прилегающих друг к другу гифов гриба. Четко очерченный слой фотобионта, 30-60 мкм толщиной, сложен из клеток диаметром около 5.0 мкм и представлен в основном зеленой водорослью рода *Dictyosphaeropsis*. Под клетками фотобионта рыхло расположены гифы гриба диаметром 4.5 мкм, формирующие сердцевину. Толщина медуллярного (сердцевинного) слоя в значительной степени определяет толщину слоевища. В местах, свободных от ризоидов, толщина медуллярного слоя наименьшая и составляет в среднем 90-100 мкм, в области расположения ризоидов до-

стигает 160 мкм и более. В лопастях лишайника сформированы тяжи из плотно упакованных грибных гифов, придающие поверхности таллома своеобразный сетчатый внешний вид и прочность. В местах нахождения тяжей толщина таллома составляет 200-260 мкм. Нижний коровый слой, толщиной 25-27 мкм, сложен плотно упакованными гифами. Для улучшения аэрации внутренней части слоевища на нижней стороне сформированы специальные отверстия до 13 мкм в диаметре. Лобария – трехкомпонентный лишайник, кроме зеленой водоросли в симбиозе участвуют цианобактерии – цианобактерии рода *Nostoc*. Они находятся в специализированных структурах – цефалодиях (cephalodia) и осуществляют биологическую азотфиксацию.

В сухой массе талломов содержится в среднем: углерода – 440, азота – 22, калия – 5, кальция – 3, фосфора – 1 и магния – 0.7 мг/г. Из микроэлементов преобладает алюминий (170 мкг/г), в заметных количествах присутствуют натрий (70-100 мкг), цинк (50-80 мкг) и марганец (60 мкг). Содержание тяжелого металла кадмия – около 0.3 мкг/г. Примерно половину сухой массы талломов составляют растворимые белки, что в значительной степени обусловлено доминированием грибного компонента. Содержание растворимых углеводов варьирует в пределах 70-100 мг/г сухой массы, из них на долю арабинозы приходится более 80 %.

Талломы отличает сравнительно низкое содержание липидов, около 10 мг/г сухой массы, преобладают нейтральные (неполярные) липиды [8]. Среди них идентифицированы триацилглицерины, эфиры стероидов, свободные стероиды, свободные жирные

кислоты, диацилглицерины. Одной из особенностей липидного метаболизма водорослевого компонента лишайников является способность к синтезу бетаиновых липидов, входящих в группу полярных липидов. Их относительное количество возрастало в летнее время, что может свидетельствовать об увеличении массы водорослей. В летне-осенний период увеличивалась доля насыщенных жирных кислот (ЖК), в составе которых доминировала пальмитиновая кислота. В зимний и ранне-весенний период более 80 % суммы ЖК составляли ненасыщенные, среди них преобладали линолевая и линоленовая кислоты.

Влияние факторов среды на процессы жизнедеятельности и фотосинтетическую активность талломов

Жизнь лишайников, как и любого растительного организма, протекает в нестабильной среде, условия которой нередко оказываются неблагоприятными и вызывают стресс. Поэтому выявление устойчивости и приспособления к постоянно меняющимся условиям представляет важный аспект изучения биологии и экологии лишайников. Устойчивость – комплексная реакция. Она обусловлена наследственной природой организма и достигается с помощью различных механизмов: избеганием действия неблагоприятных факторов, формированием различных структурных приспособлений, физиолого-биохимическими изменениями и активацией систем репарации повреждений. Лишайники являются пойкилогидрическими организмами и не способны регулировать водный обмен. Содержание воды в лишайниках прямо зависит от ее наличия в окру-

Захой Илья Григорьевич – к.б.н., н.с. лаборатории экологической физиологии растений. E-mail: zakhozhiy@ib.komisc.ru. Область научных интересов: *физиология и биохимия растений*.

Малышев Руслан Владимирович – к.б.н., н.с. этой же лаборатории. E-mail: malyshev@ib.komisc.ru. Область научных интересов: *биоэнергетика, биологическая калориметрия*.

Шелякин Михаил Анатольевич – к.б.н., н.с. этой же лаборатории. E-mail: shelyakin@ib.komisc.ru. Область научных интересов: *физиология растений, дыхательные пути, рост, стресс*.

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

Дымова Ольга Васильевна – к.б.н., с.н.с. этой же лаборатории. E-mail: dymovao@ib.komisc.ru. Область научных интересов: *фотосинтетические пигменты, виолаксантиновый цикл*.

жающей среде. Оводненность талломов определяет метаболическую активность и уровень процессов жизнедеятельности лишайниковой ассоциации.

Верхний коровый слой увлажненного таллома лобарии эластичный, хорошо пропускает свет к водорослевому слою, что придает лишайнику зеленую окраску. При подсыхании таллом сжимается, края скручиваются, площадь таллома уменьшается, и он приобретает серо-коричневую окраску. Такое явление часто наблюдают в природе, когда талломы подвергаются десикации (рис. 1). На поверхности гифов верхнего корового слоя локализованы пигменты и продукты вторичного метаболизма, поглощающие и отражающие свет. Синтез и отложение на гифах корового слоя экранирующих пигментов играет важную роль в защите фотосинтетического аппарата зеленой водоросли от высокой освещенности и УФ-радиации. Скручивание таллома и наличие пигментации можно рассматривать как структурный механизм защиты фотобионта от фотоингибирования и светоиндуцируемого повреждения. Об эффективности такого механизма у лобарии свидетельствуют результаты изучения индуцированной флуоресценции хлорофилла *a* ФС II. Подсушенные в комнатных условиях или собранные в засушливый период в природе талломы имели очень низкую фотохимическую активность. После кратковременного увлажнения показатель максимального квантового выхода ФС II (Fv/Fm) быстро возрастал и в течение 10 мин. достигал максимальных значений (0.5-0.7 отн. ед.). Это можно объяснить повышением проницаемости верхнего корового слоя для света.

В качестве источника влаги лишайники, содержащие в качестве фотобионта зеленые водоросли, могут использовать не только капельную воду, но и водяные пары. Динамика поглощения воды талломами лобарии в замкнутой камере при относительной влажности воздуха 95 % и температуре 20 °С может быть описана кривой с насыщением. Более интенсивное поглощение влаги отмечали в течение первых 0.5-1.0 ч экспозиции. В дальнейшем скорость поглощения воды талломами постепенно снижалась, их сырая масса достигала постоянной величины через 15-20 ч от начала опыта. При перенесении из влажной камеры в комнатные условия талломы быстро теряли влагу, особенно в течение первого часа, а через 5 ч от начала экс-

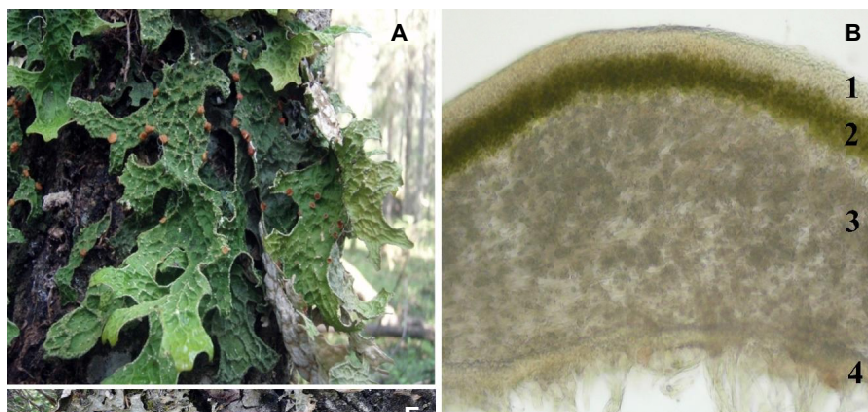


Рис. 1. Влажный (А) и обезвоженный (Б) талломы лишайника *Lobaria pulmonaria*. В верхнем правом углу (В): верхний коровый (1), альгальный (2), медуллярный (3) и нижний коровый (4) слои на поперечном срезе таллома.

позиции их оводненность уменьшилась до 12 %, спустя сутки не превышала 10 %. При сильной десикации (содержание воды меньше 10 %) лишайники переходят в состояние криптиобоза [7].

Скорость нетто-поглощения CO₂ (Фв) увлажненных талломов составляла около 3.5 мкмоль/м²с при интенсивности фотосинтетически активной радиации (ФАР) 700 мкмоль/м²с и была вдвое ниже при ФАР 200 мкмоль/м²с [3]. Потеря гидратированными талломами 50 % поглощенной влаги не оказала существенного эффекта на нетто-поглощение CO₂. Однако при потере 85 % поглощенной воды отмечали снижение величины Фв на 20-25 %, а при испарении всей поглощенной при

гидратации влаги нетто-абсорбция CO₂ полностью прекращалась. Сходные закономерности проявляются и в природных условиях. Например, в засушливый период вегетации нетто-поглощение CO₂ можно было зарегистрировать только в утренние часы, когда талломы увлажнялись конденсированной из атмосферы водой. Остальную часть светового периода наблюдали выделение CO₂.

Свет является жизненно важным фактором среды для фотобионта. Нами установлено, что насыщение Фв



Рис. 2. Определение флуоресценции (А), CO₂-газообмена (Б) *Lobaria pulmonaria* и микроклиматических показателей (В) в природных условиях. Фото И. Далькэ.

светом происходит при интенсивности ФАР 500-700 мкмоль/м²с, что не превышает 25-30 % полной солнечной инсоляции. В типичных для лобарии местообитаниях уровень освещенности, как правило, составляет 80-100 мкмоль/м²с. В природных местообитаниях скорость СО₂-газообмена в талломах лобарии сильно варьирует. В летний период величина нетто-поглощения СО₂ у некоторых талломов достигала 5-6 мкмоль /м²с. В то же самое время у других талломов регистрировали очень низкие значения поглощения СО₂ на свету, что могло быть связано с их частичной дегидратацией.

Скорость выделения СО₂ в темноте (Дт) при температуре 20-25 °С составляла 1.0-1.5 мкмоль/м²с. Исходя из этих данных, скорость гросс-поглощения СО₂ (Фв+Дт) в талломах при типичной для местообитаний лобарии освещенности в среднем равнялась 2-3 мкмоль /м²с, что довольно близко к величинам, приведенным в работе [10].

Значимым для восстановления метаболизма лишайников является длительность пребывания в сухом состоянии. Так, талломы лобарии, содержащиеся в течение 2 мес. в комнатных условиях, восстанавливали фотохимическую активность лишь спустя сутки после помещения во влажную среду. Если такой таллом оставляли без увлажнения в течение нескольких часов, то наблюдали падение уровня флуоресценции хлорофилла. Однако при повторном смачивании образца водой восстановление флуоресценции хлорофилла фотобионта происходило практически мгновенно.

Фотосинтетические пигменты – хлорофилл и каротиноиды – в лишайниковой ассоциации являются маркерами фотобионта. Содержание хлорофиллов может варьировать даже в пределах одного таллома. В более молодой растущей части оно, как правило, выше. У лобарии концентрация хлорофиллов составляла в среднем 1.5 мг/г сухой массы, или 180-200 мг/м² площади таллома. Близкие значения приводят для данного вида лишайника, обитающего в листопадном лесу в юго-западной части Канады [11]. Нами выявлено, что доля хлорофиллов, принадлежащих светособирающему комплексу, летом была заметно выше, чем зимой [2]. Это способствует более эффективно поглощению талломами лишайника света низкой интенсивности, что важно в летний период, когда лесной полог становится плотнее и

пропускает меньше солнечной радиации.

Пойкилогидрические фотоавтотрофы проявляют высокую устойчивость к промораживанию – фактору, вызывающему необратимые изменения в структуре и метаболизме клеток многих других живых организмов. Лишайники способны не только выживать после таких воздействий, но и быстро восстанавливать процесс фотосинтеза. Данных о температуре замерзания воды в организме лишайников очень мало. Для некоторых видов пограничной температурой считается –5 °С [9]. В разные сезоны года с помощью метода биологической калориметрии (дифференциальный сканирующий калориметр фирмы DSC-60, Shimadzu, Япония) нами была определена температура фазового перехода вода–лед в талломах лобарии [1, 4]. В весенне-летний период температура фазового перехода составляла около –8 °С, к зиме снижалась примерно на 2.0-2.5 °С. Полученные данные свидетельствуют о существенных сезонных изменениях состояния воды в лишайнике. Большая часть воды таллома (65-70 %) в зимнее время находилась в связанном состоянии, по-видимому, за счет взаимодействия с заряженными и полярными группами белков, фосфолипидов и, возможно, высокомолекулярных спиртов.

Из литературы известно, что при охлаждении слоевища до –20 °С клеточная вода диффундирует из клеток зеленой водоросли и гриба и кристаллизуется на поверхности гиф в межклетниках медуллярного и альгального слоев, обычно заполненных воздухом [12]. При нагревании таллома клетки водоросли и гриба поглощали образующуюся при таянии льда воду из межклетников и становились полностью тургесцентными. Мы подвергли свежесобранные ранней весной (апрель) и осенью (конец октября) талломы лобарии промораживанию в течение двух суток при –16 °С [1]. Воздействие отрицательной температурой не оказало существенного влияния на состояние фотосинтетического аппарата фотобионта. Спустя несколько часов после низкотемпературного воздействия опытные образцы не отличались от контрольных по интенсивности фотохимии и скорости ассимиляции СО₂.

Таким образом, нами впервые получены количественные данные о структуре и химическом составе лишайника *Lobaria pulmonaria* в средней подзоне тайги на европейском Северо-

Востоке. Установлены закономерности изменения параметров фотосинтетической деятельности лишайника в зависимости от освещенности, оводненности и температуры. Показано, что в летние месяцы низкая освещенность в местообитаниях позволяет реализовать потенциал фотосинтетической активности фотобионта менее чем наполовину. Талломы способны быстро восстанавливать фотохимическую активность и нетто-фотосинтез после низкотемпературного воздействия и дегидратации. Эколого-физиологические свойства лишайника способствуют успешной адаптации данного вида к климатическим условиям бореальной зоны и сезонным изменениям основных факторов среды.

Авторы признательны С.Н. Плюсиной за помощь в получении анатомо-морфологической характеристики талломов.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (12-04-00554).

ЛИТЕРАТУРА

1. (Головко Т.К.) Механизмы устойчивости и адаптивные реакции пойкилогидрических фотоавтотрофных организмов / Т.К. Головко, И.В. Далькэ, И.Г. Захожий, О.В. Дымова, Р.В. Малышев, Е.В. Коковкина // Факторы устойчивости растений в экстремальных природных условиях и техногенной среде: Матер. всерос. науч. конф. Иркутск, 2013. С. 5-7.
2. (Головко Т.К.) Photosynthetic physiology and pigments in *Lobaria pulmonaria* lichen / Т. Головко, О. Дымова, И. Захожий, И. Далке, Е. Коковкина // Photosynthetic pigments: chemical structure, biological function and ecology. Syktyvkar, 2014. P. 384-395.
3. Головко Т.К., Пыстина Т.Н., Семенова Н.А. Лишайники бореальных лесов и механизмы их устойчивости (на примере представителей *Peltigera*) // Закономерности функционирования природных и антропогенно трансформированных экосистем: Матер. всерос. науч. конф. Киров, 2014. С. 10-14.
4. Малышев Р.В., Захожий И.Г. Способность листоватого лишайника *Lobaria pulmonaria* к восстановлению функциональной активности в зимний период // Актуальные вопросы биологии и экологии: Матер. докл. XXI всерос. молодеж. науч. конф., посвящ. 70-летию А.И. Таскаева. Сыктывкар, 2014. С. 346-348.
5. Пыстина Т.Н. Лишайники таежных лесов европейского Северо-Востока. Екатеринбург, 2003. 240 с.
6. Пыстина Т.Н. Семенова Н.А. Экологические особенности лишайника *Lobaria pulmonaria* (Lobareaceae) в

Республике Коми // Бот. журн., 2009. Т. 94. С. 48-58.

7. Слонов Л.Х., Слонов Т.Л., Ханов З.М. Эколого-физиологические особенности лишайников горной системы центральной части Северного Кавказа. Нальчик, 2009. 160 с.

8. (Табаленкова Г.Н.) Сезонная изменчивость липидного состава крупнолистоватого лишайника *Lobaria pulmonaria* / Г.Н. Табаленкова, О.А. Розенцвет, Е.В. Коковкина, Т.К. Головки // Физиология растений – теоретическая основа инновационных агро- и фито-

биотехнологий: Матер. науч. конф. Калининград, 2014. С. 433-435.

9. Kappen L. Plant activity under snow and ice with particular reference to lichens // Arctic, 1993. Vol. 46. P. 297-302.

10. (MacKenzie T.D.B.) Seasonal changes in temperature and light driven acclimation of photosynthetic physiology and macromolecular content in *Lobaria pulmonaria* / T.D.B. MacKenzie, T.M. MacDonald, L.A. Dubois, D.A. Campbell // Planta, 2001. Vol. 214. P. 57-66.

11. (Schofield S.C.) Changes in macromolecular allocation in a nondividing algal symbionts allow photosynthetic acclimation in the lichen *Lobaria pulmonaria* / S.C. Schofield, D.A. Campbell, C. Funk, T.D.B. MacKenzie // New Phytol., 2003. Vol. 159. P. 709-718.

12. Schroetter B., Scheidegger C. Water relations in lichens at subzero temperatures: structural changes and carbon dioxide exchange in the lichen *Umbilicaria aprina* from continental Antarctica // New. Phytol., 1994. Vol. 131. P. 273-285. ❖

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ORCHIDACEAE В УСЛОВИЯХ СРЕДНЕЙ И КРАЙНЕ-СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ

Во флоре Республики Коми насчитывают 25 видов орхидных из 14 родов [5], многие из них нуждаются в охране или надзоре. В настоящее время довольно полно исследованы вопросы распространения, состояния и структуры ценопопуляций, морфобиологии и репродуктивной биологии орхидных, произрастающих на территории республики, однако мало что известно об экофизиологии представителей данного семейства. Учитывая тот факт, что на территории республики многие виды орхидных находятся вблизи северных границ своих ареалов, изучение структурно-функциональных характеристик и в первую очередь фотосинтетической активности представляет большой интерес для понимания механизмов устойчивости и адаптивных реакций, позволяющих им успешно приспосабливаться к условиям обитания и изменяющимся факторам внешней среды.

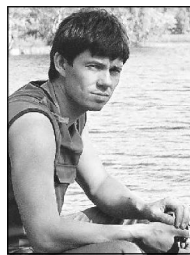
Объекты и методы

Нами проведены эколого-физиологические исследования шести видов (*Cypripedium calceolus*, *Gymnadenia conopsea*, *Epipactis atrorubens*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Dactylorhiza cruenta*, *Leucorchis albida*) – представителей семейства Orchidaceae, произрастающих на территориях, входящих в состав системы особо охраняемых природных территорий (ООПТ) Республики Коми.

На территории Приполярного Урала работы проводили в северной части национального парка «Югыд ва», в пределах среднего течения р. Кожим. Исследовали физиологические характеристики ценопопуляций *Cypripedium calceolus* (ЦП 1), *Gymnadenia conopsea* (ЦП 1), *Epipactis atrorubens* (ЦП 1) и *Leucorchis albida* (ЦП 1), произрастающих на слабонарушенной территории облесенного склона на выходах известняков, по правому берегу р. Кожим. На трансформированной территории – участке открытой разработки россышного месторождения золота – исследовали *Cypripedium calceolus* (ЦП 2) и *Gymnadenia conopsea* (ЦП 2). Вторая точка находилась в пределах южной части Тиманского кряжа, на территории флористического заказника «Сойвин-



И. Захожий



И. Далькэ



Г. Табаленкова



О. Дымова

ский», на облесенных эродированных известняковых склонах в долине р. Сойва (среднее течение) и прирусловых террасах. Исследовали *Cypripedium calceolus* (ЦП 3), *Gymnadenia conopsea* (ЦП 3), *Epipactis atrorubens* (ЦП 2) и *Dactylorhiza fuchsii* (ЦП 1). Третья точка была выбрана в средней подзоне тайги на территории комплексного заказника «Важелю». Исследовали ценопопуляции *Cypripedium calceolus* (ЦП 4) и две ЦП *Dactylorhiza fuchsii* – первая на окрайке ключевого травяно-мохового болота (ЦП 2), вторая на антропогенно измененной территории, примыкающей к песчаному карьере (ЦП 3).

Содержание зеленых и желтых пигментов в листьях растений определяли спектрофотометрическим методом с правками [6]. Измерения интенсивности CO₂-газообмена листьев растений проводили при помощи ИК-газоанализатора LCPro+ (ADC, Великобритания). Показатели индуцированной флуоресценции хлорофилла оценивали с помощью портативного флуориметра PAM-2100 (Walz, Германия). Измерения проводили на средней части функционально зрелых листьев в 5-15 биологических повторностях. Для получения световых зависимостей интенсивности фотохимии и фотосинтеза отдельные непосредственно перед измерением листа экспонировали при разной освещенности в диапазоне ФАР от 0 до 2000 мкмоль/м²с. Интенсивность фотохимии фотосистемы II (ФС II) определяли по опубликованной методике [8]. Параллельно производили отбор растительных образцов для химического анализа. Отбор почвенных образцов осуществляли на глубине корнеобитаемого слоя (0-10 см). Для лабораторных исследований отбирали фракцию мелкодисперсная с диаметром частиц не более 1 мм. В таблицах и на графиках представлены средние арифметические значения с их стандартной ошибкой.

Результаты и их обсуждение

Почвы. Успех освоения растениями новых местообитаний и устойчивое существование на уже освоенных зависит от их способности адаптироваться к комплексу абиотических факторов, характеризующих данные территории. Согласно имеющимся в литературе сведениям [2] об отношении евразийских орхидных к абиотическим факторам, изученные нами виды характеризует достаточно узкая экологическая амплитуда. Все они нетребовательны к богатству почв. *Epipactis atrorubens* и *Leucorchis albida* произрастают на крайне бедных почвах, *Gymnadenia conopsea* и *Dactylorhiza fuchsii* приурочены к бедным почвам и только *Cypripedium calceolus* встречается как на бедных, так и на богатых почвах. Причем растения предпочитают заселять территории со слабокислыми и щелочными почвами.

В естественных местообитаниях на Приполярном Урале и Южном Тимане исследованные ценопопуляции орхидных приурочены к дерново-карбонатным почвам, сформированным на близко залегающих известняках. В верхней части профиля формируется дерновый горизонт, переходящий в аккумулятивно-гумусовый, ниже залегает обильно-щебнистая подстилающая порода, представленная известняками [1]. Почва хорошо дренирована, водный режим промывной. Корнеобитаемый слой данных местообитаний имеет близкий к нейтральному или щелочной pH (табл. 1). Гумусовый горизонт характеризуется умеренным содержанием общего азота, подвижного фосфора, калия и богат обменным кальцием. По соотношению C и N (около 20) в органическом веществе эти почвы можно отнести к умеренно биологически активным, с низкой интенсивностью минерализации гумусовых веществ и незначительными запасами азота. Техногенный рельеф заброшенного полигона золотодобычи на Приполяр-

ном Урале представлен вскрышным материалом пустой породы, материалом переработки продуктивных песков, эфельным крупноземом и эфельным песчано-алеврито-глинистым материалом осветлительных водоемов (эфельный мелкозем). Согласно данным [3], материал дниц осветлительных водоемов характеризуют щелочная реакция (pH водной вытяжки около 8), крайне низкое содержание гумуса и биогенных элементов. При этом мелкозем значительно обогащен подвижными формами кальция и магния. Суммарное содержание поглощенных катионов Ca²⁺ и Mg²⁺ составляло 100 мг-экв./100 г почвы.

Почву ключевого травяно-мохового болота на территории комплексного заказника «Важъелью» можно охарактеризовать как болотную низинную перегнойно-торфяную. Данный тип почв характеризуется мощным торфяным горизонтом, их формирование связано с минерализованными грунтовыми водами. Почва имеет щелочное значение pH, обогащена обменными основаниями (Ca²⁺ и Mg²⁺) и калием. Содержание азота составляет около 1.4 %, подвижных форм фосфора – менее 5 мг/кг почвы. Антропогенно преобразованная почва трансформированной территории (заказник «Важелью»), расположенной в непосредственной близости от песчаного карьера, имеет близкое к нейтральному значению pH (табл. 1), дерновый и аккумулятивно-гумусовый горизонт слабо развиты. Почвенный субстрат обеднен азотом и обменными основаниями и среднеобеспечен подвижными формами фосфора и калия.

Таким образом, в естественных местообитаниях изученные виды орхидных приурочены к слабокислым и щелочным почвенным субстратам. Корнеобитаемый слой почвенных субстратов в большинстве случаев характеризует умеренное содержание доступных растениям биогенных элементов, таких как азот, фосфор, калий. Наши результаты подтверждают сведения литературы о способности этих видов заселять и устойчиво существовать как на среднеобеспеченных азотом, фосфором и калием, так и на бедных почвах [2, 7].

Пигментный комплекс. Абиотические факторы, характеризующие местообитания растений, оказывают значительное воздействие на структурно-функциональную организацию фотосинтетического аппарата (ФА) и, в первую очередь, на пигментный комплекс. В естественных местообитаниях в период цветения–начало плодоношения исследованные растения характеризовала значительная вариабельность содержания суммы хлорофиллов (*a + b*) и каротиноидов – от 4.4 до 9.6 и от 1.4 до 2.3 мг/г сухой массы соответственно (табл. 2).

Среди исследованных видов повышенное содержание зеленых пигментов имели растения рода *Dactylorhiza*. Сравнительно низкое накопление хлорофиллов (<5 мг/г сухой массы) было выявлено у *Leucorchis albida*. Следует отметить тенденцию к увеличению содержания зеленых пигментов в листьях растений одного и того же вида в широтном градиенте, при продвижении с севера на юг. Величина соотношения хлорофиллов *a/b* находилась в пределах 2.3-3.4. Доля хлорофиллов, принадлежащих светособирающему комплексу (ССК), у боль-

Таблица 1

Физико-химические свойства корнеобитаемого слоя почв пробных участков

Вид	Параметр					
	А	Б	В	Г	Д	Е
<i>Cypripedium calceolus</i>						
ЦП 1	7.7	0.47	20	27.9	56.8	187.0
ЦП 3	7.6	0.37	38	27.3	18.0	60.0
ЦП 4	7.5	1.37	20	>230.0	<10.0	740.0
<i>Gymnadenia conopsea</i>						
ЦП 1	7.6	0.39	23	24.6	77.3	143.0
ЦП 3	6.8	0.20	19	13.4	81.0	50.0
<i>Epipactis atrorubens</i>						
ЦП 1	7.7	0.69	21	35.8	28.7	154.0
ЦП 2	7.7	0.18	47	26.0	<10.0	141.0
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>						
ЦП 2	7.6	1.36	20	>360.0	<10.0	670.0
ЦП 3	6.6	0.06	14	2.7	31.0	53.0
<i>Dactylorhiza cruenta</i>						
ЦП 1	7.6	1.36	20	>360.0	<10.0	670.0
<i>Leucorchis albida</i>						
ЦП 1	7.2	0.59	19	38.3	32.1	219.6

Условные обозначения: А – pH_(вод.); Б – азот общий, %; В – соотношение углерода и азота; Г – кальций обменный, ммоль/100 г; подвижные формы P₂O₅ (Д) и K₂O (Е), мг/кг почвы. Здесь и далее: ЦП – ценопопуляция.

Таблица 2

Содержание фотосинтетических пигментов в листьях растений сем. *Orchidaceae*, мг/г сухой массы (n = 5)

Вид -	Параметр				
	А	Б	В	Г	Д
<i>Cypripedium calceolus</i>					
ЦП 1	5.61±0.46	2.3±0.8	67	1.38±0.15	4.2±0.1
ЦП 2	4.43±0.11	3.6±0.1	48	1.35±0.02	3.3±0.1
ЦП 3					
2012 год	7.04±0.40	3.14±0.1	53	1.55±0.11	4.5±0.1
2013 год	7.92±0.32	3.2±0.1	52	1.89±0.06	4.2±0.1
ЦП 4	9.57±0.05	3.3±0.1	51	2.25±0.02	4.25±0.1
<i>Gymnadenia conopsea</i>					
ЦП 1	5.21±0.06	3.3±0.2	51	1.35±0.04	4.0±0.1
ЦП 2	5.78±0.59	4.0±0.2	44	1.60±0.11	3.6±0.1
ЦП 3					
2012 год	5.81±0.48	3.4±0.1	50	1.62±0.08	3.6±0.1
2013 год	6.64±0.10	3.1±0.1	54	1.96±0.08	3.4±0.1
<i>Epipactis atrorubens</i>					
ЦП 1	6.82±0.05	3.2±0.2	53	1.60±0.04	4.2±0.1
ЦП 2					
2012 год	6.90±0.47	3.0±0.3	56	1.41±0.05	4.9±0.2
2013 год	7.80±1.28	3.3±0.2	52	1.70±0.31	4.6±0.1
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>					
ЦП 1					
2012 год	8.50±0.76	3.0±0.1	55	1.78±0.16	4.8±0.1
2013 год	9.41±0.90	2.8±0.2	58	2.21±0.17	4.3±0.3
ЦП 2	9.50±0.62	2.9±0.1	57	2.10±0.10	4.5±0.2
ЦП 3	9.13±0.53	2.9±0.1	56	2.09±0.09	4.4±0.2
<i>Dactylorhiza cruenta</i>					
ЦП 1	9.31±0.68	2.9±0.2	56	2.17±0.09	4.3±0.2
<i>Leucorchis albida</i>					
ЦП 1	4.66±0.30	3.1±0.1	54	1.13±0.09	4.1±0.1

Условные обозначения: А – сумма хлорофиллов а и b; Б – соотношение хлорофиллов а и b; В – светособирающий комплекс, %; Г – сумма каротиноидов; Д – соотношение хлорофиллов и каротиноидов.

шинства видов растений составляла 50-58 % и была несколько ниже у растений *Cypripedium calceolus* и *Gymnadenia conopsea*, произрастающих на трансформированной территории полигона золотодобычи на Приполярном Урале. На наш взгляд, это можно объяснить повышенным притоком солнечной радиации на территории со слабо развитым растительным покровом. Содержание каротиноидов составляло 1.4-2.2 мг/г сухой массы, только у *Leucorchis albida* оно было заметно ниже (1.1 мг/г сухой массы). Наблюдается сильная положительная корреляция между концентрациями желтых и зеленых пигментов (рис. 1).

Сопоставление абсолютных значений накопления пластидных пигментов с данными, опубликованными нами ранее [4], указывает на сходство пигментного комплекса у представителей сем. *Orchidaceae* и травянистых видов других семейств, произрастающих на территориях с высоким уровнем инсоляции. Судя по показателям пигментного комплекса, изученные виды орхидных можно отнести к умеренно светлюбивым.

Результаты исследований не выявили положительной взаимосвязи между содержанием азота в почве и накоплением хлорофилла в фотосинтетических тканях растений. Также не обнаружена подобная взаимосвязь для содержания азота в листьях и обеспеченностью данным элементом корнеобитаемого слоя почв. Это свидетельствует о высокой способности изученных видов к ассимиляции азота из обедненных данным элементом субстратов.

Функциональная активность фотосинтетического аппарата. Для реализации жизненной стратегии и самоподдержания популяции растения должны оптимизировать фотосинтетическую функцию в соответствии со световыми условиями местообитания. По отношению к световому режиму изученные виды орхидных относятся к гелеофитам и произрастают преимущественно на открытых, хорошо освещенных участках, избегая значительно затененных территорий под пологом леса или зарослей кустарников [2]. Для оценки реакции ФА растений на световой режим мы использовали соотношение варибельной флуоресценции хлорофилла и ее максимального значения (параметр F_v/F_m), отражающее потенциальный квантовый выход ФС II хлоропластов. В норме у не испытывающих стресс растений данный показатель находится в диапазоне 0.74-0.84 отн. ед., а при неблагоприятных воздействиях снижается. Наши исследования показали, что ФА орхидных в природных условиях проявляет высокую функциональную активность (табл. 3). Высокие абсолютные значения и отсутствие значимых изменений величины мак-

симального квантового выхода ФС II листьев растений свидетельствует о сбалансированности процессов деградации и репарации мультиферментных комплексов ФС II большинства изучаемых видов и их успешной адаптации к абиотическим факторам среды.

Следует отметить достаточно низкие (менее 0.7 отн. ед.) значения величины потенциального квантового выхода ФС II у растений *Cypripedium calceolus* на Приполярном Урале. Показано, что потенциальная эффективность фотохимии нестрессированных растений рода *Cypripedium* варьировала от 0.82 до 0.78 отн. ед. [10]. Величина данного параметра напрямую зависит от свето-температурных условий местообитания растений – увеличение интенсивности достигающей листьев ФАР приводит к снижению величины максимального квантового выхода ФС II [11]. Возможно, что выявленное нами снижение величины F_v/F_m обусловлено повреждением ФС II, в первую очередь белка D1 core-комплекса, вследствие фотоингибирования и развития окислительного стресса [9]. Однако это снижение может быть вызвано и регуляторными

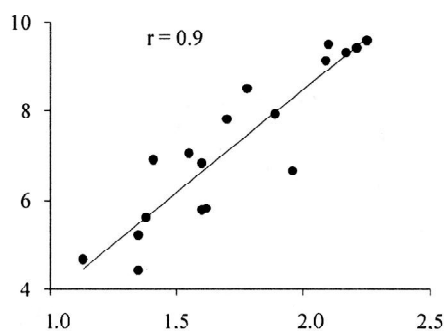


Рис. 1. Связь между содержанием (мг/г сухой массы) каротиноидов (по оси абсцисс) и хлорофиллов (по оси ординат) в листьях растений сем. *Orchidaceae*.

Таблица 3

Параметры индуцированной флуоресценции хлорофилла и функциональные характеристики листьев изученных видов

Вид	Параметр		
	Fv/Fm	ETR max	PARsat
<i>Cypripedium calceolus</i>			
ЦП 1	0.690±0.020	138±10	700-850
ЦП 2	0.697±0.017	122±10	800-950
ЦП 3			
2012 год	0.771±0.024	86±10	500-650
2013 год	0.711±0.013	114±3	600-750
ЦП 4	0.709±0.013	104±13	600-700
<i>Gymnadenia conopsea</i>			
ЦП 1	0.748±0.048	179±5	850-1000
ЦП 2	0.790±0.015	155±2	800-950
ЦП 3			
2012 год	0.828±0.008	123±13	600-750
2013 год	0.782±0.012	107±8	500-650
<i>Epipactis atrorubens</i>			
ЦП 1	0.811±0.017	212±6	>1000
ЦП 2			
2012 год	0.812±0.007	148±6	900-1000
2013 год	0.802±0.015	198±5	>1000
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>			
ЦП 1			
2012 год	0.810±0.006	111±12	500-650
2013 год	0.764±0.018	132±18	500-650
ЦП 2	0.783±0.011	171±8	700-850
ЦП 3	0.796±0.005	161±13	
<i>Dactylorhiza cruenta</i>			
ЦП 1	0.771±0.010	134±9	800-950
<i>Leucorchis albida</i>			
ЦП 1	0.737±0.034	144±7	700-950

Условные обозначения: Fv/Fm – максимальный квантовый выход ФС II, отн. ед; ETR – скорость линейного транспорта электронов в электронтранспортной цепи ФС II, мкмоль/м²с; PARsat – интенсивность освещения, при которой достигается насыщение линейного транспорта электронов в электронтранспортной цепи ФС II, мкмоль/м²с.

механизмами, предотвращающими поступление энергии возбуждения к реакционным центрам за счет увеличения тепловой диссипации в светособирающей антенне.

Анализ световой зависимости индуцированной флуоресценции хлорофилла выявил, что для большинства видов орхидных наблюдается линейное увеличение интенсивности фотохимии ФС II (параметр ETR) с увеличением ФАР до 500 мкмоль/м²с (рис. 2). Насыщение световых реакций фотосинтеза наблюдают в области освещенности, близкой к половине величины полной солнечной радиации, достигающей поверхности Земли. Однако у одного и того же вида этот показатель несколько изменяется в зависимости от места произрастания и погодных условий сезона вегетации. Так, у листьев растений *C. calceolus* (ЦП 4) в средней подзоне тайги (заказник «Важелью») световое насыщение фотохимии ФС II наблюдалось в диапазоне 600-700 мкмоль/м²с ФАР (табл. 3, параметр PARsat), а у растений, обитающих в крайне-северной подзоне тайги (Приполярный Урал), – в диапазоне от 700 до 950 мкмоль/м²с ФАР. У *Epipactis atrorubens* во всех местообитаниях отмечали увеличение интенсивности фотохимии ФС II при повышении освещенности свыше 1000 мкмоль/м²с.

Анализ абсолютных величин ETR выявил, что орхидные способны поддерживать высокие интенсивности транспорта электронов в электротранспортной цепи (ЭТЦ) ФС II (табл. 3). Наибольшие значения ETR (180-200 мкмоль/м²с) были зарегистрированы у листьев *Epipactis atrorubens* и *Gymnadenia conopsea* (ЦП 1 и 2) на Приполярном Урале. Более низкие значения отмечены у *Cypripedium calceolus*.

В целом, проведенный анализ показывает, что фотосинтетический аппарат орхидных поддерживает высокую интенсивность фотохимических процессов в значительном диапазоне плотности потока ФАР и успешно адаптируется к световым условиям местообитания растений.

Определение СО₂-газообмена выявило, что изученные нами представители семейства Орхидные обладают значительной вариабельностью ассимиляционной активности. Максимальная интенсивность фиксации СО₂ листьями растений *Gymnadenia conopsea* на Южном Тимане (ЦП 3) составляла 12 мг СО₂/г сухой массы ч, а растения *Epipactis atrorubens* (ЦП 2) фотосинтезировали со скоростью в пять раз меньше. При этом насыщение видимого фотосинтеза (Фв) светом у обоих видов наступало при ФАР близкой к 700-900 мкмоль/м²с. Доля темнового дыхания листьев (Дт) от максимального Фв у *Epipactis atrorubens* составляла 18 %, а у растений *Gymnadenia conopsea* – около 5 %. Изучаемые растения слабо отличались между собой по количеству поглощенных квантов света для ассимиляции одного моля СО₂. Квантовый выход видимого фотосинтеза (tgα), рассчитанный по углу наклона начального участка световой кривой, изменялся в диапазоне 0.012-0.017 мкмоль СО₂/мкмоль ФАР. Величина светового компенсационного пункта (СКП) СО₂-газообмена листьев *Gymnadenia conopsea* и *Epipactis atrorubens* составила 9-13 мкмоль ФАР/м²с. Интенсивность радиации приспособления (ИРП) листьев растений *Gymnadenia conopsea* была в два раза выше, чем у *Epipactis atrorubens*. По скорости Фв при ИРП растения *G. conopsea* превышали растения *Epipactis atrorubens* в шесть-семь раз.

Выявленное отклонение в соответствии между высокими величинами интенсивности фотохимии (рис. 3) и сравнительно низкой величиной фотосинтеза (менее 3 мг СО₂/г сухой массы ч) для *Epipactis atrorubens* (ЦП 2) может быть объяснено повышенной активностью альтернативных нециклическому транспорту электронов путей реализации поглощенной энергии светового потока (фотодыхание, псевдоциклический транспорт электронов, метаболизм азота и серы, активные формы кислорода). Известно, что в определенных условиях (высокий уровень ФАР и температуры окружающей среды, недостаток влаги и элементов минерального питания), когда нециклический перенос электронов может быть лимитирован низкой скоростью восстановления СО₂, реализация энергии возбуждения в альтернативных путях светозависимого транспорта электронов является эффективным способом предотвращения повреждения фотосинтетического аппарата. Сравнительное изучение орхидных, произрастающих на естественных и антропогенно преобразованных участках, свидетельствует о сохранении фотосинтези-

ческой активности растений при освоении ими новых территорий. По всей видимости, сохранение функциональной активности фотосинтетического аппарата у *Cypripedium calceolus* и *Gymnadenia conopsea* в определенном диапазоне варьирования абиотических факторов является одной из существенных предпосылок, позволяющих видам заселять трансформированные территории.

Таким образом, в результате проведенных исследований нами оценены эколого-физиологические характеристики фотосинтетического аппарата шести видов представителей семейства Orchidaceae, произрастающих в средней и крайне-северной подзонах тайги Республики Коми. Установлено, что изученные виды приурочены к слабо-кислым и щелочным почвам, типичные местообитания характеризуются высоким уровнем притока инсоляции и тепловой энергии. Анализ пигментного комплекса и функциональной активности фотосинтетического аппарата растений свидетельствует о пластичности изученных видов и их способности адаптироваться к световым условиям местообитаний как на естественных, так и на трансформированных территориях.

ЛИТЕРАТУРА

1. Атлас почв Республики Коми / Под ред. Г.В. Добровольского, А.И. Таскаева, И.В. Забоевой. Сыктывкар, 2010. 353 с.
2. Вахрамеева М.Г., Татаренко И.В., Быченко Т.М. Экологические характеристики некоторых видов евразийских орхидных // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1994. Т. 99, вып. 4. С. 75-82.
3. (Воронин Р.Н.) Влияние разработки россыпных месторождения Приполярье Урала на природную среду / Р.Н. Воронин, С.В. Дегтева, А.Н. Лавренко и др. Сыктывкар, 1994. 167 с.
4. (Головки Т.К.) Пигментный комплекс растений природной флоры европейского Северо-Востока / Т.К. Головки, И.В. Далькэ, О.В. Дымова, И.Г. Захой, Г.Н. Табаленкова // Изв. Коми НЦ УрО РАН, 2010. № 1. С. 39-46.

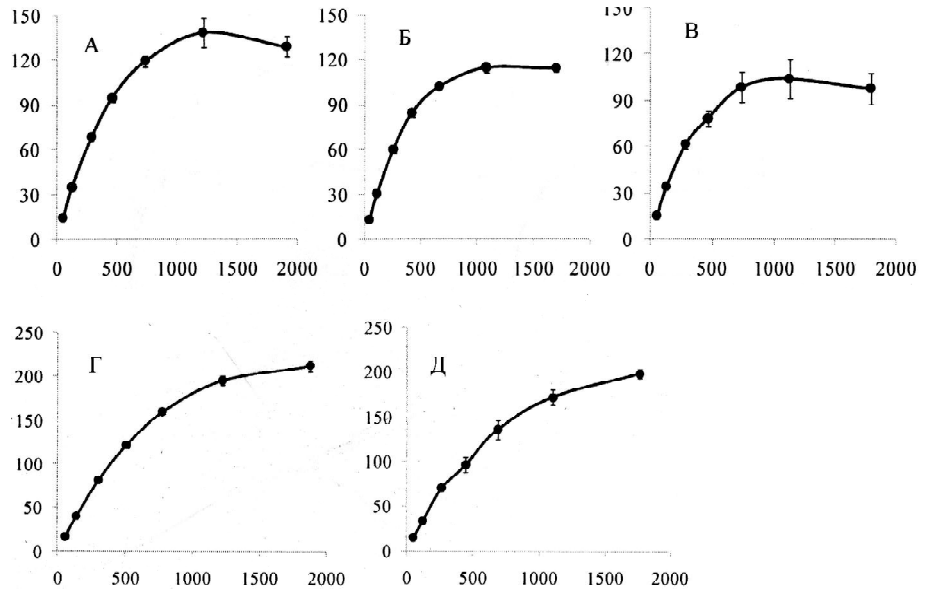


Рис. 2. Световая зависимость интенсивности фотохимии ФС II *Cypripedium calceolus*: ЦП 1 (А), ЦП 3 (Б), ЦП 4 (В) и *Epipactis atrorubens*: ЦП 1(Г) и ЦП 2 (Д).
По оси абсцисс – ФАР, мкмоль/м²с.
По оси ординат – скорость линейного транспорта электронов в электронтранспортной цепи ФС II, мкмоль/м²с.

5. Кириллова И.А. Орхидные Печоро-Илычского заповедника (Северный Урал). Сыктывкар, 2010. 144 с.
6. (Маслова Т.Г.) Развитие представлений о функционировании виолаксантинового цикла в фотосинтезе / Т.Г. Маслова, И.А. Попова, Г.А. Корнюшенко и др. // Физиология растений, 1996. Т. 43, № 3. С. 437-449.
7. Перебора Е.А. Экология орхидных Северо-Западного Кавказа / Под общ. ред. И.С. Белюченко. Краснодар, 2011. 441 с.
8. (Fryer M.J.) Relationship between CO₂ assimilation, photosynthetic electron transport, and active O₂ metabolism in leaves of maize in the field during periods of low temperature / M.J. Fryer, J.R. Andrews, K. Oxborough et al. // Plant Physiol., 1998. Vol. 116, № 2. P. 571-580.
9. (Murata N.) Photoinhibition of photosystem II under environmental stress / N. Murata, S. Takahashi, Y. Nishiyama et al. // Biochim. Biophys. Acta, 2007. Vol. 1767. P. 414-421.
10. (Zhang S.) Photosynthetic performances of five *Cypripedium* species after transplanting / S.-B. Zhang, H. Hu., K. Xu et al. // Photosynthetica, 2006. Vol. 44, № 3. P. 425-432.
11. (Zhang S.-B.) Photosynthesis in relation to reproductive success of *Cypripedium flavum* / S. Zhang, H. Hu, Z. Zhou et al. // Ann. Bot., 2005. Vol. 96. Issue 1. P. 43-49. ❖

НАШИ ПОЗДРАВЛЕНИЯ

Любови Алексеевне Шиловой с успешной защитой диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук (специальность 03.02.08 – «экология» (в биологии)) «Роль механизмов репарации ДНК в радиационном адаптивном ответе *Drosophila melanogaster*» (диссертационный совет Д 004.007.01 при Институте биологии Коми НЦ УрО РАН)!

Желаем дальнейших творческих успехов!



УГЛЕВОДНЫЙ СТАТУС ДИКОРАСТУЩИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ СЕВЕРА

Изучение функциональных свойств дикорастущих видов существенно расширяет представления о разнообразии растительного мира, позволяет прогнозировать поведение растений при изменении условий обитания. Известно, что соответствие метаболизма климату является одним из основных факторов, обуславливающих географическое распространение видов. Углеводы – ключевые органические соединения, отражающие уровень метаболической активности, играют роль исходного материала в пластическом и энергетическом обмене всех растительных тканей. Они являются неотъемлемым компонентом клеток и тканей всех живых организмов – представителей растительного и животного мира, составляя (по массе) основную часть органического вещества на Земле.

Целью работы было дать общую характеристику углеводного обмена растений бореальной зоны, выявить видовую изменчивость содержания неструктурных углеводов в растениях в зависимости от географической принадлежности.

Растительные образцы отбирали в средней (Сысольский, Княжпогостский и Троицко-Печорский районы) и крайне-северной (Интинский район, бассейн р. Кожим) подзонах тайги. Районы работы значительно отличаются по климатическим характеристикам. Вегетационный период в средней и крайне-северной подзонах составляет в среднем 100 и 60 дней, а температура июля – около 17 и 10 °С соответственно. В период активной вегетации возможны значительные суточные перепады температуры. Пробы листьев отбирали в фазу цветения (первая половина июля), содержание растворимых углеводов определяли методом нормально-фазовой ВЭЖХ [2, 11].

Анализ результатов выявил существенную дифференциацию видов по содержанию углеводов. Концентрация растворимых углеводов в листьях растений средней тайги варьировала от 9 до 45 мг/г сырой массы, а в листьях растений крайне-северной тайги – от 8 до 28 мг/г. Величина коэффициента вариации составляла для растений средней и крайне-северной подзон тайги 66 и 33 % соответственно. В целом, растения северных местообитаний характеризовались более низким накоплением сахаров. По соотношению моносахариды/дисахариды растения из разных подзон отличались не-

значительно, что можно рассматривать как количественную меру соотношения между ана- и катаболическими процессами в условиях их произрастания [7]. Доля моносахаридов в общем фонде растворимых сахаров варьировала в подзоне средней тайги от 20 % (листья *Bromopsis inermis*, *Equisetum arvense*) до 94 % (*Hylotelephium triphyllum*), в листьях растений крайне-северной подзоны тайги – от 20 до 75 % (табл. 1). Величина коэффициента вариации составляла 45 и 33 % соответственно.

Сравнительно высоким накоплением растворимых сахаров (18-24 мг/г сырой массы) в крайне-северной подзоне тайги характеризовались большинство медленно растущих кустарничков (*Phyllodoce caerurulea*, *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium myrtillus*, *Ledum decumbens*). У *Pyrola rotundifolia* и *Carex aquatilis* фонд растворимых сахаров в листьях был еще выше (до 28 мг/г). Низким содержанием углеводов отличались листья быстро растущих видов (*Astragalus norvegicus*, *Pedicularis verticillata*, *Calamagrostis purpurea*). По всей видимости, содержание углеводов в растениях определяет скорость их расходования на рост [13, 15].

В подзоне средней тайги высоким (45 мг/г) уровнем накопления растворимых углеводов характеризовались виды сем. Rosaceae, низким (8-9 мг/г) – сем. Lamiaceae. В разные годы исследований листья одних и тех же видов растений по содержанию углеводов отличались незначительно. Вариативность содержания углеводов выше в группе травянистых растений, среди которых обнаружены виды (*Carex aquatilis*) с содержанием углеводов в листьях до 30 мг/г и виды (*Pedicularis verticillata*, *Astragalus norvegicus*) с содержанием углеводов до 12 мг/г.

При сопоставлении родственных видов было выявлено, что в подзоне средней тайги растения накапливали больше углеводов в листьях, чем растения крайне-северной тайги. Например, содержание растворимых углеводов в листьях *Rubus chamaemorus* в условиях подзоны средней тайги составляло 45 ± 4 мг/г, а в условиях крайне-северной тайги было вдвое ниже (22 ± 3 мг/г). В листьях *Comarum palustre* концентрации углеводов равнялись 45 ± 4 и 38 ± 4 мг/г соответственно.



Г. Табаленкова

При этом растения крайне-северной тайги достоверно отличались повышенной дыхательной способностью. Средняя интенсивность дыхания листьев растений средней тайги составляла 1.6 ± 0.10, крайне-северной – 2.0 ± 0.12 мг CO₂/г сухой массы [5]. Интенсивное дыхание при низкой температуре, по мнению Ю.В. Гамалея [3, 4], обеспечивает АТФ дорогостоящий апопластный транспорт, характерный для северных растений, и весьма значительную величину для поддержания градиента концентраций ионов [4]. Независимо от места произрастания, среди моносахаров листьев преобладала глюкоза, из дисахаров – сахароза. В листьях растений средней тайги довольно часто отмечали наличие три- и тетрасахаридов (раффиноза и стахиоза соответственно), что свидетельствует о сдвиге синтеза в сторону более высокомолекулярных углеводных соединений, отсутствующих в листьях растений крайне-северной подзоны тайги.

Адаптация растений к переменным суточным температурам давно привлекает внимание исследователей [8, 9]. Это касается и растений, произрастающих в природе. Анализ данных о суточных изменениях пула растворимых углеводов в листьях растений показал, что у большинства видов наблюдали снижение уровня углеводов в вечерние часы. Такая динамика наблюдалась у всех исследованных кустарничков (*Salix reticulata*, *Phyllodoce caerurulea*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium myrtillus*, *Empetrum hermaphroditum*) и некоторых травянистых видов (*Calamagrostis purpurea*, *Carex aquatilis*, *Phalaroides arundinacea*). Наиболее четко суточная динамика содержания углеводов проявилась у северных растений, что обусловлено значительными перепадами дневных и ночных температур.

На углеводный статус растений значительное влияние оказывает место произрастания. Так, в течение нескольких лет мы проводили исследования растений *Plantago media* в подзоне средней тайги, произрастающих на слабо заросшем склоне юго-восточной экспозиции (С-растения) и на террасе у подошвы склона в густом травостое (Т-растения). Измерения микроклиматических показателей при помощи портативной метеостанции

Таблица 1

Содержание растворимых углеводов в листьях растений тайги, мг/г сырой массы

Вид	Углеводы			Сумма углеводов
	моносахара	дисахара	олигосахара	
Средняя подзона				
<i>Rubus chamaemorus</i>	17.1±0.7 (37.4)	26.1±1.00 (57.1)	2.5±0.20 (5.5)	45.7±1.2
<i>Comarum palustre</i>	16.4 ±0.9 (36.4)	25.1±0.20 (55.8)	3.5±0.80 (7.8)	45.0±2.3
<i>Larix sibirica</i>	12.8±1.3 (30.7)	28.5±2.90 (68.3)	0.4±0.01 (1.0)	41.7±4.3
<i>Butomus umbellatus</i>	13.8±0.1 (55.0)	4.6±0.60 (18.3)	6.7±0.50 (26.7)	25.1±1.7
<i>Ledum palustre</i>	8.5±0.8 (39.2)	11.8±1.20 (54.4)	1.4±0.16 (6.4)	21.7±2.3
<i>Phaloroides arundinacea</i>	6.5±1.0 (32.5)	13.2±0.40 (66.0)	0.3±0.10 (1.5)	20.0±0.8
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	5.5±0.4 (29.4)	12.4±1.20 (66.3)	0.8±0.01 (4.3)	18.7±1.6
<i>Trifolium medium</i>	8.7±1.1 (66.9)	4.2±0.40 (32.3)	0.1±0.01 (0.8)	13.0±1.6
<i>Menyanthes trifoliata</i>	6.9±0.5 (55.2)	5.6±0.20 (44.0)	– (–)	12.5±1.3
<i>Equisetum arvense</i>	2.4±0.2 (21.6)	8.7±2.00 (78.4)	То же	11.1±2.1
<i>Mentha arvensis</i>	4.2±0.5 (44.7)	0.9±0.10 (9.6)	4.3±1.10 (45.7)	9.4±1.3
<i>Hytotelephium triphyllum</i>	8.5±0.2 (94.4)	0.4±0.02 (4.5)	0.1±0.01 (1.1)	9.0±0.3
<i>Bistoria major</i>	6.0±0.6 (69.8)	2.4±0.40 (27.9)	0.2±0.02 (2.3)	8.6±0.9
<i>Bromopsis inermis</i>	1.7±0.2 (20.2)	6.1±0.20 (72.6)	0.6±0.05 (7.2)	8.4±0.3
<i>Rorippa amphibia</i>	2.1±0.1 (34.4)	3.2±0.10 (52.5)	0.8±0.01 (13.1)	6.1±0.3
Крайне-северная подзона				
<i>Comarum palustre</i>	18.1±1.8 (54.0)	15.4±1.6 (46)	– (–)	33.5±3.70
<i>Carex aquatilis</i>	8.7±0.4 (30.9)	19.3±0.7 (68.4)	0.2±0.02 (0.7)	28.2±1.10
<i>Pyrola rotundifolia</i>	15.1±0.4 (58.8)	9.7±0.3 (37.7)	0.9±0.10 (3.5)	25.7±0.60
<i>Salix reticulata</i>	10.6±0.2 (42.9)	13.6±0.2 (55.1)	0.5±0.10 (2.0)	24.7±0.50
<i>Vaccinium myrtillus</i>	8.0±0.2 (33.2)	15.4±0.2 (63.9)	0.7±0.02 (2.9)	24.1±0.50
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	8.3±0.2 (35.2)	15.1±0.5 (64.0)	0.2±0.010 (0.8)	23.6±0.90
<i>Atragene subirica</i>	11.1±1.3 (48.0)	6.0±0.9 (26.0)	6.0±0.70 (26.0)	23.1±1.60
<i>Rubus chamaemorus</i>	6.8±0.2 (30.0)	15.1±0.3 (66.5)	0.8±0.02 (3.5)	22.7±0.50
<i>Ledum decumbens</i>	3.8±0.2 (19.8)	12.1±0.3 (63.0)	3.3±0.10 (17.2)	19.2±0.60
<i>Phyllodoce caerulea</i>	7.4±0.2 (41.6)	5.0±0.3 (28.1)	5.4±0.30 (30.3)	17.8±0.90
<i>Betula nana</i>	8.3±0.4 (46.1)	9.6±0.4 (53.3)	0.1±0.01 (0.6)	18.0±0.80
<i>Calamagrostis purpurea</i>	4.6±0.4 (31.1)	9.6±0.2 (64.9)	0.6±0.03 (4.0)	14.8±0.04
<i>Pedicularis verticillata</i>	9.1±0.4 (75.8)	2.0±0.2 (16.7)	0.9±0.10 (7.5)	12.0±0.70
<i>Astragalus norvegicus</i>	3.7±0.1 (48.7)	3.6±0.1 (47.4)	0.3±0.01 (3.9)	7.6±0.20
<i>Larix sibirica</i>	2.1±0.5 (31.8)	3.0±0.4 (45.5)	1.5±0.20 (22.7)	6.6±0.80

Примечание. Здесь и далее: в скобках доля суммы сахаров, %. Прочерк – отсутствие данного углевода.

(Data Logger LI-1400, США) показали, что независимо от года растения на склоне получали существенно больше света и тепла, особенно в первой половине дня. Температура была одним из основных факторов, определяющих углеводный статус листьев *Plantago media*. Высокие температуры воздуха в дневные часы (свыше 30 °С) в 2007 и 2013 гг. приводили к более низкому (в 2-4 раза) накоплению в листьях растворимых углеводов, чем в более прохладные 2009 и 2010 гг. Анализ данных показал наличие достоверной суточной динамики содержания растворимых углеводов (табл. 2). Исключение составляет суточная динамика С-растений в холодный 2009 г. Коэффициент вариации (Cv) содержания сахаров в листьях *Plantago media* обеих популяций в течение суток составлял в среднем 20 %.

Моносахара определяют суточную динамику содержания растворимых углеводов в листьях *Plantago media*.

Их доля варьирует от 90 до 97 % в холодный и жаркий годы соответственно. Основную долю моносахаров составляет глюкоза (80-90 %), небольшие количества представлены рамнозой и фруктозой, дисахара находятся в основном в форме сахарозы, отмечено наличие небольшого количества мальтозы. Анализ корреляционных зависимостей показал значимую обратную корреляцию между содержанием растворимых углеводов и температурой ($r = -0.65$), растворимых углеводов и ФАР ($r = -0.54$). Причем указанный коэффициент корреляции выше у Т-растений (-0.75 и -0.63), чем у С-растений (-0.58 и -0.54).

Условия произрастания оказали влияние и на распределение углеводов в целом растении. Исследования показали, что по содержанию растворимых сахаров подземные органы (корни и корневища) *Plantago media* не уступают листьям (табл. 3). Однако листья и подземные органы различа-

ются по составу сахаров. По сравнению с корнями и корневищами в листьях из моносахаридов отсутствуют ксилоза и арабиноза, из олигосахаридов – раффиноза. При недостоверных различиях С- и Т-растений по сумме сахаров в корневищах Т-растений концентрация олигосахаров в два раза больше.

Накопление сахаров в расчете на растения зависит от величины биомассы. Ростовый анализ показал, что биомасса растений, растущих в густом травостое, выше, чем у растений склона, при более высоком у С-растений содержании сухого вещества. В целом, в биомассе Т-растений содержится больше растворимых сахаров. Причем, если у Т-растений сахара распределяются равномерно (49.5 в листьях и 50.5 % в корневищах), то у С-растений большая часть сахаров (61 %) сосредоточена в корневищах. Анализ фракционного распределения сахаров в целом растении показал, что доля

моносахаров в листьях выше у Т-растений (45 %), а в корневищах – у С-растений (43 %). Доля олигосахаров в листьях не зависит от места произрастания и составляет 3.6-4.1 %, а в корневищах значительно выше у Т-растений, что обусловлено лучшими почвенными условиями.

В течение жизненного цикла растения подвергаются воздействию различных факторов и поэтому разработали разнообразные механизмы защиты, которые осуществляются в пределах их толерантности. На сегодня по-

Таблица 2
Суточная динамика содержания растворимых углеводов в листьях *Plantago media*, мг/г сухой массы

Время суток, ч	Углеводы		Сумма сахаров
	моносахара	дисахара	
С-растения			
2007 г.			
4	30.4±1.5	1.2±0.1	31.6±1.6
14	34.7±2.5	1.2±0.2	35.9±2.6
22	22.0±0.9	0.9±0.1	22.9±0.9
2009 г.			
6	122.9±2.8	13.1±1.4	136.0±3.2
12	126.5±5.0	10.6±0.7	137.1±5.1
18	129.1±14.3	11.1±1.1	140.2±14.3
24	123.3±4.3	8.5±0.7	131.8±4.3
2010 г.			
6	74.0±6.4	4.6±0.8	78.6±6.8
14	97.2±4.6	9.2±0.6	106.4±6.6
18	111.9±3.5	8.7±0.4	120.6±4.1
23	110.7±1.7	6.5±0.5	117.2±2.4
2013 г.			
6	58.5±0.5	3.9±0.1	62.4±0.6
12	74.8±2.1	5.2±0.1	80.0±2.1
16	72.3±4.6	3.8±0.4	76.1±4.6
22	54.8±0.4	2.1±0.2	56.9±0.5
Т-растения			
2007 г.			
4	22.9±0.5*	1.4±0.1	24.3±0.6
14	27.0±0.8*	1.2±0.3	28.2±1.2
22	26.3±0.5*	1.7±0.2*	28.0±0.7*
2009 г.			
6	196.0±15.1*	10.7±0.6	206.7±15.1*
12	119.5±2.8	13.1±1.4	132.6±3.2
18	176.4±10.0*	17.0±1.0	193.4±10.18
24	168.5±17.4*	9.8±1.08	178.3±17.4*
2010 г.			
6	119.9±4.8*	7.1±0.6*	127.0±4.9*
14	112.4±2.0*	7.8±1.1	120.2±2.3
18	174.8±10.9*	10.3±0.6	185.1±11.2*
23	142.1±1.9*	7.9±0.2	150.0±2.6*
2013 г.			
6	43.7±1.7*	1.7±0.1*	45.4±1.7*
12	64.5±0.8*	4.4±0.1*	68.9±0.9*
16	49.7±4.1*	4.5±0.1	54.2±4.2*
22	62.7±0.5*	3.8±0.1*	66.5±0.5*

* Здесь и далее: различия между С- и Т-растениями достоверны при $p \leq 0.05$.

Таблица 3
Содержание растворимых углеводов в биомассе С-растений (верхняя строка) и Т-растений (нижняя строка) *Plantago media*, мг/г сухой массы

Часть растения	Углеводы			Сумма сахаров
	моносахара	дисахара	олигосахара	
Листья	84.34±3.60 (90.8)	8.51±0.65 (9.2)	– (–)	92.85±3.66
	89.35±5.41 (91.8)	8.00±0.33 (8.2)	– (–)	97.35±5.42
Корневища	65.21±8.40 (65.0)	4.86±1.0 (4.8)	30.25±5.83 (30.2)	100.32±15.50
	51.71±1.52 (39.8)	4.24±0.29 (3.3)	73.90±12.73 (56.9)*	129.85±12.83
Корни	61.59±4.20 (47.4)	7.78±0.27 (6.0)	60.44±4.09 (46.6)	129.81±5.87
	52.93±2.85 (43.8)	4.44±0.21 (3.7)*	63.47±15.65 (52.5)	120.84±15.91

лучено много фактов, свидетельствующих о том, что адаптация растений к условиям произрастания коррелирует с антиоксидантной системой защиты, в том числе с инициацией перекисного окисления липидов (ПОЛ). Отмечено, что продукты ПОЛ могут рассматриваться как вторичные посредники, вовлеченные в трансдукцию стрессового сигнала в геном клетки [14, 16]. Изменения активности ПОЛ является информативным показателем для оценки степени влияния различных факторов на растительный организм. В настоящее время рассматривают возможную роль сахаров как низкомолекулярных антиоксидантов [1, 12]. Полагают [6], что низкомолекулярные растворимые сахара играют важную роль в защите клеточных мембран и предотвращают их повреждение активными радикалами, вызываемыми ПОЛ. Мы сопоставили уровни растворимых углеводов и ПОЛ в листьях разных видов растений. Наиболее выражена ($r = 0.8$) прямая связь между содержанием сахаров и уровнем ПОЛ в листьях растений, произрастающих в условиях крайне-северной тайги, где сильнее проявляются суточные и сезонные изменения факторов среды. Эта зависимость хорошо укладывается в схему низкотемпературной адаптации растений [10], когда торможение роста приводит к накоплению сахаров и усилению синтеза липидов.

Анализ суточных изменений содержания растворимых сахаров и ПОЛ в листьях *Plantago media*, растущих в густом травостое и на открытом склоне, показал обратную корреляцию ($r = -0.6$) между этими показателями, особенно для Т-растений ($r = -0.7$). Следует отметить, что ПОЛ имеет прямую корреляцию с температурой ($r = 0.8$) и ФАР ($r = 0.6$). Причем, как и в случае с корреляцией между температурой и сахарами, эта зависимость наиболее выражена у Т-растений ($r = 0.9$ и $r = 0.8$ соответственно), чем у С-растений ($r = 0.7$ и $r = 0.6$ соответственно).

Таким образом, дана количественная характеристика фонда растворимых углеводов листьев 30 видов растений, произрастающих в средней и крайне-северной подзонах тайги. Установлены видовые и зональные различия. Показано, что медленно растущие кустарнички отличало более высокое накопление растворимых углеводов по сравнению с травянистыми растениями, что, по-видимому, обусловлено их низкой скоростью роста. Выявлена связь между содержанием растворимых сахаров и уровнем ПОЛ в листьях. Показано, что углеводный статус *Plantago media* меняется в зависимости от времени суток и местобитания, свидетельствуя тем самым о его функциональной пластичности.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аверьянов А.А., Лапикова В.П. Взаимодействие сахаров с гидроксильным радикалом в связи с фунгиотоксичностью выделений листьев // Биохимия, 1989. Т. 54, вып. 10. С. 1646-1651.
2. 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.
3. Гамалей Ю.В. Транспортная система сосудистых растений. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2004. 422 с.
4. Гамалей Ю.В. Клеточные системы растений // Физиология растений, 2008. Т. 55, № 2. С. 300-311.
5. Далькэ И.В., Головкин Т.К. Актуальные вопросы современной экологической физиологии растений (на примере изучения растений бореальной зоны) // Изв. Самарского НЦ РАН, 2013. Т. 15, № 3(4). С. 1278-1281.
6. Колупаев Ю.В., Трунова Т.И. Особенности метаболизма и защитные функции углеводов растений в условиях стресса // Физиология и биохимия культурных растений, 1992. Т. 24. С. 523-533.
7. (Климов С.В.) Способность растений озимой пшеницы закаливаться к морозу связана с особенностями CO₂-газообмена, синтезом биомассы

и различных форм водорастворимых углеводов / С.В. Климов, Е.А. Бураханова, Г.П. Алиева и др. // Изв. РАН. Сер. биол., 2010. № 2. С. 210-216.

8. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И. Роль суточного температурного градиента в онтогенезе растений. М.: Наука, 2004. 119 с.

9. Радченко С.И. Температурные градиенты среды и растение. М.-Л.: Наука, 1966. 390 с.

10. Трунова Т.И. Растение и низкотемпературный стресс. М.: Наука, 2007. 54 с. – (64-е Тимирязевское чтение).

11. Хроматография: практическое приложение метода / Под ред. Э.М. Хефتمان. М.: Мир, 1986. 336 с.

12. Deryabin A.N., Dubinina I.M., Burakhanova E.A. Cold tolerance of potato plants transformer with yeast invertase gene // Acta agron., 2004. Vol. 57, № 1/2. P. 31-39.

13. Gamalei Y.V., Pakhomova M.V., Sjutkina AV. Effects of temperature on the conformation of the endoplasmic reticulum and on starch accumulation in leaves with the symplasmic minor-vein configuration // Planta, 1994. Vol.194. P. 443-453.

14. Kaur N., Gupta A.K. Signal transduction pathways under abiotic stresses in plant // Current Sci., 2005. Vol. 88, № 11. P. 1771-1780.

15. Mitchell D.E., Madore M.A. Patterns of assimilate production and translocation in muskmelon (*Cucumis melo* L.) // low temperature effects // Plant Physiol., 1992. Vol. 99, № 3. P. 966-971.

16. Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance // Trends plant Sci., 2002. Vol. 7, № 9. P. 405-410.

❖

ВНЕПЛАСТИДНЫЕ ПИГМЕНТЫ – АНТОЦИАНЫ В ЛИСТЯХ ДИКОРАСТУЩИХ ВИДОВ БОРЕАЛЬНОЙ ЗОНЫ

Обширный класс фенольных соединений – флавоноидов – включает свыше 4500 различных соединений [15]. Антоцианы (от греч. anthos – цветок и kyanos – синий, лазоревый) – наиболее распространенная группа окрашенных водорастворимых флавоноидов, или фенольных гликозидов [13, 17]. В царстве растений идентифицировано более 600 антоцианов [4]. Их присутствие придает окраску от розового до чернофиолетового различным органам растений – листьям, стеблям, жилкам, цветкам, семенам, плодам. Общее содержание антоцианов в растениях варьирует от 20 мг до нескольких граммов на 100 г сырой массы [5, 13]. Базовой структурой антоцианов является 2-фенилбензопириллиевая соль флавилия ($C_{15}H_{11}O_2$). Их строение было установлено в 1913-1916 гг. немецким химиком Р. Вильштеттером. Все антоцианы содержат в гетероциклическом кольце четырехвалентный кислород (оксоний), благодаря чему они могут образовывать соли, например, хлориды. У высших растений эти пигменты представлены преимущественно синтезируемым в цитоплазме цианидин-3-О-гликозидом, который путем активного транспорта поступает в вакуоль, где условия pH способствуют проявлению окраски. Цвет антоцианов также является результатом возбуждения молекулы видимым светом. Наиболее полно изучены состав, содержание, пути и регуляция синтеза флавоноидов в цветках. Антоцианы синтезируются из своих агликонов, антоцианидинов. В высших растениях встречаются следующие антоцианидины: пеларгонидин (Pg), пеонидин (Pn), цианидин (Cy), мальвидин (Mv), петунидин (Pt), дельфинидин (Dp) [12].

В листьях антоцианы локализованы, главным образом, в вакуолях клеток верхнего и нижнего эпидермиса, а также в прилегающих клетках мезофилла. На их долю приходится до 30 % общей радиации, поглощенной листьями антоцианосодержащих растений. Флавоноиды, в том числе антоцианы, имеют два максимума поглощения, один между 270-290 нм и другой в видимой области спектра 500-550 нм, пропускают свет синей и красной части спек-



О. Дымова



И. Захожий

тра [6]. Функциональная роль антоцианов листьев до сих пор остается дискуссионной. Считается, что они способны защищать растения от неблагоприятных воздействий абиотических и биотических факторов среды и участвовать в нейтрализации образующихся при стрессе избыточных количеств активных форм кислорода [7, 9, 10, 14].

Антоцианы защищают листья при фотосинтезе путем абсорбции избыточных фотонов, которые иначе были бы поглощены хлорофиллом *b*. При сильной освещенности антоцианы служат в качестве оптического фильтра, предохраняющего от высокоэнергетических квантов уже насыщенную фотосинтетическую электронтранспортную цепь и повышая поглощение солнечной энергии в пределах видимой области (380-700 нм) в среднем на 8-12 %. Поэтому антоцианы причисляют к нефотохимическим защитным механизмам, наряду с пигментами ксантофиллового цикла. На мутантах *Arabidopsis thaliana* показано, что в то время как ксантофиллы играют большую роль в защите растений в течение краткосрочных световых стрессов, антоцианы более эффективны в долгосрочный период [8].

Вместе с другими водорастворимыми флавоноидами антоцианы поглощают УФ-радиацию и усиливают диссипацию энергии [11]. У многих видов растений они накапливались в ответ на экспозицию к УФ-В. Показано, что в тканях растений в ответ на УФ излучение стимулируется выработка антоцианов, имеющих в наличии ацильную группу, поглощающих в УФ области и снижающих степень повреждения ДНК в клеточных культурах при УФ-В-излучении [16]. Изогенные линии кукурузы с недостающими регуляторными генами биосинтеза антоцианов были более чувствительны к повреждающему действию УФ-В.

Целью работы было исследовать распространение антоциановых пигментов в листьях дикорастущих видов природной флоры бореальной зоны европейского Северо-Востока и выявить их возможную роль в устойчивости фотосинтетического аппарата модельных видов растений.

Образцы функционально зрелых листьев собирали с 20-25 растений преимущественно в период бутонизация–цветение. Антоцианы экстрагировали из трех независимых проб листьев (0.3 г сырой массы) 1%-ным раствором соляной кислоты при 45 °С в течение 20 мин. и определяли на спектрофотометре UV (Shimadzu, Япония) при 510 нм с поправкой на поглощение хлорофилла [1]. Накопление антоцианов в листьях рассчитывали в абсолютных (мг/г сухой массы) и относительных (доля содержания хлорофиллов, %) единицах. Содержание хлорофиллов *a* и *b* определяли спектрофотометрически в ацетоновых вытяжках из листьев при 662 и 644 нм соответственно [3].

Нами изучено около 40 видов сосудистых растений, принадлежащих к разным группам жизненных форм, в большинстве – к травам (свыше 70 %). Исследованные виды существенно различались по содержанию зеленых пигментов в листьях. Минимальные концентрации хлорофиллов составляли 0.5-2.5, максимальные достигали 10-14 мг/г сухой массы. Сравнительно низким накоплением пигментов отличались мхи (*Sphagnum girgensohnii*), хвойные деревья (*Pinus sibirica*, *Larix sibirica*) и некоторые травы (например, *Rumex acetosa* и *Sedum acre*). Повышенным содержанием зеленых пигментов характеризовались бобовые из рода *Astragalus*. У 60 % исследованных видов содержание зеленых пигментов в листьях составляло 3-6 мг/г сухой массы (см. рисунок). Концентрация антоцианов в листьях исследованных растений варьировала в широком диапазоне – от 0.01 до 1.9 мг/г сухой массы, и в среднем была 0.44 мг/г. Наименьшим содержанием антоцианов характеризовались листостебельные мхи и голосеменные. Концентрация антоцианов в листьях высших цветковых растений была на порядок больше. Не выявили связи ($r = 0.23$) между содержанием пластидных пигментов (хлорофиллов) и внепластидных (антоцианов).

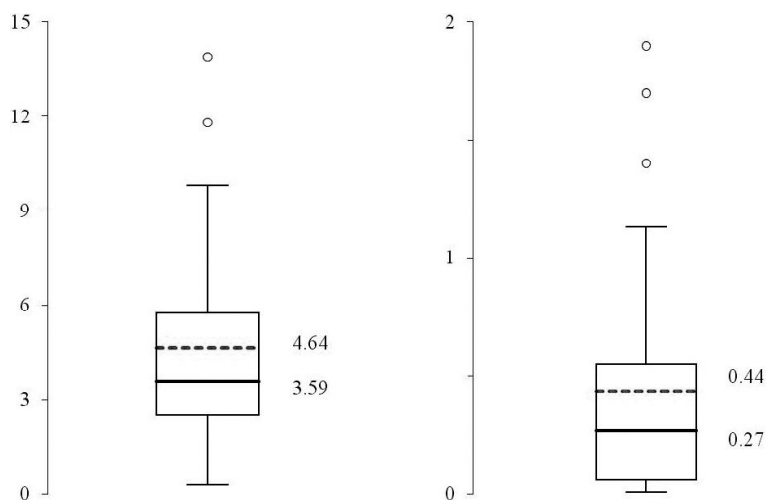
На модельных объектах показано влияние световых условий произрастания на накопление анто-

циановых пигментов. У затененных растений *Hylotelephium triphyllum* содержание антоцианов было вдвое меньше, чем у световых (2.1 мг/г сухой массы). Основная часть антоцианов локализовалась в клетках верхней эпидермы листьев и придавала им красноватый оттенок. Накопление антоцианов происходило на фоне значительного уменьшения количества хлорофиллов. К фазе плодоношения относительное содержание антоцианов у теневых растений было в пять раз меньше, чем у световых. Отмечено, что листья с высоким содержанием антоцианов быстрее старели и отмирали. Не исключено, что предшественниками антоцианов в данном случае могли служить продукты катаболизма белка [2].

Сезонная динамика содержания антоциановых пигментов была сильнее выражена в листьях *Ajuga reptans* под пологом леса по сравнению с растениями, пересаженными из леса на открытый участок. Максимум накопления антоцианов в сформировавшихся к концу июня летне-зеленых листьях отмечали у световых растений в июле, теневых – в августе. Мы полагаем, что повышенное содержание антоциановых пигментов в листьях лесных растений живучки связано с их защитной функцией от солнечных бликов. Это согласуется с гипотезой [6] о том, что антоцианы обеспечивают защиту теневых хлоропластов от ярких бликов света, проникающих под полог. Весной (май) у перезимовавших листьев различия были не столь существенны.

На протяжении периода вегетации в листьях *Rubus chamaemorus* антоцианы составляли небольшую долю (менее 1 %) суммы фенольных соединений. Их максимальное содержание отмечали в стареющих листьях (0.72 мг/г сухой массы). Увеличение накопления антоцианов в стареющих листьях связано, по всей видимости, с катаболизмом белков и утилизацией выделяющихся при этом ароматических аминокислот. У молодых функционально активных листьев (начало цветения) концентрация антоцианов была вдвое меньше, чем у стареющих.

Выявлено влияние условий произрастания на накопление антоциановых пигментов в листьях *Gymnadenia conopsea*, обитающего на известняковых обнажениях Южного Тимана (см. таблицу). На юго-западном склоне (ценопопуляция 2) растения содержали больше антоцианов как в абсолютном, так и в относительном выражении. На северо-западном склоне (ценопопуляция 3) концентрация антоцианов в листьях растений была в среднем вдвое меньше. Растения луговой ценопопуляции (ценопопуляция 1) занимали промежуточную позицию. Эти данные показывают, что в лучше освещенных и прогреваемых местообитаниях листья растений накапливали больше антоцианов. По степени благоприятности (свет и теплообеспеченность, стабильность условий увлажнения, низкая подвижность грунта) среди всех местообитаний кокушника комарникового выделяется луг. В благоприятных условиях произрастания межгодовые различия в накоплении антоцианов проявлялись в меньшей степени.



Результаты описательной статистики содержания (мг/г сухой массы; по вертикали) хлорофиллов (А) и антоцианов (Б) в листьях растений (n = 38). Условные обозначения: выбросы показаны кружками, концы «усов» – края статистически значимой выборки (без выбросов); пунктирная линия обозначает среднее арифметическое значение и толстая линия – медиана (подписаны цифрами); границы прямоугольника показывают верхний и нижний квартиль и включают в себя 50 % выборки.

В экспериментах с *Plantago media* нами показано, что фотосинтетический аппарат листьев световых растений был более устойчив к воздействию УФ радиации. Подавление нетто-фотосинтеза и ингибирование ФС II теневых листьев наблюдали при более коротких экспозициях, что коррелировало с меньшим содержанием веществ фенольной природы, в том числе и антоцианов.

Таким образом, количественный анализ выявил высокую видовую вариабельность содержания антоцианов в листьях растений разных эколого-ценологических групп и жизненных форм. По сравнению с сосудистыми цветковыми видами концентрация антоцианов у листостебельных бриофитов и голосеменных была в 10-100 раз меньше. На модельных видах показано, что листья световых растений характеризовались повышенным относительным содержанием антоцианов. У теневых растений величина данного показателя была существенно больше. Это согласуется с представлениями о том, что антоцианы могут выступать как экранирующие агенты и участвовать в защите фотосинтетического аппарата от избыточной инсоляции, особенно в стрессовых условиях. Низкое содержание антоцианов у мхов, по-видимому, обусловлено их обитанием в затененных местах с повышенным увлажнением и способностью переносить без особого вреда длительное пересыхание.

ЛИТЕРАТУРА

1. Муравьева Д.А., Бубенчикова В.Н., Беликов В.В. Спектрофотометрическое определение суммы антоцианов в цветках василька синего // Фармакология, 1987. Т. 36. С. 28-29.
2. Маргна У.В. Взаимосвязь биосинтеза флавоноидов с первичным метаболизмом растений // Итоги науки и техники. Сер. Биол. химия. М., 1990. Т. 33. 176 с.
3. Шлык А.А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии растений. М.: Наука, 1971. С. 154-170.
4. Andersen O.M., Jordheim M. The Anthocyanins // Flavonoids: chemistry, biochemistry and applications / Eds. O.M. Andersen, K.R. Markham. Boca Raton (USA): CRC Press Inc., 2006. P. 471-552.
5. Gitelson A.A., Merzlyak M.N., Chivkunova O.B. Optical properties and non-destructive estimation of anthocyanin content in plant leaves // Photochem. Photobiol., 2001. Vol. 74. P. 38-45.
6. (Gould K.S.) Functional role of anthocyanins in the leaves of *Quintinia serrata* A. Cunn. / K.S. Gould,

Содержание антоцианов в листьях *Gymnadenia conopsea* из разных ценопопуляций на Южном Тимане, мг/г сухой массы

Место обитания	Год		
	2003	2004	2005
Луг	1.1 ± 0.2 (24.4)	1.3 ± 0.2 (22.1)	1.3 ± 0.1 (21.6)
Склон:			
юго-западный	3.1 ± 0.1 (54.7)	1.5 ± 0.2 (30.3)	1.1 ± 0.1 (22.3)
северо-западный	0.9 ± 0.1 (18.2)	1.2 ± 0.2 (17.4)	0.6 ± 0.1 (9.9)

Примечание: в скобках указано соотношение антоцианов и хлорофиллов, %.

K.R. Markham, R.H. Smith et al. // J. Exp. Bot., 2000. Vol. 51. P. 1107-1115.

7. *Harvaux, M., Klopstech K.* The protective functions of carotenoid and flavonoid pigments against excess visible radiation at chilling temperature investigated in *Arabidopsis npq* and *tt* mutants // *Planta*, 2001. Vol. 213. P. 953-966

8. *Hoch W., Singaas E., McCown B.* Resorption protection. Anthocyanins facilitate nutrient recovery in autumn by shielding leaves from potentially damaging light leaves // *Plant. Physiol.*, 2003. Vol. 133. P. 1296-1305.

9. *Hughes N.M., Neufeld H.S., Burkey K.O.* Functional role of anthocyanins in high-light winter leaves of the evergreen herb *Calax urceolata* // *New Phytologist*, 2005. Vol. 168. P. 575-587.

10. *Jordan B.R.* Plant pigments and protection against UV-B radiation // *Plant pigments and their manipulation* / Ed. K. Davies. Oxford (UK): Blackwell Publ. Ltd., 2004. P. 275-292.

11. (*Kong J.M.*) Analysis and biological activities of anthocyanins / *J.M. Kong, L.S. Chia, N.K. Goh et al. // Phytochem.*, 2003. Vol. 64. P. 923-933.

12. *Mazza G., Miniati E.* Anthocyanins in fruits, vegetables and grains. Boca Raton (USA): CRC Press Inc., 1993. 362 p.

13. *Misyura M., Colasanti J., Rothstein S.J.* Physiological and genetic analysis of *Arabidopsis thaliana* anthocyanin biosynthesis mutants under chronic adverse environmental conditions // *J. Exp. Bot.*, 2013. Vol. 64. P.229-240.

14. *Schwinn K.E., Davies K.M.* Flavonoids // *Plant pigments and their manipulation* / Ed. K. Davies. Oxford (UK): Blackwell Publ. Ltd., 2004. P. 92-149.

15. *Stapleton A.E., Walbot V.* Flavonoids can protect maize DNA from the induction of ultraviolet radiation damage // *Plant Physiol.*, 1994. Vol. 105. P. 881-889.

16. *Bate-Smith E.C., Swain T.* Flavonoid compounds // *Comparative biochemistry. Vol. III.: Constituents of life* / Eds. M. Florin, H.S. Mason. N.-Y. (USA): Acad. Press, 1962. Pt A. 764 p.

17. *Wrolstad R.E.* Anthocyanins // *Natural food colorants* / Eds. G.J. Lauro, F.J. Francis. N.-Y. (USA), 2000. P. 237-252. ❖

НАШИ ПОЗДРАВЛЕНИЯ

Михаилу Николаевичу Мигловцу с успешной защитой диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук (специальность 03.02.08 — «экология» (в биологии) «Эмиссия метана в растительных сообществах мезоолиготрофного болота средней тайги» (диссертационный совет Д 004.007.01 при Институте биологии Коми НЦ УрО РАН)!

Желаем дальнейших творческих успехов!



**ДЫХАНИЕ И СООТНОШЕНИЕ ДЫХАТЕЛЬНЫХ ПУТЕЙ
В ЛИСТЬЯХ *RUBUS CHAMAEMORUS* L.
ПРИ АДАПТАЦИИ РАСТЕНИЙ К СВЕТОВЫМ УСЛОВИЯМ МЕСТООБИТАНИЯ**

Свет – ведущий фактор внешней среды, к которому адаптируются все растительные организмы. Довольно долго проблема влияния света на дыхание рассматривалась через «призму» процесса фотосинтеза. Дыхание снабжает клетки теми же продуктами, что и фотосинтез (АТФ, восстановительные эквиваленты, углеродные скелеты), но по интенсивности оно намного уступает фотосинтезу. Представление о дыхании в фотосинтезирующей клетке менялись от отрицания возможности темнового дыхания на свету [7] или его частичном ингибировании [10] до активации дыхания светом [14]. Позже преобладающим стало мнение, что процессы фотосинтеза и дыхания у фототрофных тканей на свету тесно скоординированы [12]. Поддержание баланса между процессами фотосинтеза и дыхания служит основой адаптации растений [11]. Изменения углеводного статуса и редокс-состояния фотосинтезирующей клетки влияют на экспрессию генов и активность дыхательных ферментов [22]. В экспериментах на мутантных растениях и зеленеющих проростках показано вовлечение энергетически малоэффективного альтернативного пути дыхания (АП) на свету. Полагают, что АП участвует в окислении избытка восстановителей, поступающих из хлоропластов, и защите фотосинтетического аппарата от фотодеструкции [21, 25]. Ведутся исследования по установлению механизмов активации альтернативной оксидазы (АОХ) светом [23].

Однако остается неясным, в какой мере эффекты света на дыхание проявляются у растений в природе при длительной адаптации к световым условиям обитания. Данная работа выполнена для уточнения и расширения существующих представлений о механизмах адаптации растений к условиям разной освещенности, выявления возможной физиологической роли дыхания и его компонентов на основе экспериментов, проведенных на листьях растений, произраставших в естественных условиях в разные периоды их роста и развития.

Целью исследования было выявить возрастные изменения дыхания и дыхательных путей в листьях *Rubus chamaemorus* в условиях естественного освещения и при длительном затенении растений.

Объекты

и методы исследования

В качестве объектов исследования использовали листья растений морозки приземистой (*Rubus chamaemorus* L.) – многолетнего летнезеленого травянистого тонко-длиннокорневищного моноподиально нарастающего монокарпического растения из сем. Розовые (*Rosaceae*) [1]. Обитает главным образом на торфяных болотах. Гипоарктический циркумполярный вид, широко распространен на болотах таежной и тундровой зон. Центр ареала находится на территории Республики Коми. Типичными местобитаниями морозки в средней подзоне тайги являются участки по окраинам болот – сосновые пушицево-кустарничково-сфагновые редколесья [2]. Растения *Rubus chamaemorus* произрастали на хорошо освещенном участке мезоолиготрофного кустарничково-сфагнового болота Мэдла-Пэв-Нюр в 120 км от г. Сыктывкар (61°57' с.ш., 50°11' в.д.).

Для выявления динамики дыхания и соотношения дыхательных путей в листьях растений морозки приземистой перед началом опытов отбирали раметы (до 30 шт.) и доставляли в лабораторию, где с пяти-восьми рамет отбирали по одному листу. Во время транспортировки, чтобы растения не испытывали стресс, образцы находились во влажном сфагнуме. С момента сбора образцов до начала эксперимента проходило 1.5-2.0 ч. Опыты начинали со второй половины мая, когда площадь листьев еще не достигла окончательных размеров, и продолжали до конца вегетации. Сбор образцов листьев осуществляли в вегетационные периоды 2013 и 2014 гг. Для изучения влияния длительного затенения на физиолого-биохимические характеристики листьев часть растений заключали под полог из спанбонда, пропускающий 50 % солнечной радиации (опытные растения). Затеняли три участка площадью около 2 м² (рис. 1). Контрольные растения оставались расти на естественном свету.

Интенсивность дыхания листьев определяли по поглощению O₂ при 20 °С полярнографически с использованием электрода Кларка (*Oxytherm system*, *Hansatech Inst.*, Англия). Скорость дыхания выражали в нмоль O₂/г сухой массы мин.



М. Шеякин

Соотношение дыхательных путей изучали с помощью метода специфических ингибиторов [15]. В качестве ингибитора альтернативной оксидазы использовали раствор бензгидроксамовой кислоты (БГК) (*Lancaster*, Англия) в концентрации 10 мМ. Активность цитохромоксидазы подавляли 2 мМ раствора KCN (*Sigma*,

США). Оптимальные концентрации ингибиторов были подобраны нами в предварительных экспериментах. Расчет способности дыхательных путей проводили в абсолютных (нмоль O₂) и относительных (доля дыхания в контроле, %) величинах. Для выявления неспецифического действия БГК на дыхание и оптимальных концентраций ингибиторов применяли метод «прямого титрования», адаптированный для растительных тканей [18].

Распределение видимого фотосинтеза листьев проводили по поглощению CO₂ с помощью газометрической системы ADC LCPPro+ (*ADC*, Англия). Световую зависимость нетто-фотосинтеза изучали у листьев растений морозки приземистой, произрастающей при полном освещении. Полученные данные обрабатывали с использованием модели, описанной в работе [9]. Кривая имела вид нелинейной функции и описывалась уравнением:

$$P_n = -1.66 + 5.13I / (I + 48.53),$$

где 1.66 – значение темнового дыхания (R_d), 5.13 и 48.53 – значения коэффициентов *a* (максимальная скорость фотосинтеза) и *b* (интенсивность света, при которой скорость фотосинтеза равна половине максимальной), *I* – интенсивность ФАР. Значения коэффициентов *a* (*P* = 0.00001) и *b* (*P* = 0.003) были статистически значимы для выбранной модели при заданном уровне значимости *P* ≤ 0.05.

Содержание растворимых углеводов и их состав определяли методом нормально-фазовой ВЭЖХ после экстракции этиловым спиртом.

Микроклиматические условия в месте произрастания растений определяли с помощью *Data Logger Li-1400* (*Li-COR. Inc.*, США).

Анализ результатов проводили с использованием однофакторного дисперсионного и корреляционного анализа, статистических пара- и непараметрических критериев. Статистическую обработку данных выполняли с помо-

щью программы Statistica 6.1 (Statsoft Inc., США). Значимость влияния фактора на дыхание листьев растений оценивали с помощью MANOVA (Main effects of ANOVA) с использованием критерия Уиллкса. Все статистические расчеты осуществляли при заданном уровне значимости $P \leq 0.05$. Представлены средние арифметические значения и их стандартные ошибки.

Результаты и их обсуждение

За периоды измерений удалось выявить возрастные закономерности и реакцию дыхания листьев на затенение растений морошки. Динамика дыхания листьев имела сложный характер: максимумы дыхательной активности были отмечены в фазу вегетативного роста и в период плодоношения растений (рис. 2). Затенение не оказало существенного влияния на динамику дыхательной активности листьев. Однако скорость поглощения O_2 у листьев затененных растений была достоверно ниже, чем у контрольных, с периода вегетативного роста до конца плодоношения. Способность цитохромного дыхания (ЦП) изменялась синхронно динамике общего дыхания листьев. Интенсивность АП изменялась в меньшей степени (рис. 3). К концу вегетации цитохромное дыхание отмирающих листьев падало более значительно, чем АП. Относительная доля ЦП в дыхании листьев по мере роста и развития растений снижалась от 50 % в периоды вегетативного роста и цветения растений до 20 % в период старения (рис. 4). Вклад АП варьировал в пределах 30-45 % в зависимости от фазы роста и развития растений. В стареющих листьях резко возрастала доля остаточного (немитохондриального) дыхания – до 50-60 %. Уровень освещенности не повлиял на соотношение дыхательных путей. Вклад компонентов дыхания у затененных и контрольных растений был примерно одинаковым. Обращает на себя внимание тот факт, что в конце вегетации в листьях опытных растений доля остаточного дыхания была столь же высокой, как и контрольных.

Насыщение фотосинтетического аппарата листьев светом происходило в области 400-600 мкмоль/м²с ФАР. При освещенности, превышающей 1000 мкмоль/м²с, могло происходить подавление интенсивности видимого фотосинтеза. Таким образом,



Рис. 1. Участок болота с искусственно затененными растениями *Rubus chamaemorus*.

перемена световых условий произрастания могла вызвать изменения в листьях растений на разных уровнях организации (в том числе и физиолого-биохимическом), связанные с адаптацией растений к новым условиям.

Установлено, что возрастной ход дыхания листьев морошки имел сложный характер (рис. 2). Наблюдали два пика дыхания – в фазе вегетативного роста и в период плодоношения (вторая половина июля). Снижение интенсивности поглощения O_2 в листьях было отмечено на завершающих этапах цветения (конец июня) и в старых листьях в конце вегетации (конец августа). Мы предположили, что на ход дыхания листьев морошки могли оказать влияние как внутренние, так и внешние факторы. Сначала мы проанализировали возможный эффект последствия температуры, при которой произрастали растения в естественных условиях. В конце цветения растений температура воздуха во время отбора образцов составляла около 13 °С. Когда растения цвели и пло-

доносили, температура воздуха была в среднем на 10 °С выше. Статистический анализ данных показал, что температура воздуха не оказала значимого влияния на дыхательную активность листьев морошки приземистой. Мы полагаем, что сложный характер динамики поглощения O_2 листьями по мере развития растений морошки мог быть обусловлен внутренними причинами, связанными с развитием рамет. Снижение дыхания листьев в конце фазы цветения растений могло быть обусловлено необходимостью увеличения фонда сахаров для обеспечения энергии и субстратом процесса репродукции растений. Данное предположение подтверждают полученные нами результаты в 2013 г. В конце фазы цветения растений на фоне низкой интенсивности дыхания листьев в них накапливалось максимальное количество неструктурных углеводов. Последующее увеличение интенсивности поглощения O_2 листьями в период плодоношения растений, скорее всего, было связано с повышением запроса на реутилизацию сахаров из листьев либо в плоды (у плодоносящих растений), либо в корневища (у неплодоносящих растений).

Анализ соотношения дыхательных путей показал, что старение листьев морошки начиная с фазы плодоношения (середина июля) сопровождалось падением активности ЦП, доля АП изменялась в меньшей степени (как в абсолютных, так и в относительных значениях). Полученные результаты согласуются с представлениями о том, что митохондриальное дыхание в молодых тканях и органах растений является функцией

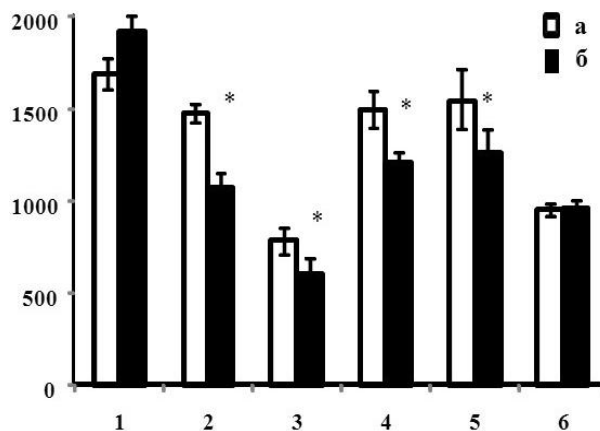


Рис. 2. Скорость поглощения O_2 листьями растений морошки приземистой (нмоль O_2 / г сухой массы мин.), произраставших в условиях естественной освещенности (а) и при затенении (б) в фазах вегетативного роста (1), цветения (2), конца цветения (3), плодоношения (4), конца плодоношения (5), старения (6). Различия (*) между световым и теневым вариантом статистически значимы при $p \leq 0.05$.

роста [4]. Цитохромное дыхание доминирует в молодых быстрорастущих тканях растения и обеспечивает ростовые процессы, тогда как АП относят в основном к функциональной компоненте дыхания поддержания [3, 17]. Следует отметить, что в конце вегетации у стареющих листьев морозки с признаками апоптоза клеток (темные некротические пятна) сильно изменялось соотношение путей дыхания (рис. 4). Способность ЦП и АП снижалась, а доля остаточного дыхания увеличивалась до 50-60%. Природа остаточной компоненты дыхания не вполне ясна. Установлено, что процессы остаточного дыхания осуществляются вне митохондрий [19]. Вклад остаточного дыхания может повышаться в стареющих растениях и/или их органах при усилении окислительных процессов, но феномен повышения остаточного дыхания наблюдают не у всех видов растений [16]. Остаточное дыхание стареющих клеток и тканей может быть связано с деятельностью оксидаз, способных взаимодействовать с O_2 . Это могут быть системы, окисляющие восстановленные пиридиннуклеотиды, такие как полифенолоксидазы и аскорбатоксидазы и флавопротеиновые оксидазы [6].

Повышение вклада остаточного дыхания (V_{res}) в листьях морозки в конце вегетации, скорее всего, связано с процессами окисления, которые происходят в цитозоле при деструкции компонентов клетки. Усиление окислительных превращений белков может приводить к повышению содержания соединений фенольной природы. Полученные в нашей лаборатории данные указывают на увеличение концентрации антоцианов – нефотосинтетических пигментов фенольной природы. В стареющих листьях морозки их содержание втрое выше, чем в молодых [8]. В нашем эксперименте длительное затенение листьев морозки приземистой не оказало влияния на динамику темного дыхания и соотношение дыхательных путей. Длительное 50%-ное затенение растений морозки (более чем на 2 мес.) приводило к снижению общего дыхания в среднем на 25-30% по сравнению с контрольными растениями. По-

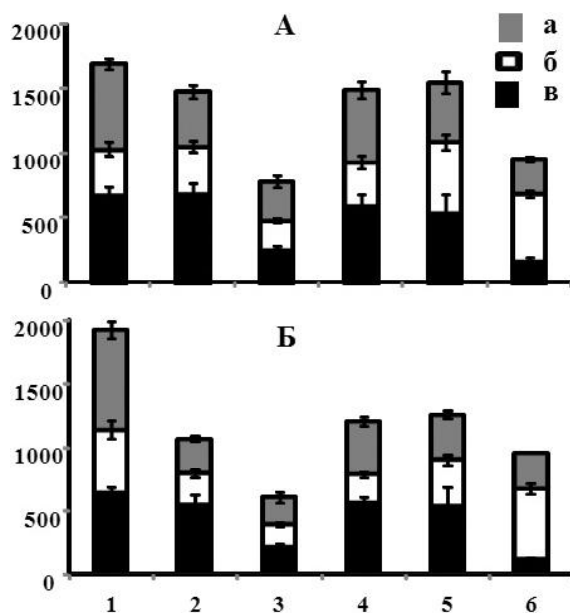


Рис. 3. Способность дыхательных путей в листьях растений морозки приземистой (нмоль O_2 /г сухой массы мин.), произраставших в условиях естественной освещенности (А) и при затенении (Б) в разные фазы развития.

Условные обозначения. Здесь и далее: а и в – альтернативный и цитохромный путь, б – остаточное дыхание. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

видимо, это связано с тем, что в условиях затенения происходило снижение продуктивности фотосинтеза, а следовательно, падала потребность в энергии дыхания для обеспечения поддержания оптимальной работы фотосинтетического аппарата растений [13]. Кроме того, в листьях зате-

ненных растений снижалась потенциальная опасность фотингибирования и фотодинамического повреждения ФСА [5]. В экспериментах с этиолированными семядолями сои [24] было показано, что под действием света в них происходило увеличение интенсивности дыхания за счет увеличения способности АП. Тот же эффект наблюдали в листьях и выделенных из них митохондриях теневыносливого вида растений *Alocasia odora* [20] при сильном повышении уровня освещенности. В наших экспериментах с длительным затенением растений морозки этого не происходило.

Таким образом, нами установлено, что изменения в активности общего дыхания и соотношения дыхательных путей в листьях растений *Rubus chamaemorus*, длительно экспонируемых при разной освещенности, обусловлены внутренними факторами. Основной вклад в

поглощение O_2 стареющих листьев морозки вносило остаточное дыхание, обусловленное работой немитохондриальных оксидаз. Световые условия произрастания существенно не повлияли на динамику способности и соотношение дыхательных путей, происходящих в зрелых и стареющих листьях растений морозки приземистой. Это свидетельствует о широкой экологической норме реакции физиолого-биохимических показателей листьев данного вида растений по отношению к световому режиму.

ЛИТЕРАТУРА

1. Безделев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. Владивосток, 2006. 296 с.
2. Валуйских О.Е., Тетерюк Л.В. Особенности структуры ценопопуляций *Rubus chamaemorus* L. в зонах тайги и тундры европейского северо-востока России // Изв. Самарского НЦ РАН, 2010. Т. 12(33), № 1(3). С. 652-656.
3. Гармаш Е.В., Малышев Р.В., Головки Т.К. Соотношение дыхательных путей в молодом и зрелом листе яровой пшеницы // Вестн. Нижегородского ун-та, 2011. Т. 2. С. 52-58.
4. Головки Т.К. Дыхание растений (физиологические аспекты). СПб.: Наука, 1999. 204 с.
5. (Головки Т.К.) Функциональная пластичность и устойчивость фотосинтетического аппарата *Plan-*

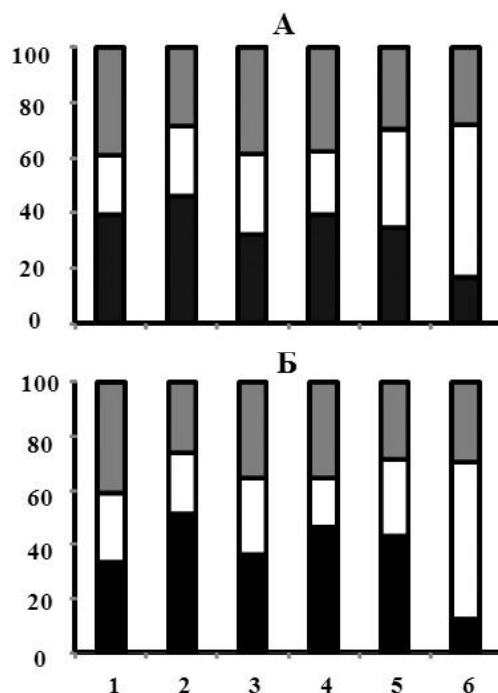


Рис. 4. Степень вовлечения дыхательных путей в общее дыхание листьев растений морозки приземистой (%), произраставших в условиях естественной освещенности (А) и при затенении (Б) в разные фазы роста и развития растений.

tago media к фотоингибированию / Т.К. Головки, И.В. Далькэ, И.Г. Захой, О.В. Дымова и др. // Физиология растений, 2011. Т. 58, № 4. С. 490-501.

6. Джеймс В. Дыхание растений. М.: ИЛ, 1956. 439 с.

7. Заленский О.В. О взаимоотношениях между фотосинтезом и дыханием // Бот. журн., 1957. Т. 42, № 11. С. 1674-1690.

8. Захой И.Г., Табаленкова Г.Н., Дымова О.В. Сезонная динамика накопления веществ фенольной природы в листьях *Rubus chamaemorus* L. // Фенольные соединения: фундаментальные и прикладные аспекты: Матер. докл. VIII междунар. симпоз. М., 2012. С. 278-281.

9. Кайбейнен Э.Л. Параметры световой кривой фотосинтеза у *Salix dasyclados* и их изменение в ходе вегетации // Физиология растений, 2009. Т. 56, № 4. С. 490-499.

10. Мамушина Н.С., Зубкова Е.К., Войцеховская О.В. Взаимодействие фотосинтеза и дыхания у одноклеточных водорослей и С₃-растений // Физиология растений, 1997. Т. 44, № 3. С. 449-461.

11. Рахманкулова З.Ф., Шуйская Е.В., Рогожникова Е.С. Влияние дефицита воды на функции митохондрий и полиморфизм ферментов дыхания у растений // Журн. общей биологии, 2013. Т. 74, № 3. С. 167-179.

12. Семихатова О.А. Эколого-физиологические исследования темнового дыхания растений: прошлое, насто-

ящее, будущее // Бот. журн., 2000. № 4. С. 15-32.

13. Тооминг Х.Г. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. Л.: Гидрометеиздат, 1984. 246 с.

14. (Atkin O.K.) Photosynthesis, carbohydrate metabolism and respiration in leaves of higher plants / O.K. Atkin, A.H. Millar, P. Gardstrom et al. // Photosynthesis: physiology and metabolism / Eds. R.C. Leegood, T.D. Sharkey, S. von Caemmerer. Dordrecht (Germany): Kluwer Acad. Publ., 2000. P. 153-175.

15. Bahr J.T., Bonner W.D. Cyanide-insensitive respiration // J. Biol. Chem., 1973. Vol. 248. P. 3441-3450.

16. Collier D.E., Thibodeau B.A. Changes in respiration and chemical content during autumnal senescence of *Populus tremuloides* and *Quercus rubra* leaves // Tree Physiol., 1995. Vol. 15. P. 759-764.

17. (Flores-Sarasa I.) Contribution of cytochrome and alternative pathways to growth respiration and maintenance respiration in *Arabidopsis thaliana* / I. Flores-Sarasa, T. Bouma, H. Medrano et al. // Physiol. Plantarum., 2007. Vol. 129. P. 143-151.

18. Lambers H. Respiration in intact plants and tissues: its regulation and dependence on environmental factors, metabolism and invaded organisms // Higher plant cell respiration / Eds. R. Douse, D.A. Day Berlin: Springer. 1985. P. 418-473.

19. (Muller I.M.) Measurement of the activity and capacity of the alternative pathway in intact plant tissues: Identification of problems and possible solutions / I.M. Muller, A. Berczi, L.H.W. Plasvander et al. // Physiol. plant., 1988. Vol. 72. P.642-649.

20. (Noguchi K.) Activities of the cyanide-resistant respiratory pathway in leaves of sun and shade species / K. Noguchi, C.-S. Go, I. Terashima et al. // Functional Plant Biol., 2001. Vol. 28. P. 27-35.

21. Noguchi K., Yoshida K. Interaction between photosynthesis and respiration in illuminated leaves // Mitochondrion, 2008. Vol. 8. P. 87-99.

22. Rasmusson A.G., Escobar M.A. Light and diurnal regulation of plant respiratory gene expression // Physiol. Plant., 2007. Vol. 129. P. 57-67.

23. (Ribas-Carbo M.) Phytochrome-driven changes in respiratory electron transport partitioning in soybean (*Glycine max* L.) cotyledons / M. Ribas-Carbo, L. Giles, J. Flexas et al. // Plant Biol., 2008. Vol. 10. P. 281-287.

24. (Ribas-Carbo M.) Effects of light on respiration and oxygen isotope fractionation in soybean cotyledons / M. Ribas-Carbo, S.A. Robinson, M.A. Gonzalez-Meler et al. // Plant Cell Environm., 2000. Vol. 23. P. 983-989.

25. (Zhang L.-T.) The mitochondrial alternative oxidase pathway protects the photosynthetic apparatus against photodamage in *Rumex K-1* leaves / L.-T. Zhang, Z.-S. Zhang, H.-Y. Gao et al. // BMC Plant Biol., 2012. Vol. 12. P. 1-18.



ЮБИЛЕЙ

В январе отметил свой юбилей **Леонид Николаевич Рыбин** — ведущий инженер лаборатории компьютерных систем, технологий и моделирования отдела флоры и растительности Севера.

После окончания математико-механического факультета Ленинградского государственного университета он начал свою профессиональную деятельность в Институте биологии сначала в должности инженера-программиста в отделе информатизации и автоматизации научных исследований, а с 2000 г. — ведущего инженера-программиста отдела геоинформационных систем и технологий. Становление, развитие и расширение сферы использования картографических методов исследований в Институте биологии проходило с его непосредственным участием. Леонидом Николаевичем был разработан и читался студентам Сыктывкарского государственного университета учебный курс по использованию ГИС-технологий, опубликовано учебно-методическое пособие по работе с программным пакетом ArcView (2006). Он активно участвовал в подготовке картографических материалов для различных статей и изданий, обобщающих многолетние труды сотрудников Института: Атласа Республики Коми (2011), Атласа почв РК (2010), Кадастра ООПТ РК (2014) и др. Знают и ценят картографические материалы Леонида Николаевича и заказчики хозяйственных договорных работ: землеустроители, инженеры-экологи предприятий нефтегазового комплекса. Его опыт, хозяйственность и основательность оберегали участников экспедиций на многих маршрутах. Леонид Николаевич — ответственный, надежный, обязательный и отзывчивый человек, который никогда не откажет в просьбе и всегда придет на помощь.

*Дорогой Леонид Николаевич! От всей души поздравляем Вас с юбилеем!
Здоровья, оптимизма, удачи и успехов во всех направлениях деятельности.*

Сотрудники лаборатории компьютерных систем, технологий и моделирования



СВЯЗЬ МЕЖДУ АЛЬТЕРНАТИВНЫМ ДЫХАНИЕМ ЛИСТА И ЕГО УГЛЕВОДНЫМ СТАТУСОМ В ПРОЦЕССЕ ДЕЭТИОЛЯЦИИ ПРОРОСТКОВ ПШЕНИЦЫ

Углеводы являются конечным продуктом фотосинтеза и субстратом для дыхания. Ежедневно растения окисляют в дыхании от 30 до 70 % ассимилированного при фотосинтезе углерода. Известно, что связь между дыханием растений и содержанием в них углеводов существует, но имеет сложный характер [2, 5, 16]. Это связано с тем, что дыхание одновременно лимитируется наличием субстрата и скоростью процессов (рост, транспорт, ассимиляция азота и др.), использующих дыхательные продукты.

В электронтранспортной цепи митохондрий (ЭТЦ) перенос электронов с пула убихинона осуществляется по двум путям: цитохромному и альтернативному (цианидрезистентному). Цитохромный путь (ЦП) является основным источником АТФ. Транспорт электронов по альтернативному пути (АП) через терминальную альтернативную оксидазу (АОХ) минует два участка окислительного фосфорилирования, поэтому снижает энергетическую эффективность дыхания как минимум на 60 %. Считают, что вовлечение АП обеспечивает поддержание окислительно-восстановительного баланса в ЭТЦ за счет более быстрого окисления НАДН, препятствуя генерации избыточного количества активных форм кислорода [4, 13, 14, 18]. Однако некоторые вопросы физиологической роли АП до сих пор являются предметом обсуждений. В соответствии с концепцией «energy overflow» («сверхпотока»), АП может участвовать в окислении избытка углеводов в тканях, а согласно современному изложению гипотезы, – в регуляции баланса между углеводным метаболизмом и скоростью электронного транспорта, так как АП в отличие от ЦП не ограничен фосфат-акцепторным контролем (соотношение АТФ/АДФ) [12, 14]. В литературе имеются сведения как об активации АП при повышении уровня углеводов в тканях [6, 10, 17], так и отсутствии такого эффекта [7, 11, 19]. Противоречивость результатов, скорее всего, связана с отсутствием данных о том, какую концентрацию углеводов можно считать избыточной для конкретного вида растения в определенных условиях роста. Мы полагаем, что активность АП зависит от уровня углеводов в тканях и определяется стратегией растения использовать углеводы в зависимости от потребностей организма. Поэтому она и не может быть описана какой-либо одной функцией.

Целью данной работы было изучить зависимость активности АП от уровня растворимых углеводов в процессе деэтиоляции проростков пшеницы. Ранее было показано, что повышение активности АП в процессе зеленения семядолей сои при соблюдении фотопериода не было связано с изменениями в их углеводном статусе [19]. В нашем эксперименте проростки зеленели в условиях непрерывного освещения, чтобы избежать флуктуаций в концентрации сахаров, связанных с их окислением при дыхании в ночной период суток.



Е. Гармаш



М. Шелякин



Т. Головки

Материалы и методы

Проклюнувшиеся семена пшеницы (*Triticum aestivum* L., var. Irgina) проращивали в климатической камере (температура – 21 °С, влажность – 60 %) в полной темноте на разбавленном вдвое растворе Кюппа в течение четырех суток. На пятый день этиолированные проростки переносили на непрерывный свет (ФАР 190 мкмоль/м² с) и следили за ходом деэтиоляции в течение 48 ч. Деэтиоляция – процесс перехода растения с роста в темноте к росту на свету, характеризующийся рядом физиолого-биохимических и морфологических изменений, в первую очередь зеленением фототрофных тканей вследствие накопления хлорофилла. Для анализа дыхательной активности, содержания углеводов, мезо- и ультраструктуры отбирали среднюю часть листа. Определение проводили на четвертые и пятые сутки этиоляции и после 1, 2, 4, 6, 12, 24 и 48 ч зеленения. Рост оценивали по накоплению биомассы растений. Относительную скорость роста растений (ОСР, г/г ч) определяли как разность натуральных логарифмов сухой массы растения в разные периоды времени.

Интенсивность дыхания измеряли по скорости поглощения O₂ при 21 °С полярографически с использованием электрода Кларка (Oxytherm system, Hansatech Inst., Англия). Для ингибирования цитохромного дыхания использовали 2 мМ KCN, альтернативного – 3 мМ салицилгидроксамовую кислоту (СГК). Активность общего дыхания определяли в отсутствии ингибиторов (V_t). Активность остаточного дыхания (V_{res}), измеренная при совместном действии ингибиторов (СГК и KCN), не превышала 10 % V_t. Активность цитохромного пути дыхания (V_{cyt}) определяли по степени чувствительности дыхания к KCN за вычетом V_{res}. Активность альтернативного пути дыхания (V_{alt}) определяли по степени чувствительности дыхания к СГК в присутствии KCN за вычетом V_{res}.

Содержание (растворимых углеводов) и качественный состав растворимой фракции низкомолекулярных сахаров, включающей моно-, ди- и олигосахариды, в органах растений определяли методом нормальнофазовой ВЭЖХ. В качестве стандартных растворов использовали D-ксилозу, D-фруктозу, D-мальтозу, D-галактозу, D-глюкозу, сахарозу, D-раффинозу. Количество растворимых углеводов рассчитывали методом абсолютной градуировки. Наличие крахмала идентифицировали при элект-

ронно-микроскопических исследованиях клеток хлоренхимы на электронном микроскопе Tesla BS 500 (Чехия) после последовательной фиксации материала в 2.5%-ном глутаральдегиде, 1%-ном водном растворе осмиевой кислоты и смоле Эпон-812. Для анализа использовали не менее 30 ультратонких срезов (микротом Tesla BS 490A, Чехословакия).

Результаты и их обсуждение

Рост. Четырехсуточные этиолированные проростки характеризовались высокой относительной скоростью роста. К началу экспозиции растений на свету ОСР несколько снизилась и составляла 0.013 г/г ч, или 0.3 г/г сут. В период зеленения ОСР продолжала снижаться, но в первые 6 ч освещения имела относительно высокие показатели (0.005 г/г ч, или 0.12 г/г сут.). После 24 ч зеленения ОСР снизилась.

Активность дыхания и соотношение дыхательных путей. На четвертые сутки этиоляции скорость темнового поглощения O_2 в листьях достигала 240 нмоль O_2 /г мин., на пятые сутки – несколько снизилась (см рисунок, А). В начале деэтиоляции (1-2 ч) дыхание листьев было менее интенсивным, чем у этиолированных проростков. В течение следующих четырех часов величина V_t увеличилась и достигла максимального за экспериментальный период значения (330 нмоль O_2 /г мин.). Затем дыхание снизилось до 250 нмоль O_2 /г мин. и поддерживалось на таком уровне до конца эксперимента. Изменения активности дыхания были главным образом связаны с изменениями в активности АП. В этиолированных листьях величина V_{alt} достигала 65 нмоль O_2 /г мин., после включения света V_{alt} снизилась вдвое. В течение следующих 4-6 ч деэтиоляции активность АП резко возросла и достигла 150 нмоль O_2 /г мин., затем снизилась и стабилизировалась на уровне 70 нмоль O_2 /г мин. Анализ изменения соотношения активности дыхательных путей в процессе деэтиоляции (см. рисунок, Б) показал, что в этиолированных тканях дыхание в основном осуществлялось по ЦП (70 %). С началом деэтиоляции доля ЦП снижалась и после 4-6 ч зеленения стабилизировалась на уровне 50-60 % общего дыхания. Напротив, доля АП в дыхании возрастала от 25 до 50 % в первые 6 ч зеленения, затем снизилась до 30 %.

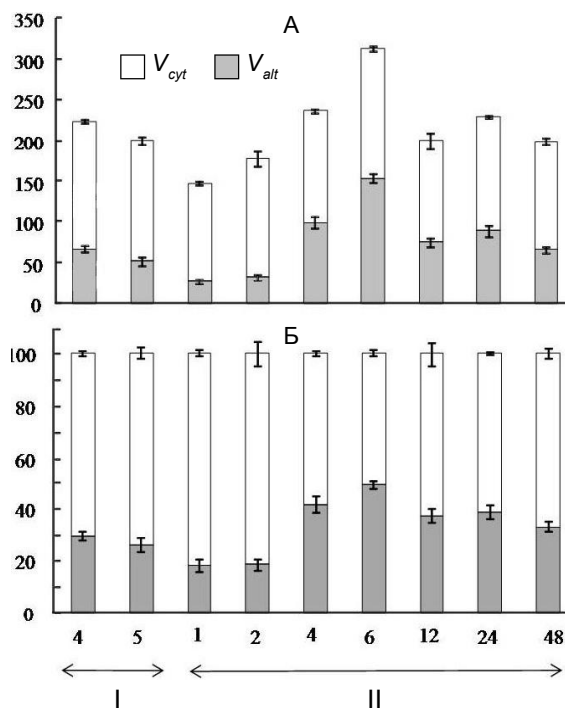
Содержание и состав растворимых углеводов. Содержание растворимых углеводов на четвертые сутки этиоляции составляло 48.0 мг/г сухой массы, на пятые сутки было несколько ниже. На свету концентрация углеводов снижалась и к концу экспериментального периода была вдвое ниже, чем в начале деэтиоляции. В общей сумме углеводов основную долю составляли моносахариды (80 %), на долю олиго- и дисахаридов приходилось до 5 и 10 % суммы сахаров соответственно. К концу двух суток непрерывного освещения олигосахариды отсутствовали.

Наличие крахмала в хлоропластах. У пятидневных этиолированных проростков отмечали наличие этиопластов округлой формы, содержащих крахмальные зерна. С началом деэтиоляции созревающие хлоропласты увеличивались в размерах и приобретали овальную форму. Доля крахмального зер-

на от общего объема хлоропласта снижалась. После 6 ч зеленения фиксировали отсутствие крахмальных зерен.

Анализ связи дыхание–углеводы. Мы исследовали дыхание как функцию концентрации растворимых углеводов в листе и не обнаружили определенной функциональной связи между этими параметрами. Несколько иная картина была получена при разделении дыхания на цитохромное и альтернативное. Связь между активностью ЦП (y) и содержанием неструктурных углеводов (x) хорошо описывалась уравнением линейной регрессии: $y = 2.1x + 646.8$, $r = 0.82$. Такая же тесная корреляция была обнаружена между ЦП и ОСР. Это согласуется с представлениями о том, что в молодых быстро растущих тканях фонд углеводов в большей степени используется на энергоемкие процессы роста и развития [2, 11], а цитохромное дыхание является функцией дыхания роста [10].

Зависимость активности АП от содержания углеводов не могла быть описана какой-либо одной функцией, но определенно свидетельствовала о существовании связи между этими параметрами. В диапазоне концентрации углеводов в сухой массе листьев от 20 до 33 мг/г связь между параметрами носила куполообразный характер с максимальным значением V_{alt} при 26 мг/г. Положительная связь между V_{alt} и концентрацией углеводов соответствовала более позднему этапу деэтиоляции (6-48 ч), когда ростовые процессы замедлялись. Известно, что по мере созревания тканей регуляция дыхания осуществляется, главным образом, посредством фосфат-акцепторного контроля. Это влечет ограничение пропускной способности ЦП и создает предпосылки для стимуляции АП, что проанализировано в обзорах [4, 16]. Можно полагать, что усиление



Активность цитохромного (V_{cyt}) и альтернативного (V_{alt}) пути дыхания в листе проростков пшеницы при зеленении. Стрелками указана продолжительность этиоляции, сут. (I) и деэтиоляции, ч (II). По вертикали – скорость поглощения, нмоль O_2 /г сырой массы ч (А) и соотношение путей дыхания, % (Б).

активности АП в данном диапазоне концентрации углеводов могло быть связано с окислением восстановителей, импортируемых из зрелых хлоропластов в митохондрии [8]. Напротив, обратная связь между V_{alt} и концентрацией углеводов приходилась на более ранний период зеленения. В этот период стратегия растений, находившихся в стадии активного роста, была, по-видимому, направлена на усиление энергетической эффективности дыхания. Наиболее интересным является факт усиления активности АП при содержании углеводов свыше 40 мг/г. Этот период соответствовал темновой фазе развития растений и характеризовался накоплением крахмала в этиопластах в результате его гетеротрофной фиксации [15]. Можно полагать, что данная концентрация углеводов в тканях листа является избыточной, а АП может функционировать в качестве механизма «energy overflow». В этот период проростки также характеризовались высокой скоростью роста, что может свидетельствовать о роли АП в обеспечении функционирования цикла Кребса в целях снабжения метаболитами для синтезов *de novo* и, одновременно, предотвращении образования АФК [12, 18]. В целом, определенной зависимости V_{alt} от ОСР не обнаружено, хотя не исключено, что, как и в случае с углеводами, она носит более сложный характер.

Таким образом, наши результаты показывают, что активность ЦП регулируется количеством углеводов и эта связь, главным образом, опосредована процессами роста растений. Зависимость активности АП от наличия субстрата имеет неоднозначный характер. В диапазоне низкой, лимитирующей рост концентрации углеводов активация АП в зрелом листе, скорее всего, связана с окислением восстановителей, образуемых и импортируемых из хлоропластов. Стратегия растений при их активном росте и доступности субстрата направлена на избежание вовлечения АП до тех пор, пока количество углеводов не становится избыточным и, возможно, «опасным» для жизнедеятельности растений. В целом, результаты согласуются с представлениями о роли АП в оптимизации дыхательного метаболизма и не противоречат, но несколько ограничивают применение гипотезы «energy overflow» для объяснения связи между активностью АП и углеводным статусом растений.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гармаш Е.В., Головки Т.К. CO_2 -газообмен и рост *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin 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.
2. Головки Т.К. Дыхание растений (физиологические аспекты). СПб.: Наука, 1999. 204 с.
3. Тооминг Х.Г. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. Л.: Гидрометеоздат, 1984. 246 с.
4. Шугаев А.Г. Альтернативная CN-резистентная оксидаза митохондрий растений: структурная организация, механизмы регуляции активности, воз-

можная физиологическая роль // Физиология растений, 1999. Т. 46, № 3. С. 307-320.

5. Anthor J.S. Higher plant respiration and its relationships to photosynthesis // Ecophysiology of photosynthesis / Eds. E.D. Schulze, M.M. Caldwell. Berlin (Germany): Springer, 1995. P. 71-101.

6. Azcon-Bieto J., Day D.A., Lambers H. The regulation of respiration in the dark in wheat leaf slices // Plant Sci. Lett. 1983. Vol. 32. P. 313-320.

7. Azcon-Bieto J., Lambers H., Day D.A. Effect of photosynthesis and carbohydrate status on respiratory rates and the involvement of the alternative pathway in leaf respiration // Plant Physiol., 1983. Vol. 72. P. 598-603.

8. Dinakar C., Raghavendra A.S., Padmasree K. Importance of AOX pathway in optimizing photosynthesis under high light stress: Role of pyruvate and malate in activating of AOX // Physiol. Plant., 2010. Vol. 139. P. 13-26,

9. (Flores-Sarasa I.) Changes of alternative oxidase activity, capacity and protein content in leaves of *Cucumis sativus* wild-type and MSC16 mutant grown under different light intensities / I. Flores-Sarasa, M. Ostaszewska, A. Galle et al. // Physiol. Plant., 2009. Vol. 137. P. 419-426.

10. (Flores-Sarasa I.) Contribution of cytochrome and alternative pathways to growth respiration and maintenance respiration in *Arabidopsis thaliana* / I. Flores-Sarasa, T. Bouma, H. Medrano et al. // Physiol. Plant., 2007. Vol. 129. P. 143-151.

11. (Gonzalez-meler M.A., Giles L., Thomas R.B.) Metabolic regulation of leaf respiration and alternative pathway activity in response to phosphate supply // Plant Cell Environm. 2001. Vol. 24. P. 205-215.

12. Lambers H. Cyanide-resistant respiration: a non-phosphorylating electron transport pathway acting as an energy overflow // Physiol. Plant., 1982. Vol. 55. P. 478-485.

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

14. Millenaar F.F., Lambers H. The alternative oxidase: in vivo regulation and function // Plant Biol., 2003. Vol. 5. P. 2-15.

15. Neuhaus H.E., Emes M.J. Nonphotosythetic metabolism in plastids // Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 2000. Vol. 51. P. 111-40.

16. Noguchi K. Effects of Light intensity and carbohydrate status on leaf and root respiration // Plant respiration: from cell to ecosystem / Eds. H. Lambers, M. Ribas-Carbo. Dordrecht (Germany): Springer, 2005. P. 63-83.

17. Noguchi K., Nakajima N., Terashima I. Acclimation of leaf respiratory properties in *alocasia odora* following reciprocal transfers of plants between high- and low-light environments // Plant Cell Environm., 2001. Vol. 24. P. 831-839.

18. Rasmusson A.G., Fernie A.R., van Dongen J.T. Alternative oxidase: a defence against metabolic fluctuations? // Physiol. Plant., 2009. Vol. 137. P. 313-608.

19. (Ribas-Carbo M.) Effects of light on respiration and oxygen isotope fractionation in soybean cotyledons / M. Ribas-Carbo, S.A. Robinson, M.A. Gonzalez-Meler et al. // Plant Cell Environm., 2000. Vol. 23. P. 983-989. ❖

**СИСТЕМЫ ДИССИПАЦИИ ЭНЕРГИИ В ХЛОРОПЛАСТАХ И МИТОХОНДРИЯХ
В ПРОЦЕССЕ ДЕЭТИОЛЯЦИИ ПРОРОСТКОВ ПШЕНИЦЫ**

Свет – это источник энергии и доминирующий сигнал для фотосинтетических организмов. Свет индуцирует образование активных форм кислорода (АФК). Основным источником АФК на свету являются хлоропласты. АФК служат сигнальными молекулами и выполняют другие важные функции в клетке [10]. Они способны свободно диффундировать по клеточным компартментам, включая мембрану хлоропластов [21]. Образование избыточных количеств АФК опасно для клетки, так как они могут повреждать все важные макромолекулы. Растения как прикреплённые организмы развили в процессе эволюции механизмы защиты от избытка световой энергии. Среди них особая роль принадлежит системам диссипации энергии в хлоропластах и митохондриях.

В хлоропластах тепловая диссипация световой энергии направлена на предотвращение образования триплетного хлорофилла, который, реагируя с кислородом, приводит к образованию синглетного кислорода, вызывающего деструкцию фотосинтетического аппарата. Показателем, отражающим процесс диссипации энергии, является нефотохимическое тушение флуоресценции хлорофилла. До 90 % поглощенной энергии может диссипироваться путем нефотохимического тушения (qN) в пределах светособирающего комплекса ФС II [8, 15, 30]. По нашим данным [3], в полуденные часы в хорошо освещённых местообитаниях показатель qN в листьях подорожника среднего был в три раза выше, чем в листьях теневого фенотипа, получающего на порядок меньше света. Несколько процессов могут вносить вклад в qN , но доминирующая фракция qN связана с энергизацией тилакоидной мембраны и закислением тилакоидного люмена, что приводит к конверсии пигментов виолаксантинового цикла (ВКЦ) [5, 15, 18, 23]. Полагают, что зеаксантин, образующийся в результате дезоксидации виолаксантина под действием света, связываясь с субъединицей ФС II (PsbS), принимает энергию возбужденного хлорофилла и диссипирует ее в тепло [32].

К настоящему времени появляются все больше экспериментальных данных о том, что не только фотопротекторные системы хлоропластов, но и электронтранспортная цепь (ЭТЦ)



Е. Гармаш



О. Дымова



Р. Малышев



Т. Головки

митохондрий участвует в создании оптимальных условий для протекания фотосинтеза и защите клетки от фотоповреждений [7, 25, 27, 28]. В растительных митохондриях в отличие от животных перенос электронов в ЭТЦ происходит по двум путям: основному цитохромному (ЦП) и нефосфорилирующему альтернативному (АП) через альтернативную оксидазу (АОХ) [33]. АП может участвовать в окислении восстановительных эквивалентов, поступающих из хлоропластов, «разгружая» ЭТЦ фотосинтетических органелл, препятствуя формированию АФК и в целом поддерживая окислительно-восстановительный баланс клетки [7, 25, 28].

Целью данной работы было выявить закономерности функционирования ВКЦ в хлоропластах и АП в митохондриях в процессе деэтиоляции проростков пшеницы. Деэтиоляция включает в себя комплекс изменений, происходящих на разных уровнях организации этиолированных тканей при их переходе в световые условия роста. Основным среди всех изменений является светоиндуцируемый процесс биогенеза хлоропластов из этиопластов, включающий трансформацию проламеллярных тел в тилакоиды, и формирование фотосинтетического аппарата [31]. Есть все основания полагать, что в процессе этой структурной реорганизации активность энергодиссипирующих систем, предотвращающих развитие окислительных реакций, может возрастать.

Объект и методы исследования

Объект исследования – проростки пшеницы (*Triticum aestivum* L., сорт Иргина). Семена пшеницы проращивали в течение четырех суток в климатической камере в полной темноте. Этиолированные проростки пшеницы в возрасте четырех-пяти дней имеют потенциально высокую способность к нормальному переходу на свет и накоплению хлорофилла [16]. На пятые сутки включали лампы, и этиолирован-

ные проростки оставляли под непрерывным светом (ФАР 190 мкмоль/м²с) в течение 48 ч. Для исследований отбирали среднюю часть листовой пластинки первого листа пятисуточных этиолированных проростков спустя 1, 2, 4, 6, 12, 24 и 48 ч их экспозиции на свету.

Определения CO₂-газообмена (видимый фотосинтез – Φ_v , или выделение CO₂ интактными листьями в темноте – D_t) проводили в открытой системе с помощью подключенного по дифференциальной схеме инфракрасного газоанализатора Li-7000 (Li-COR Inc., США). Величину Φ_v измеряли при интенсивности ФАР 190 мкмоль/м²с. Кривую зависимости Φ_v от освещенности получали, экспонируя лист сначала при минимальной ФАР, затем интенсивность ФАР ступенчато повышали до максимального уровня – 1000 мкмоль/м²с. В конце эксперимента камеру затемняли и измеряли D_t . Все определения фотосинтеза и дыхания проводили в 6–8-кратной биологической повторности.

Показатели индуцированной флуоресценции хлорофилла определяли с помощью портативного флуориметра PAM-2100 (Walz, Германия), руководствуясь инструкцией производителя (Heinz Walz GmbH, 2003). Сначала измеряли величину стационарного (F_t), фонового (F_0') и максимального (F_m') уровня флуоресценции хлорофилла листа, адаптированного к действующему свету (190 мкмоль/м²с). После 30 мин. темновой адаптации листьев регистрировали фоновый (F_0) и максимальный (F_m) уровни флуоресценции. Максимальный квантовый выход фотохимической активности ФС II (F_v/F_m) рассчитывали как $(F_m - F_0)/F_m$. Величину фотохимического (qP) и нефотохимического (qN) тушения флуоресценции хлорофилла находили как $(F_m' - F_t)/(F_m' - F_0')$ and $(F_m - F_m')/(F_m - F_0')$ соответственно. Для регистрации индукции qN в период освещения актиничным светом подавались импульсы насыщающего света (4000 мкмоль/

м² с) каждые 20 с. Динамика релаксации qN была получена при действии импульсов насыщающего света, которые подавались каждые 100 с в течение последующей темновой инкубации. Значения qN в течение индукции и релаксации рассчитаны по формуле $(F_m - F_m') / (F_m - F_0)$.

Концентрацию хлорофиллов и каротиноидов в листовых пластинках определяли спектрофотометрически в ацетоновых вытяжках при длинах волн 662 и 644 (хлорофиллы *a* и *b*) и 470 (каротиноиды) нм в пятикратной биологической повторности. Разделение индивидуальных каротиноидов проводили методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) с обращенной фазой. Для определения активности ВКЦ растения адаптировали к темноте в течение 1 ч, затем экспонировали к свету интенсивностью 1200 мкмоль/м² с в течение 30 мин. и снова переносили в темновые условия на 1 ч.

Интенсивность дыхания измеряли по скорости поглощения O₂ при 21 °С полярографически с использованием электрода Кларка (Oxytherm system, Hansatech Inst., Англия). Высечки средней части первого листа общей массой 15–20 мг помещали в реакционный сосуд объемом 2.0 мл, содержащий 1.5 мл буфера HEPES (50 мм, pH 7.2), при постоянном перемешивании. Для ингибирования цитохромного и альтернативного дыхания использовали специфические ингибиторы, цианид калия (KCN) и салицилгидроксамовую кислоту (СГК) соответственно. Активность перекисного окисления липидов (ПОЛ) оценивали по накоплению в листе ТБК-реагирующих продуктов (ТБК-РП).

В таблице и на графиках представлены средние арифметические значения и их стандартные ошибки. Все параметры рассчитаны на единицу

сухой массы. Данные проанализированы с помощью ANOVA. Для статистической обработки использовали программу Statistica 6.1 software (StatSoft. Inc., Tulsa, США).

Результаты и их обсуждение

В процессе зеленения проростков пшеницы отмечали стабилизацию структуры хлоропластов, исчезновение крахмала в пластидах и увеличение протяженности зоны контакта органелл с цитоплазмой в клетках мезофилла первого листа [12]. В этиолированных проростках этиопласты содержали проламеллярные тела (ПТ) и накапливали в результате гетеротрофной фиксации крахмал [22]. С началом деэтиоляции отмечали формирование тилакоидных мембран. После 6 ч освещения ПТ отсутствовали, мембраны полностью реорганизованы в тилакоиды, крахмал исчезал. Созревающие хлоропласты активно контактировали с цитоплазмой: образовывали лопасти, выросты, петли с захватом части цитоплазмы. Зрелые хлоропласты, как правило, имели овальную форму на срезе, были вытянуты вдоль плазмалеммы и не образовывали выросты. Структура митохондрий была развита уже в этиолированных клетках, в процессе зеленения увеличивались их размеры. На непрерывном свете четко проявлялось усиление пространственной приуроченности митохондрий в зоне нахождения хлоропластов.

При деэтиоляции проростки были экспонированы на свету с интенсивностью ФАР 190 мкмоль/м² с, что соответствует области перегиба световой кривой фотосинтеза зрелого первого листа пшеницы и отражает интенсивность радиации приспособления [1, 4]. Хотя процесс зеленения осуществлялся в относительно оптимальных усло-

виях, можно полагать, что на начальном этапе деэтиоляции листья получали намного больше света, чем требовалось для фотосинтетической фиксации CO₂. Результаты показали, что CO₂-газообмен листа становился положительным после 6 ч экспозиции на свету, когда концентрация хлорофиллов достигла 2 мг/г (см. таблицу). Начиная с этого периода, растения полностью перешли на фототрофный тип питания в результате усиления фотосинтетической активности листа. Оценка функциональности фотосинтетического аппарата (ФСА) показала, что первые 2 ч деэтиоляции характеризовали низкие величины максимального (F_v/F_m) и реального квантового выхода ФС II (Yield), а также фотохимического тушения флуоресценции хлорофилла (qP). Затем эти параметры увеличивались, и к концу суток зеленения величина F_v/F_m составляла 0.8, что типично для здорового функционально зрелого листа. Результаты согласуются с данными, полученными методом низкотемпературной флуоресценции гомогената зеленящего листа. Четкие максимумы флуоресценции при 685–695 и 730 нм, характеризующие наличие сформированного пигмент-белкового комплекса ФС II и ФС I, появились на спектрах лишь после 24 ч зеленения.

В процессе зеленения изменения qN и процессов ПОЛ, отражающего общий уровень активности окислительных реакций в клетке, имели одинаковый характер. Эти параметры имели низкие величины в первые 12 ч зеленения. В течение следующих 24 ч значения этих параметров повысились вдвое, затем снова снизились. Низкие величины qN и ПОЛ в начале зеленения свидетельствуют о том, что этиопласты имеют собственную систему защиты от избытка света. Известно,

Содержание (мг/г сухой массы) хлорофиллов (Хл), параметры индуцированной флуоресценции хлорофилла (F_v/F_m , qP, qN), скорость (мг CO₂/г сухой массы ч) видимого фотосинтеза (Φ_b) темнового дыхания (D_T) и содержание (нмоль/г сухой массы) ТБК-реагирующих продуктов (ТБК-РП) в листе проростков пшеницы в процессе их деэтиоляции

Время деэтиоляции, ч	Хл	F_v/F_m	qP	qN	Φ_b	D_T	ТБК-РП
0	–	–	–	–	–	3.7 ± 0.2 ^{abc}	136 ± 7 ^a
1	0.28 ± 0.02 ^a	0.45 ± 0.03 ^a	0.78 ± 0.01 ^a	0.32 ± 0.01 ^a	–4.8 ± 0.5 ^a	3.1 ± 0.3 ^{abd}	142 ± 10 ^a
2	0.40 ± 0.09 ^a	0.48 ± 0.02 ^b	0.86 ± 0.01 ^b	0.38 ± 0.03 ^b	–2.1 ± 1.1 ^b	3.5 ± 0.4 ^{ab}	182 ± 8 ^b
4	1.32 ± 0.16 ^b	0.64 ± 0.02 ^c	0.90 ± 0.01 ^c	0.50 ± 0.04 ^c	–1.4 ± 0.6 ^b	4.0 ± 0.3 ^{ac}	180 ± 9 ^b
6	2.13 ± 0.30 ^c	0.69 ± 0.01 ^d	0.94 ± 0.01 ^{de}	0.56 ± 0.01 ^d	–0.3 ± 0.7 ^c	4.4 ± 0.3 ^c	260 ± 20 ^c
12	2.64 ± 0.09 ^d	0.74 ± 0.01 ^e	0.93 ± 0.02 ^d	0.59 ± 0.01 ^d	4.0 ± 0.3 ^{de}	2.3 ± 0.3 ^d	260 ± 18 ^c
24	4.70 ± 0.70 ^e	0.76 ± 0.01 ^f	0.96 ± 0.01 ^e	0.40 ± 0.03 ^b	3.2 ± 0.4 ^d	2.7 ± 0.3 ^{bd}	196 ± 16 ^b
48	8.83 ± 0.36 ^f	0.80 ± 0.01 ^g	0.94 ± 0.03 ^{de}	0.45 ± 0.04 ^e	4.9 ± 0.4 ^e	3.2 ± 0.2 ^{bd}	210 ± 13 ^b

Примечание: надстрочные символы обозначают достоверность изменений параметра в процессе деэтиоляции (ANOVA, тест Дункана, $p < 0.05$). Прочерк – отсутствие данных.

что светозависимая протохлорофиллид-редуктаза – фермент, катализирующий фотовосстановление протохлорофиллида – непосредственного предшественника хлорофилла, и связанный с проламельлярными телами этиопластов, играет ключевую роль в предотвращении образования АФК [31].

Увеличение qN свидетельствовало об активации систем диссипации энергии в развивающихся хлоропластах. Мы проследили, насколько qN связано с функционированием ВКЦ. Для этого были получены данные максимальной активности ВКЦ и кинетики индукции и релаксации qN. Активность ВКЦ определяли в эксперименте с последовательной экспозицией листьев к темноте и сильному освещению. Кинетика световой индукции и темновой релаксации qN получена с применением насыщающих пульсов при включении актиничного света продолжительностью 10 мин. с последовательным его выключением.

Согласно нашим данным, этиолированные листья содержали каротиноиды, основная часть которых была представлена ксантофиллами. Но в течение первых 2 ч деэтиоляции ВКЦ не мог нормально функционировать, поскольку деэпоксидация виолаксантина была минимальной, а обратная реакция, или эпоксидация, отсутствовала (рис. 1). Кроме того, медленная индукция и релаксация qN свидетельствовала о том, что диссипация энергии не была связана с конверсией ксантофиллов. Считают, что ксантофиллы в этиопластах играют структурную роль и необходимы для формирования проламельлярных тел [11]. Наиболее высокие скорости индукции и релаксации qN были обнаружены в период с 4 до 12 ч зеленения – тогда, когда конверсия пигментов ВКЦ была максимальной. После этого периода световая индукция qN была быстрой, но максимальные величины qN снизились. Это коррелировало со снижением уровня зеаксантина и антероксантина в адаптированных в темноте листьях, и, в целом, активности ВКЦ. Наши результаты согласуются с имеющимися в литературе данными, согласно которым расстояние между каротиноидами и хлорофиллами для эффективного переноса электронов становится оптимальным не менее чем через 3 ч в условиях непрерывного освещения [34].

К настоящему времени сложилось мнение о том, что дыхательная ЭТЦ

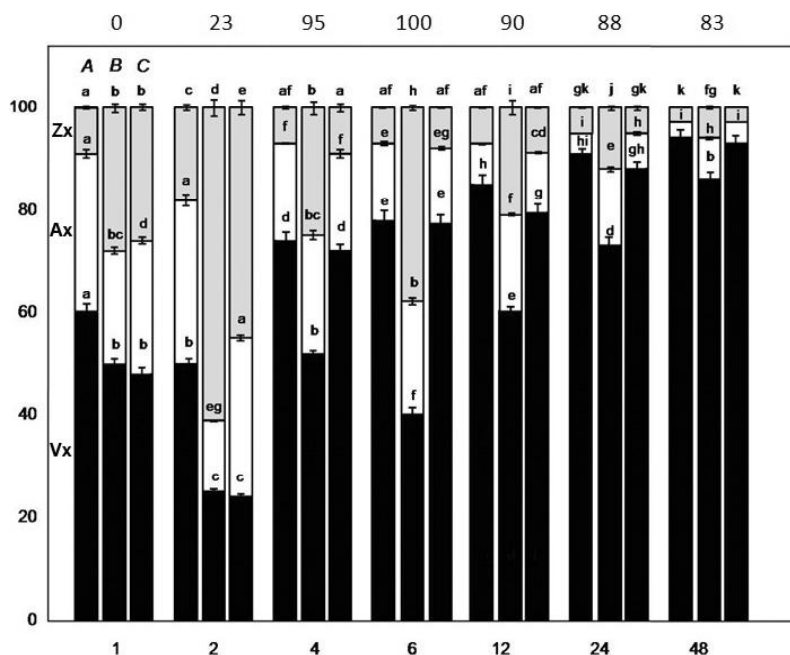


Рис. 1. Относительное содержание (%; по вертикали) зеаксантина (Zx), антероксантина (Ax) и виолаксантина (Vx) в листе в процессе зеленения проростков пшеницы в контроле – после 1 ч темноты (А), после 30 мин. экспозиции (В) листа на свету (1200 мкмоль/м² с) и последующим выдерживанием в темноте в течение 1 ч (С).

Условные обозначения: ВКЦ – уровень конверсии виолаксантинового цикла, %. Здесь и далее: разные надстрочные символы обозначают достоверность ($p < 0.05$) изменений параметра в процессе деэтиоляции (ч; по горизонтали).

играет важную роль в поддержании взаимодействия между хлоропластами и митохондриями, защищая клетку от фотоингибирования и поддерживая оптимальные условия для протекания фотосинтеза [7, 25, 35]. Нами показано, что в первые 2 ч деэтиоляции дыхание, измеренное по скорости поглощения O₂ и выделения CO₂, несколько снизилось, что, по-видимому, было связано с замедлением метаболических процессов в связи с адаптацией к световым условиям (рис. 2). В последующие 4 ч скорость дыхания увеличилась почти вдвое и к 6 ч деэтиоляции достигла максимального за весь период значения. К концу 12 ч экспозиции проростков на свету скорость поглощения O₂ снижалась в 1.5 раза и поддерживалась на этом уровне до конца эксперимента. Изменение активности дыхания сопровождалось индукцией АП. Доля АП возрастала от 10 до 50 % общего дыхания тканей листа и была наиболее высокой в период от 4 до 6 ч (рис. 2). Схожий характер дыхательной активности отмечали у изолированных митохондрий. Наиболее высокая эффективность процесса окислительного фосфорилирования при окислении разных субстратов (малат, сукцинат, НАД·Н) отмечена у митохондрий зеленеющего листа в первые 6 ч освещения. Активность и вклад альтернативной оксида-

зы был наиболее высоким в первые 3-6 ч зеленения (около 40 %).

Известно, что при функционировании АП большая часть энергии рассеивается в виде тепла. Выявлена прямая связь между активностью АП и скоростью выделения тепла (рис. 3). Это свидетельствует о функционировании нефосфорилирующего АП как механизма, участвующего в тепловой диссипации энергии. Ранее также было показано усиление активности АП в семядолях сои при зеленении в условиях нормального фотопериода [29]. Однако причины такого сдвига в дыхательном метаболизме до сих пор не совсем ясны. Мы проанализировали связь АП с содержанием углеводов. Зависимость АП от количества дыхательного субстрата – давно обсуждаемый вопрос, еще с тех времен, когда была предложена гипотеза «energy overflow» («сверхпотока») для объяснения физиологической роли АОХ [17, 20]. Нами показано, что связь АП и содержания углеводов не могла быть описана какой-либо одной функцией [2]. Активность АП первого листа возрастала значительно на фоне снижения содержания растворимых углеводов в первые 6 ч экспозиции проростков на свету. Важно отметить, что в период, соответствующий 6 ч зеленения, скорость АП дыхания была сопоставима со скоростью ЦП. С переходом листа к донорной функции на фо-

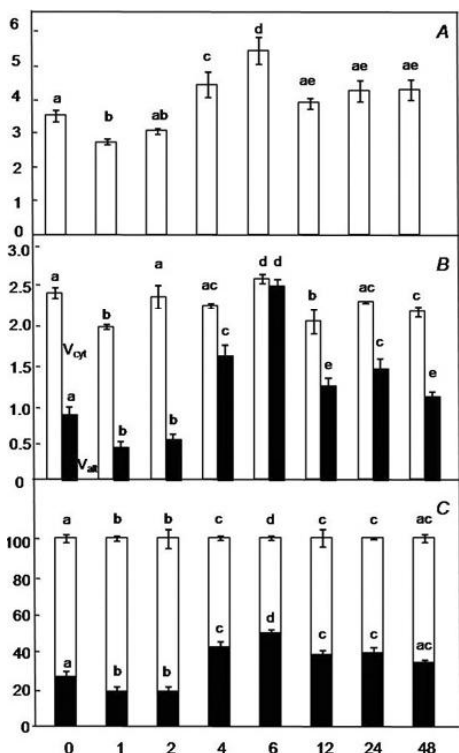


Рис. 2. Активность (O_2 , нмоль/г сырой массы с; по вертикали) общего (А), цитохромного (V_{cyt}) и альтернативного (V_{alt}) пути дыхания (В) и соотношение (С) дыхательных путей в листе проростков пшеницы в процессе их деэтиоляции.

не уменьшения пула углеводов активность АП снижалась сильнее, чем активность ЦП. Это может свидетельствовать о субстратной регуляции АП. Однако на начальных этапах зеленения (0-2 ч) активность АП листа была существенно ниже, несмотря на высокое содержание растворимых углеводов и присутствие запасного крахмала.

По-видимому, вовлечение АП в процессы роста и зеленения листа контролируется несколькими факторами. Поддержание интенсивного роста в темноте за счет запасов семени сопряжено с необходимостью бесперебойной поставки метаболитов цикла трикарбоновых кислот для синтезов *de novo*. Участие АП в окислении части образующегося в цикле Кребса НАД·Н позволяет не только обеспечить высокую активность цикла, но и предотвращает образование избыточного количества АФК в митохондриях [20, 26]. В фототрофных клетках основным источником образования АФК являются хлоропласты. При высокой освещенности усиление активности АOX в листьях растений происходило на фоне увеличения концент-

рации сахаров, АТФ и степени восстановленности пула убихинона, что способствовало защите от фотоокислительного стресса и поддержанию редокс-статуса фотосинтезирующих клеток [24]. Мы проанализировали связь АП дыхания первого листа проростков пшеницы с изменением содержания ТБК-реагирующих продуктов, уровень накопления которых отражает активность липопероксидации в живой клетке кислородными радикалами. Корреляция между активностью АП и уровнем ПОЛ была слабой. Следовательно, функция АП не сводится только к предотвращению избыточного накопления АФК, что согласуется с мнением других авторов [8, 9]. Полученные результаты указывают на то, что усиление активности АП при деэтиоляции главным образом связано с окислением восстановительных эквивалентов, поступающих из хлоропластов в митохондрии посредством челноков при близком контакте органелл [8]. Локализация митохондрий преимущественно в зоне расположения хлоропластов косвенно свидетельствует об обмене метаболитами между органеллами [19].

Таким образом, деэтиоляция – это сложный и тонко регулируемый процесс формирования фотосинтетического аппарата, а также клеточных систем, обеспечивающих благоприятный ход этого развития. Нами показано, что функционирование ксантофиллового цикла в хлоропластах и альтернативного дыхания в митохондриях играет важную роль в регуляции диссипации энергии в процессе зеленения. Одинаковый ход изменения qN, уровня конверсии пигментов ВКЦ и

ПОЛ свидетельствовал о том, что функционирование ВКЦ было напрямую связано с предотвращением образования АФК. Изменение дыхательной активности сопровождалось индукцией АП, доля которого возрастала до 40-50 %. Тесная корреляция активности АП и скорости тепловыделения свидетельствовала об участии АOX в диссипации энергии. Результаты указывают на то, что вовлечение АП при деэтиоляции связано с окислением восстановителей, экспортируемых из хлоропластов. Сходный характер динамики активности фотопротекторных механизмов в хлоропластах и вовлечения АП в митохондриях свидетельствует о сбалансированности работы клеточных энерго-диссипирующих систем и существовании в клетке общей сигнальной сети, направленной на поддержание энергетического баланса и защиту формирующегося фотосинтетического аппарата от фотоокисления.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гармаш Е.В., Головки Т.К. CO_2 -газообмен и рост *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin в условиях подзоны средней тайги европейского Северо-Востока. 1. Зависимость фотосинтеза и дыхания от внешних факторов // Физиология растений, 1997. Т. 44. С. 854-863.
2. (Гармаш Е.В.) Активность дыхательных путей и фонд неструктурных углеводов в листе зеленющих проростков яровой пшеницы / Е.В. Гармаш, Р.В. Малышев, М.А. Шелякин и др. // Физиология растений, 2014. Т. 61, №1. С. 177-186.
3. (Головки Т.К.) Функциональная пластичность и устойчивость фотосинтетического аппарата *Plantago media* к фотоингибированию / Т.К. Головки, И.В. Дальке, И.Г. Захожий и др. // Физиология растений, 2011. Т. 58, № 4. С. 490-501.
4. Тооминг Х.Г. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. М.: Гидрометеиздат, 1984. 363 с.
5. Demmig-Adams B. Linking the xanthophyll cycle with thermal energy dissipation // Photosynthetic Rec., 2003. Vol. 76. P. 73-80.
6. Demmig-Adams B., Adams W.W. III. Xanthophyll cycle and light stress in nature: uniform response to excess direct sunlight among higher plant species // Planta, 1996. Vol. 198. P. 460-470.
7. Dinakar C., Raghavendra A.S., Padmasree K. Importance of AOX pathway in

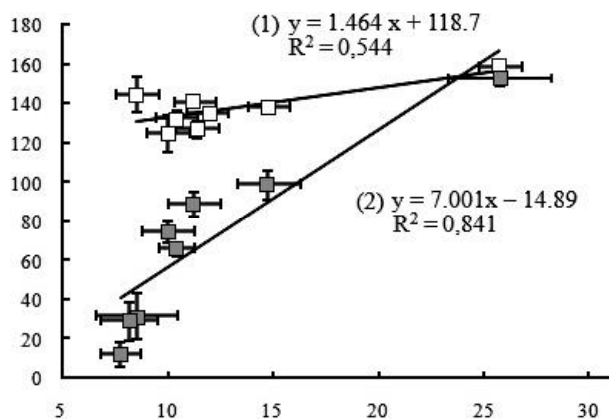


Рис. 3. Связь между скоростью тепловыделения (мкВт/г сухой массы; по оси абсцисс) и активностью (O_2 , нмоль/г сухой массы мин.; по оси ординат) цитохромного (1) и альтернативного (2) пути дыхания в листе проростков пшеницы в процессе их деэтиоляции.

optimizing photosynthesis under high light stress: Role of pyruvate and malate in activating of AOX // *Physiol. Plant.*, 2010. Vol. 139. P. 13-26.

8. (Feng H.Q.) Influence of irradiation on cyanide-resistant respiration and AOX1 multi-gene family expression during greening of etiolated rice seedlings / H.Q. Feng, H.Y. Li, G.M. Zhou et al. // *Photosynthetica*, 2007. Vol. 45. P. 272-279.

9. Fiorani F., Umbach A.L., Siedow J.N. The alternative oxidase of plant mitochondria is involved in the acclimation of shoot growth at low temperature. A study of Arabidopsis AOX1a transgenic plants // *Plant Physiol.*, 2005. Vol. 139. P. 1795-1805.

10. Foyer C.H., Noctor G. Redox sensing and signalling associated with reactive oxygen in chloroplasts, peroxisomes and mitochondria // *Physiol. Plant.*, 2003. Vol. 119. P. 355-364.

11. Franck F., Mathis P. A short-lived intermediate in the photoenzymatic reduction of protochlorophyll(ide) into chlorophyll(ide) at a physiological temperature // *Photochem. Photobiol.*, 1980. Vol. 32. P. 799-803.

12. (Гармаш Е.В.) Developmental changes in energy dissipation in etiolated wheat seedlings during greening / E.V. Garmash, O.V. Dymova, R.V. Malyshev et al. // *Photosynthetica*. 2013. Vol. 51. P. 497-508.

13. Gechev T.S. Reactive oxygen species as signals that modulate plant stress responses and programmed cell death / T.S. Gechev., F. Van Breusegem, J.M. Stone. et al. // *BioEssays*, 2006. Vol. 28. P. 1091-1101.

14. Gilmore A.M. Mechanistic aspects of xanthophyll cycle-dependent photoprotection in higher plant chloroplasts and leaves // *Physiol. Plant.*, 1997. Vol. 99. P. 197-209.

15. Horton P., Ruban A.V., Walters R.G. Regulation of light harvesting in green plants. Indication by nonphotochemical quenching of chlorophyll fluorescence // *Plant Physiol.*, 1994. Vol. 106. P. 415-420.

16. (Kravtsov A. K.) Cytokinin and abscisic acid control plastid gene transcription during barley seedling de-etiolation / A.K. Kravtsov, Y.O. Zubo, M.V. Yamburenko et al. // *Plant Growth Regul.*, 2011. Vol. 64. P. 173-183.

17. Lambers H. Cyanide-resistant respiration: A non-phosphorylating electron transport pathway acting as an energy overflow // *Physiol. Plant.*, 1982. Vol. 55. P. 478-485.

18. Latowski D., Kuczynska P., Strzalka K. Xanthophyll cycle – a mechanism protecting plants against oxidative stress // *Redox Report*, 2011. Vol. 16. P. 78-90.

19. Logan D. C. The mitochondrial compartment // *J. Exp. Bot.*, 2006. Vol. 57. P. 1225-1243.

20. Millenaar F. F., Lambers H. The alternative oxidase: In vivo regulation and function // *Plant Biol.*, 2003. Vol. 5. P. 2-15.

21. (Mubarakshina M. M.) Production and diffusion of chloroplastic H₂O₂ and its implication to signaling / M.M. Mubarakshina, B.N. Ivanov, I.A. Naydov et al. // *J. Exp. Bot.*, 2010. Vol. 61. P. 3577-3587.

22. Neuhaus H.E., Emes M.J. Non-photosynthetic metabolism in plastids // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 2000. Vol. 51. P. 111-140.

23. Niyogi K.K., Grossman A.R., Bjorkman O. Arabidopsis mutants define a central role for the xanthophylls cycle in the regulation of photosynthetic energy conversion // *Plant Cell*, 1998. Vol. 10. P. 1121-1134.

24. (Noguchi K.) Activities of the cyanide-resistant respiratory pathway in leaves of sun and shade species / K. Noguchi, C.S. Go, I. Terashima et al. // *Aust. J. Plant Physiol.*, 2001. Vol. 28. P. 27-35.

25. Noguchi K., Yoshida K. Interaction between photosynthesis and respiration in illuminated leaves // *Mitochondrion*, 2008. Vol. 8. P. 887-899.

26. Nunes-Nesi A., Sweetlove L.J., Fernie A.R. Operation and function of the tricarboxylic cycle in the illuminated leaf

// *Physiol. Plant.*, 2007. Vol. 129. P. 45-56.

27. Raghavendra A.S., Padmasree K. Beneficial interactions of mitochondrial metabolism with photosynthetic carbon assimilation // *Trends Plant Sci.*, 2003. Vol. 8. P. 546-553.

28. Rasmusson A.G., Escobar M.A. Light and diurnal regulation of plant respiratory gene expression // *Physiol. Plant.*, 2007. Vol. 129. P. 57-67.

29. (Ribas-Carbo M.) Effects of light on respiration and oxygen isotope fractionation in soybean cotyledons / M. Ribas-Carbo, S.A. Robinson, M.A. Gonzalez-Meler et al. // *Plant Cell Environm.*, 2000. Vol. 23. P. 983-989.

30. (Ruban A.V.) Identification of a mechanism of photoprotective energy dissipation in higher plants / A.V. Ruban, R. Berera, C. Illoaia et al. // *Nature*, 2007. Vol. 450. P. 575-578.

31. Solymosi K., Schoefs B. Etioplast and etio-chloroplast formation under natural conditions: the dark side of chlorophyll biosynthesis in angiosperms // *Photosynth. Res.*, 2010. Vol. 105. P. 143-166.

32. Szablj., Bergantino E., Giacometti G.M. Light and oxygenic photosynthesis: energy dissipation as a protection mechanism against photo-oxidation // *EMBO Reports*, 2005. Vol. 6. P. 629-634.

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

34. (Waloszek A.) Photothermal spectra of thylakoides isolated from cucumber cotyledons at various stages of greening / Waloszek A., Wieckowski S., Planner A. et al. // *Photosynthetica*, 2002. Vol. 40. P. 279-288.

35. (Yoshida K.) Influence of chloroplastic photo-oxidative stress on mitochondrial alternative oxidase capacity and respiratory properties: A case study with Arabidopsis yellow variegated 2 / K. Yoshida, C. Watanabe, Y. Kato et al. // *Plant Cell Physiol.*, 2008. Vol. 49. P. 592-603. ❖

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ АНАТОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ГИПОГЕОДИАТРОПНЫХ ПОБЕГОВ ДЛИННОКОРНЕВИЩНЫХ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ

Корневище является одним из наиболее распространенных в природе органов побеговой природы, выполняет функции запасаания, вегетативного размножения и расселения растений. Анализ современной литературы по анатомии гипогеегенных органов – корневищ – отражает результаты изучения разнообразия их анатомических структур [12-15, 22, 23]. Показано, что анатомическая структура подземных побегов корневищных растений обусловлена многолетним развитием, запасающей функцией и снижением опорной нагрузки. По сравнению с надземными побегами, для кор-

невищ характерна редукция механических элементов, более сильное развитие покровных тканей, эндодермы и паренхимы, где запасаются питательные вещества [12, 14, 15].

К настоящему времени исследования анатомической структуры корневищ в процессе их морфогенеза в зависимости от возраста подземного побега малочисленны и фрагментарны. Слабо разработаны вопросы взаимосвязи структурной организации корневищ и жизненной стратегии видов (ритм сезонного развития, эколого-ценотические условия обитания). Показаны изменения анатомической струк-



С. Маслова



С. Плюснина



Ю. Козырева

туры корневищ мяты в процессе их годового развития [7]. В позднеосенний период выявлено уменьшение толщины флоэмно-ксилемного комплекса и увеличение толщины первичной коры, что обусловлено перестройкой метаболизма и подготовкой растений к зиме. Нами обнаружены увеличение парциального объема коровой паренхимы, сокращение доли центрального цилиндра, уменьшение толщины клеточных оболочек эндодермы в междоузлиях подземных побегов длиннокорневищного злака *Phalaroides arundinacea* в осенний период [8, 9]. Эти структурные изменения связаны со снижением транспортной функции и усилением запасующей роли корневища при подготовке растений к зимнему покою.

Целью наших исследований было изучение функциональной анатомии подземных побегов, их сезонных изменений в зависимости от эколого-ценотической приуроченности длиннокорневищных травянистых многолетников.

Исследования проводили в 2008-2010 гг. В качестве моделей для исследования использовали длиннокорневищные травянистые растения *Paris quadrifolia* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Mentha arvensis* L. и *Achillea millefolium* L. [по 16]. *Paris quadrifolia* (сем. Trilliaceae) формирует толстое (3-7 мм в диаметре) корневище, расположенное в почве на глубине около 5 см [2]. *Maianthemum bifolium* (сем. Convallariaceae) имеет тонкое, плагиотропное, гипогееенное корневище, которое располагается на глубине 3-4 см [10]. *Mentha arvensis* (сем. Lamiaceae) образует гипогееенное ползучее корневище с длинными междоузлиями, которое развивается на глубине 5-15 см [5]. *Achillea millefolium* (сем. Asteraceae) формирует гипогееенное ползучее шнуровидное корневище [17].

Луговые растения (*Mentha arvensis* и *Achillea millefolium*) собирали на окрестных лугах, а лесные (*Paris quadrifolia* и *Maianthemum bifolium*) – в ельнике зеленомошно-черничном вблизи Биологической станции Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Почвенный покров зеленомошных еловых и березово-еловых лесов среднетаежной подзоны представлен типичными подзолистыми почвами на средне- и тяжелосуглинистых почвообразующих породах [1]. На глубине обитания корневых систем и подземных побегов корневищных видов растений

(2-9 см) почва супесчаная с тонколистовой структурой, влажноватая и уплотненная с корнями растений. Луговые виды растений произрастали на типичных подзолистых освоенных почвах, сформированных на суглинистых почвообразующих породах. На глубине залегания подземных побегов (до 20 см) почва представлена легким суглинком, непрочнокомковатым, влажным с множеством корней.

Пробы отбирали в июле (фазы цветения и плодоношения) и октябре (после отмирания однолетних надземных побегов). Для изучения структуры подземные побеги с 5-10 растений фиксировали в 70%-ном этиловом спирте. Срезы для приготовления временных препаратов выполняли на вибрационном микротоме для мягких тканей [11], окрашивали метиловым зеленым-пиронином и заключали в глицерин. В микроскопе Amplival (Carl Zeiss, Германия) просматривали поперечные и продольные срезы корневища из центральной части междоузлия. Сезонные изменения анатомической структуры подземных побегов изучали на междоузлиях, сформированных в летний период: для *Paris quadrifolia* – второе, *Maianthemum bifolium* – третье, *Mentha arvensis* – третье-седьмое, *Achillea millefolium* – третье-шестое междоузлия от апикальной части. Определение абсолютных и относительных площадей сечений тканей корневища, диаметра клеток проводили в 20-60-кратной повторности для каждого растения. Фотографирование объектов выполняли цифровой фотокамерой Nikon COOLPIX 4500 (Nikon Corporation, Japan) под микроскопом Axiovert 200M (Carl Zeiss, Германия) в режиме светового и флюоресцентного микроскопа. Для электронно-микроскопических исследований поперечные срезы объектов сушили, напыляли золотом и просматривали под сканирующим электронным микроскопом Tesla BS 300 (Tesla, Чехословакия).

Результаты и их обсуждение

Одной из основных функций корневища является запасание, что во многом определяет анатомическую структуру многолетнего подземного побега. Исследования показали, что у всех четырех видов в период активной вегетации более 50 % объема междоузлия подземного побега занимает запасующая ткань (см. таблицу). Корневища лесных ранневегетационных видов *Paris quadrifolia* и *Maianthemum bifolium* отличались наибольшим развитием паренхимы первичной коры, которая составила в летний период в среднем 80 % общего объема междоузлия. Характерной особенностью запасующей паренхимы *Paris quadrifolia* является накопление в ее клетках большого количества крахмала. В клетках подземных побегов *Paris quadrifolia* и *Maianthemum bifolium* отмечено отложение кристаллов оксалата кальция. Предполагают, что эти кристаллы могут выполнять структурную функцию, а также служить временным пулом кальция, регулируя, таким об-

Маслова Светлана Петровна – к.б.н., доцент, с.н.с. лаборатории экологической физиологии растений. E-mail: maslova@ib.komisc.ru. Область научных интересов: *подземный метамерный комплекс, регуляция роста и развития, донорно-акцепторные связи, устойчивость*.

Плюснина Светлана Николаевна – к.б.н., н.с. отдела лесобиологических проблем Севера. E-mail: pljusnina@ib.komisc.ru. Научные интересы: *анатомия, ультраструктура растительных тканей*.

Козырева Юлия Васильевна – студентка Сыктывкарского государственного университета. Научные интересы: *травянистые многолетники, анатомия и ультраструктура подземных побегов*.

Анатомическая структура междоузлий в корневищах травянистых многолетних растений в июле (верхняя строка) и октябре (нижняя строка)

Показатель	<i>Paris quadrifolia</i>	<i>Maianthemum bifolium</i>	<i>Mentha arvensis</i>	<i>Achillea millefolium</i>		
Площадь поперечного среза, мм ²	6.4 ± 1.1	0.6 ± 0.1	2.0 ± 0.4*	1.9 ± 0.1		
	7.2 ± 0.5	0.7 ± 0.1	8.2 ± 1.1*	2.6 ± 0.3		
Парциальный объем, %	89.1	77.9	47.7	57.1		
	первичная кора	87.8	77.5	34.9	56.4	
	центральный цилиндр	10.9	22.1	62.3	42.9	
		12.2	22.5	65.1	43.6	
Число	рядов клеток паренхимы первичной коры	16.8 ± 1.5	5.5 ± 0.6	6.7 ± 0.5	7.6 ± 0.2	
		17.3 ± 0.6	5.9 ± 0.7	8.2 ± 0.5	7.0 ± 0.6	
	проводящих пучков	6.8 ± 0.7	5.4 ± 0.5	9.9 ± 1.1 ^{1*}	12.3 ± 1.6	
		7.7 ± 0.5	5.8 ± 0.4	18.6 ± 2.5 ^{1*}	13.9 ± 1.0	
	сосудов ксилемы в проводящем пучке	24.3 ± 3.8	11.4 ± 2.8	11.2 ± 1.3 ²	5.9 ± 1.7	
31.7 ± 3.2		12.4 ± 3.5	13.6 ± 2.7 ²	7.7 ± 1.4		
Радиальный диаметр клеток, мкм	паренхима	первичной коры	66.8 ± 1.6	48.9 ± 6.4	42.8 ± 3.4	34.9 ± 2.0
			70.4 ± 1.4	46.5 ± 4.1	52.4 ± 3.4	35.4 ± 1.3
	центрального цилиндра	56.9 ± 4.0	34.1 ± 5.1	78.3 ± 3.7	72.6 ± 4.8	
		54.5 ± 2.3	33.0 ± 4.7	79.1 ± 3.6	80.3 ± 4.9	
		трахеальные элементы ксилемы	31.8 ± 0.9	23.6 ± 3.4	19.0 ± 0.8 ^{2*}	13.9 ± 0.5
32.1 ± 0.4	22.6 ± 3.1		9.7 ± 0.4 ^{2*}	14.9 ± 0.3		
Первичная кора/центральный цилиндр	8.2	3.5	0.8	1.3		
	7.2	3.4	0.5	1.3		

* Различия статистически значимы, P < 0.05.

Цифрами 1 и 2 обозначено число дополнительных проводящих пучков и число сосудов ксилемы в основных проводящих пучках соответственно.

разом, содержание физиологически активного кальция и величину pH в цитоплазме [19]. В подземных побегах *Mentha arvensis* в области выступающих ребер под эпидермой формируется многорядная колленхима, которая выполняет механическую функцию. Клеточные оболочки колленхимы не одревесневают и степень ее развития отличается у разных особей одного вида.

Другой важной функцией корневища как подземного побега является проведение веществ. Проводящие пучки у всех исследуемых видов располагаются по периферии проводящего цилиндра, центральная часть которого занята паренхимными клетками. У *Paris quadrifolia* развиваются амфивазальные, у *Mentha arvensis* и *Maianthemum bifolium* – закрытые коллатеральные проводящие пучки, у корневищ *Achillea millefolium* – открытые коллатеральные (рис. 1, 2). По периферии коровой паренхимы подземных побегов *Paris quadrifolia* располагаются мелкие коллатеральные проводящие пучки листового следа. В корневищах *Mentha arvensis* кроме четырех основных пучков, содержащих флоэму и ксилему, формируется большое количество дополнительных пучков, в которых элементы ксилемы замещены механической тканью – склеренхимой (рис. 2А). Межпучковая паренхима, как правило, склерифицирована, в результате чего образуется сплошное кольцо из склеренхимы по периферии центрального цилиндра. Для подземных побегов *Achillea millefolium* характерно образование механической ткани в виде обкладок проводящих пучков со стороны флоэмы (волокон протофлоэмы) и ксилемы (рис. 1Г, 2В). Клетки механической ткани корневищ *Mentha arvensis* и *Achillea millefolium*

являются живыми, а их клеточные оболочки утолщены незначительно.

Внутренний слой первичной коры корней сосудистых растений имеет особые свойства клеточных оболочек, связанные с формированием поясков Каспари, и называется эндодермой [18]. Отмечено, что в стеблях хвойных и покрытосеменных растений морфологически дифференцированная эндодерма часто отсутствует или представлена крахмалоносным влагалищем [4]. Наши результаты показали, что в корневищах всех изученных видов эндодерма дифференцирована, находится на разных стадиях развития (рис. 1) и не всегда визуализируется под обычным световым микроскопом. Использование метода флуоресценции позволяет распознать формирование поясков Каспари [21]. Клеточные оболочки эндодермы наиболее развиты у растений *Maianthemum bifolium*. На поперечном срезе корневища отмечены характерные U-образные утолщения клеточной оболочки эндодермы (рис. 1Б). Аналогичные утолщения были отмечены в подземных побегах многолетнего длиннокорневищного злака *Phalaroides arundinacea* [9].

Таким образом, сравнительное изучение анатомической структуры междоузлий корневищ показало, что у видов луговой эколого-ценотической группы *Mentha arvensis* и *Achillea millefolium* коровая паренхима и центральный цилиндр развиты в равной степени, а у лесных видов *P. quadrifolia* и *Maianthemum bifolium* больший объем корневища занимает запасающая паренхима первичной коры. Эти различия могут быть обусловлены таксономическими особенностями, а также различиями в жизненной стратегии видов. *Paris quadrifolia* и

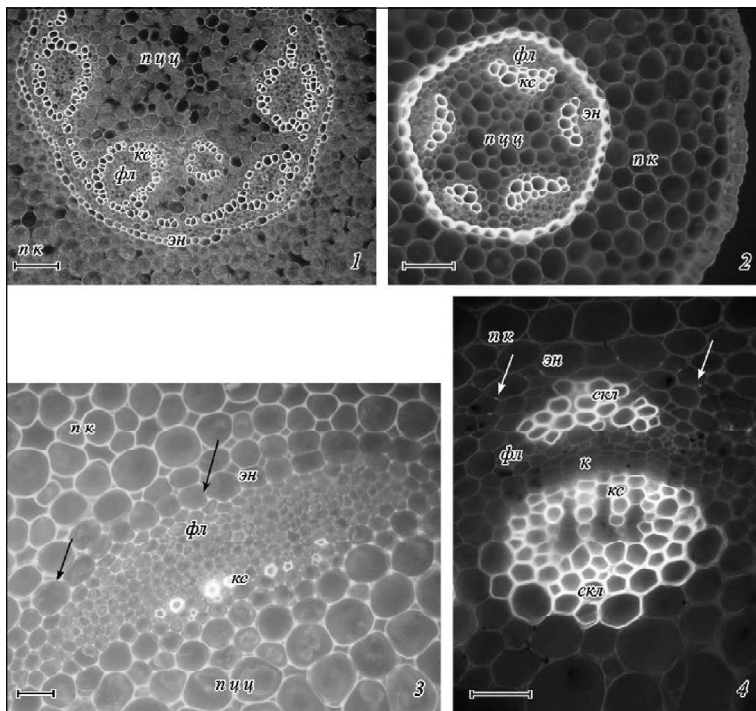


Рис. 1. Строение эндодермы в корневище (поперечные срезы, флуоресцентная микроскопия): *Paris quadrifolia* (октябрь) – морфологически дифференцированная эндодерма (1), *Maianthemum bifolium* (июль) – образование U-образных утолщений клеточных оболочек эндодермы (2), *Mentha arvensis* (октябрь) – эндодерма на стадии формирования изгиба клеточной стенки (3; стрелки) и *Achillea millefolium* (июль) – эндодерма на стадии формирования поясков Каспари (4; стрелки). Масштабная линейка: 1, 2 – 100; 3, 4 – 50 мкм.

Условные обозначения. Здесь и далее: к – камбий, кс – ксилема, пк – первичная кора, пцц – паренхима центрального цилиндра, скл – склеренхима, фл – флоэма, эн – эндодерма.

Maianthemum bifolium – ранневесенние растения с короткой вегетацией, характеризуются медленным ростом корневищ. Это приводит к превалированию функции запаса над проводящей функцией в корневищах. В отличие от лесных видов, луговые растения *Mentha arvensis* и *Achillea millefolium* – быстрорастущие, вегетативно-подвижные виды с

равномерным развитием запасочной и проводящей ткани. Наличие или отсутствие механической ткани в подземных побегах может быть связано с плотностью почвенного субстрата. В лесных сообществах, на глубине обитания подземных побегов корневищных травянистых растений (2-9 см), почва супесчаная с тонколистовой структурой, поэтому механическая ткань в корневищах *Paris quadrifolia* и *Maianthemum bifolium* не развита. Растения *Mentha arvensis* и *Achillea millefolium* растут на более плотных луговых почвах, представленных легким суглинком, что, по-видимому, определяет развитие склеренхимы.

В осенний период в подземных побегах корневищных растений осуществляются структурно-функциональные перестройки, связанные с подготовкой растений к зимнему покою и адаптации к низким температурам [8]. Осенью наблюдали изменения в структуре корневищ изучаемых растений, особенно у *Mentha arvensis* (см. таблицу). Наибольшие изменения выявлены в проводящей системе корневищ растения. Отмечено увеличение числа проводящих пучков в центральном цилиндре за счет повышения количества дополнительных (не основных) пучков в два раза. При этом в основных пучках наблюдали снижение диаметра водопроводящих элементов ксилемы в половину. В результате соотношение первичная кора/центральный цилиндр уменьшается в осенний период.

Показаны сезонные изменения механической ткани корневищ луговых видов *Mentha arvensis* и *Achillea millefolium* (рис. 2). В летний период у *Achillea millefolium* склеренхимная обкладка проводящих пучков отмечена со стороны флоэмы и ксилемы. Осенью обкладка сохраняется только со стороны ксилемы. У *Mentha arvensis* летом четко выражено кольцо механической ткани по периферии центрального цилиндра. К осени склеренхима в подземном побеге *Mentha arvensis* или не выявляется, или слабо развита.

В целом, выявленные существенные изменения в анатомической структуре корневищ в осенний период обусловлены видоспецифичностью, жизненной стратегией и условиями обитания вида. Наибольшие изменения отмечены для растений *Mentha arvensis*, подземные побеги которых характеризуются быстрым ростом, активным ветвлением и ранней партикуляцией. В междоузлиях корневищ, сформированных осенью, наблюдали сокращение объемов механической ткани корневищ. Методом флуоресцентной микроскопии показано отсутствие характерных утолщений клеточных оболочек волокон протофлоэмы и межпучковой паренхимы, характерных для летнего периода (рис. 2). Одной из причин может быть модификация клеточных стенок элементов склеренхимы, клет-

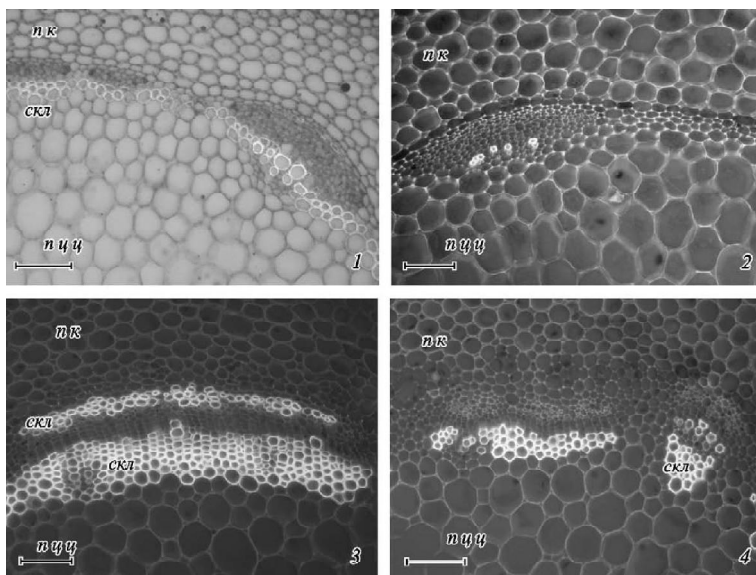


Рис. 2. Склеренхима в центральном цилиндре корневища (поперечные срезы, флуоресцентная микроскопия). *Mentha arvensis*: 1 – июль, 2 – октябрь; *Achillea millefolium*: 3 – июль, 4 – октябрь. Обозначения как на рис. 1. Масштабная линейка – 100 мкм.

ки которой являются живыми у растущих корневищ. В экспериментах на растениях озимой пшеницы было показано, что на начальном этапе процесс адаптации к низким температурам осуществляется за счет дегградации части клеточных структур и их использования в качестве источников углерода и энергии при формировании устойчивой к низким температурам ультраструктуры [6]. Показано [20], что элементы клеточных стенок листьев арабидопсиса (пектин, гемицеллюлоза) в условиях недостатка сахаров при ингибировании фотосинтеза подвергались дегградации. В целом, существует проблема изучения постсинтетических модификаций клеточной стенки растений, связанная со сложностью выделения полимеров, нерегулярностью их строения и локальностью изменений, происходящих в клеточной оболочке [3]. В связи с этим полагаем, что вопрос сезонных изменений клеточных оболочек механических тканей подземных побегов – корневищ – требует дальнейших более детальных исследований.

Заключение

Выявлены закономерности анатомической структуры подземных побегов корневищных растений, обусловленные многолетним развитием и их запасающей функцией. Показано значительное развитие паренхимы первичной коры подземного побега (50-90 % общего объема стебля), внутренний слой клеток которой дифференцируется в эндодерму, иногда со слоистыми вторичными утолщениями. Выявлены особенности анатомии корневищ растений разных эколого-ценотических групп. Более значительное развитие паренхимы первичной коры в междоузлиях стебля корневищ отмечено для растений лесной эколого-ценотической группы (*Paris quadrifolia* и *Maianthemum bifolium*) по сравнению с луговыми (*Mentha arvensis*, *Achillea millefolium*). В корневищах луговых растений обнаружена хорошо развитая механическая ткань, которая редуцируется в осенний период. Наибольшие изменения анатомической структуры корневища в сезоне, связанные с увеличением размера клеток паренхимы, увеличением числа проводящих пучков и снижением диаметра сосудов ксилемы в них, выявлены у подземных побегов *Mentha arvensis*, характеризующихся быстрым ростом, активным ветвлением и ранней партикуляцией. В целом, анатомическая структура гипогеодиадропного побега обусловлена его функциональной активностью, зависит от жизненной стратегии и эколого-ценотических условий обитания корневищных растений.

ЛИТЕРАТУРА

1. Атлас почв Республики Коми / Под ред. Г.В. Добровольского, А.И. Таскаева, И.В. Забоевой. Сыктывкар, 2010. 365 с.
2. Бельков В.П., Омеляненко А.Я., Мартынов А.Н. Регулирование травяного покрова в лесу. М., 1974. 112 с.
3. Горикова Т.А. Растительная клеточная стенка как динамичная система. М., 2007. 429 с.
4. Данилова М.Ф. Эндодерма // Атлас ультраструктуры растительных тканей. Петрозаводск, 1980. С. 307-320.
5. Жукова Л.А., Бердникова О.А. Онтогенез мяты полевой (*Mentha arvensis* L.) // Онтогенетический

атлас растений: научное издание. Йошкар-Ола, 2007. Т. 5. С. 225-229.

6. (Климов С.В.) Способность растений озимой пшеницы закаливаться к морозу связана с особенностями CO₂-газообмена, синтезом биомассы и различных форм водорастворимых углеводов / С.В. Климов, Е.А. Бураханова, Г.П. Алиева и др. // Изв. РАН. Сер. биол., 2010. № 2. С. 210-216.

7. Кондратьева В.В., Кириченко Е.Б., Воронкова Т.В. Гормональные аспекты устойчивости южных форм мяты в средней полосе России // Бюл. ГБС, 2005. Вып. 187. С. 112-119.

8. (Маслова С.П.) Сезонная динамика анатомо-морфологической структуры и содержания фитогормонов и сахаров в подземных побегах *Phalaroides arundinacea* / С.П. Маслова, Г.Н. Табаленкова, С.В. Куренкова и др. // Физиология растений, 2007. Т. 54, № 4. С. 555-561.

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

10. Полянская Т.А. Популяционное разнообразие компонентов травяно-кустарничкового яруса лесных сообществ национального парка «Марий Чорда». Йошкар-Ола, 2006. 156 с.

11. Скупченко В.Б. Вибрационная микротомия мягких тканей. Сыктывкар, 1979. 56 с. – (Сер. Новые науч. методики; Вып. 2).

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

13. (Струпан Е.А.) Анатомическое строение органов кровохлебки лекарственной (*Saguisorba officinalis* L.) и локализация в них дубильных веществ / Е.А. Струпан, О.А. Струпан, Н.Н. Тупсина и др. // Вестн. КрасГАУ, 2010. № 11. С. 107-109.

14. Таршиц Л.Г. Структурное разнообразие подземных органов высших растений. Екатеринбург, 2003. 173 с.

15. Таршиц Л. Г. Анатомия подземных органов высших сосудистых растений. Екатеринбург, 2007. 224 с.

16. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 990 с.

17. Шретер А.И., Чиков П.С., Зайко Л.Н. (ред.). Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений. М., 1983. 340 с.

18. Эзю К. Анатомия семенных растений. М., 1980. 560 с.

19. Cornelissen J.H.C., Thompson K. Functional leaf attributes predict litter decomposition rate in herbaceous plants // New Phytologist, 1997. Vol. 135, № 1. P. 109-114.

20. Lee E.-J., Matsumura Y., Soga K. Glycosyl hydrolases of cell wall are induced by sugar starvation in *Arabidopsis* // Plant Cell Physiol., 2007. Vol. 48, № 3. P. 405-413.

21. Meyer C.J., Seago J.L.Jr, Peterson C.A. Environmental effects on the maturation of the endodermis and multiseriate exodermis of *Iris germanica* roots // Ann. Bot., 2009. Vol. 103. P. 687-702.

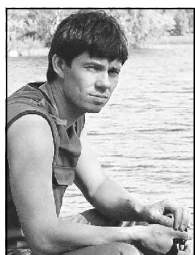
22. Metcalfe C.R., Chalk L. Anatomy of the dicotyledons. Vol. I. Systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject. Oxford (UK): Clarendon Press. 1979. 276 p.

23. Schweingruber F.H., Poschold P. Growth rings in herbs and shrubs: life span, age determination and anatomy // Forest Snow and Landscape Res., 2005. Vol. 79, № 3. P. 195-415. ❖

ИНВАЗИИ КАК ФАКТОР ТРАНСФОРМАЦИИ ПРИРОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ: МЕХАНИЗМЫ САМОПОДДЕРЖАНИЯ И РАССЕЛЕНИЯ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ (НА ПРИМЕРЕ БОРЩЕВИКА СОСНОВСКОГО)

Процесс перемещения живых организмов между странами и континентами Земного шара, получивший в конце XX в. название биологических инвазий чужеродных видов (от лат. *invasion* – вторжение, захват армией чужой территории), существенно усилился из-за роста антропогенной нагрузки на окружающую среду и климатических изменений. В русском языке термин «инвазионный вид» или «инвазивный вид» является морфологической передачей английского словосочетания *invasive species*. Одной из первых обобщающих работ по экологии биологических инвазий стала книга C.S. Elton «The ecology of invasions by animals and plants» (1958 г.). В западной школе изучением инвазионных видов занимаются в рамках инвазионной экологии растений, в России эти виды изучают флористы в составе адвентивных флор регионов, специалисты других направлений с позиции биологии и экологии видов. История становления терминологического аппарата, включающего понятие «инвазионный вид», как в России, так и на Западе непростая [3]. При изучении чужеродных видов часто используют разнообразные терминологические системы, которые часто усиливают разногласия между исследователями. Тем не менее, выдвигаются совместные предложения по унификации терминологии [4], а публикационная активность по этой тематике в отечественной литературе неуклонно растет.

Чужеродные виды трансформируют структуру и функционирование экосистем, гомогенизируют структуру биоты, вытесняют виды-аборигены, переносят заболевания [8]. Ежегодный экономический ущерб от инвазии заносных видов оценивают в США – 137, Индии – 117, Бразилии – 50 млрд долларов [13]. В настоящее время процесс инвазии рассматривают как важный предиктор глобальных экологических изменений [17]. Работы в области теории прогнозирования биологического вторжения и регуляции чис-



И. Далькз



И. Чадин



Е. Мади

ленности чужеродных видов относятся к приоритетным направлениям экологических исследований [16]. Проблемы инвазий обсуждают в специализированных изданиях (*Biological Invasions, Diversity and Distributions*, Российский журнал биологических инвазий), научных и общественных организациях: Международный союз охраны природы (IUCN; <http://www.iucn.org>), Северо-европейская и Балтийская сеть по инвазивным чужеродным видам (NOBANIS; <http://www.nobanis.org>), Европейский консорциум исследователей (DAISIE; <http://www.europealiens.org>), Северо-американская (NAPPO; <http://www.nappo.org>) и Европейская (EPPO; <http://www.eppo.int>) организации защиты растений, Международная группа специалистов по инвазивным видам (ISSG; <http://www.issg.org>), Центр инвазивных видов в Канаде (IAS in Canada; <http://www.ec.gc.ca/eee-ias>), Чужеродные виды на территории России (<http://www.sevin.ru/invasive>). Вопросы, связанные с биологическими инвазиями, решают в рамках двух основных направлений: первое – ликвидация последствий вторжений, второе – предупреждение вторжений. Второе, наиболее эффективное направление включает несколько аспектов: 1) оценка риска инвазий – выявление видов и определение направлений вторжения; 2) снижение риска инвазий – контроль «коридоров», использование карантинных мер; 3) научное и информационно-аналитическое обеспечение – картирование, изучение общих принципов вторжения и его прогноз. Исследованиям биологии чужеродных видов в значительной степени способствует мультидисциплинарный подход.

Инвазионный вид (популяция) – это вид (популяция, группа популяций), успешно прошедший четыре стадии инвазионного процесса (рис. 1): дальний перенос, интродукция, натурализация, распространение, преодолев при этом последовательно шесть барьеров: географический, грани-

цы участков искусственного культивирования, выживание, размножение, распространение, сопротивление окружающей среде на вновь занимаемых территориях в течение достаточного длительного времени [14]. Следует отметить, что сбои в этом процессе могут происходить на любом этапе вторжения и приводят к выпадению претендента на звание «инвазивный» вид. В качестве факторов, определяющих способность к инвазии, рассматривают типы адаптивных стратегий видов, наличие или отсутствие естественных врагов, норму реакции, эффективность использования свободных ресурсов среды, аллелопатию, гибридизацию. Полагают, что восприимчивость естественных сообществ к инвазиям повышается с ростом количества неиспользуемых ресурсов [15], со снижением видового богатства [3].

Классическими примерами вторжения являются последствия интродукции кроликов (*Oryctolagus cuniculus*) в Австралии, распространения водного гиацинта (*Eichhornia crassipes*) и моллюска речной дрейссены (*Dreissena polymorpha*) в водоемах Северной Америки и в системе рек Центральной Европы. Такие виды, как гребневик мнемнопсиса (*Mnemiopsis leidy*) в Черном и Азовском морях, речной бобр (*Castor fiber*), канадский бобр (*C. canadensis*), способные перестроить всю экосистему, называют ключевыми. В ходе выполнения пан-европейского проекта DAISIE проведена инвентаризация более 11 тыс. чужеродных видов Европы. Выделено 100 наиболее вредоносных видов: грибы – три, наземные растения – 18, наземные беспозвоночные – 16, позвоночные животные – 15, водные – 16 и прибрежно-водные – 32 вида (<http://>

Чадин Иван Федорович – к.б.н., зам. директора по научной работе. E-mail: chadin@ib.komisc.ru. Область научных интересов: биологические ресурсы, биологические инвазии, моделирование распространения ресурсных видов растений.

Мади Елена Григорьевна – старший лаборант-исследователь отдела экологии животных. E-mail: madi@ib.komisc.ru. Область научных интересов: программирование.

www.europe-aliens.org/speciesTheWorst.do).

Территория России располагает всеми условиями, необходимыми для биологической инвазии: обширная площадь, высокий уровень антропогенного влияния, инвазивные «коридоры», относительно слабый контроль над перемещением видов, недостаточная информированность населения, качество законодательной базы и ее исполнение. В биосферных резерватах России отмечено 46 видов чужеродных млекопитающих. Особенно активными являются американская норка, ондатра и енотовидная собака [11]. В Приморье доля вселенцев в сообществе речных рыб может достигать 30 % по массе [9]. В заливе Петра Великого в 2007-2009 гг. обнаружено 10 потенциально токсичных и пять новых видов микроводорослей [10]. Флора Средней России насчитывает 52 вида, различающихся по степени натурализации и инвазионному статусу. Ведущими семействами являются Compositae (14 видов), Gramineae (7), Cruciferae и Rosaceae (по 4), Onagraceae (3) [3].

Примером успешной инвазии можно считать распространение за пределы естественного ареала борщевика Сосновского (*Heraclenum sosnowskyi*), кавказского горнолесного субальпийского лугового вида. Географический барьер был преодолен успешно, так как в 1960-1980 гг. борщевик целенаправленно вводили в культуру в Центральном и Северозападном районах СССР в качестве перспективного силосного растения. В Коми АССР был районирован сорт борщевика «Северянин», а в Московской области – сорт «Успех» [1]. Выйдя из-под сельскохозяйственного контроля в конце 80-х годов, борщевик распространился за пределы агроценозов. Экологические барьеры были успешно преодолены благодаря видовым и популяционным особенностям, эффективным механизмам расселения борщевика.

Нами показано, что в процессе натурализации во вторичном ареале на севере борщевик формирует монодоминантные заросли [5-7]. Высокая конкурентоспособность по отношению к травянистым видам природной флоры обеспечивается за счет формирования сомкнутого полога листьев с высокой эффективностью использования ресурсов среды (света, воды), скоростью минерализации. Самоподдержание борщевика тесно связано с численным доминированием ювенильных растений и генетическим со-

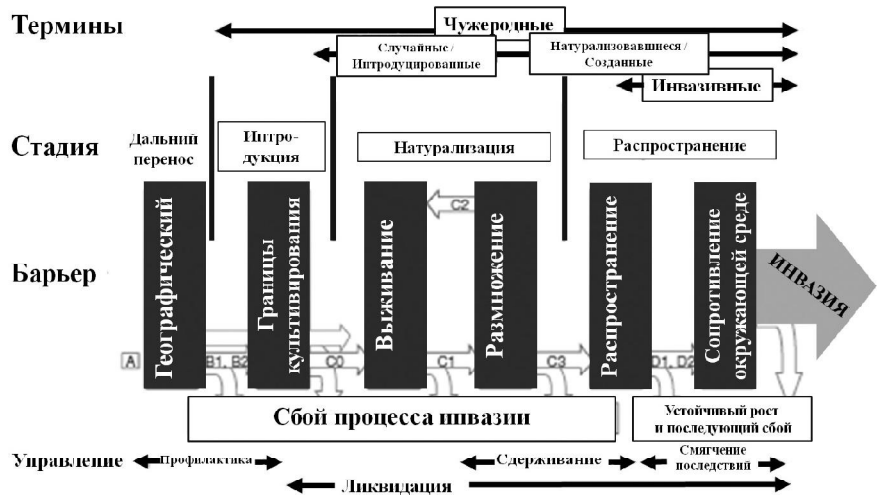


Рис. 1. Стадии вторжения и барьеры для преодоления в процессе биологической инвазии [14].

хранением поликарпических особей в структуре популяции. Быстрое восстановление структуры зарослей происходит за счет наличия постоянного фонда почек, формирующих побеги, интенсивного расходования и обновления почвенного банка семян в течение вегетации, высокой семенной продуктивности. Распространение борщевика обеспечено процессами ближнего и дальнего переноса, а расселение происходит преимущественно по антропогенно нарушенным местообитаниям и ограничивается сравнительно высокими требованиями к условиям почвенного питания. По нашим наблюдениям, растения борщевика способны к частичному внедрению в лесные сообщества с несомкнутым древесным пологом.

Отсутствие данных о распространении борщевика Сосновского затрудняет оценку масштаба влияния данного вида на естественные экосистемы, мониторинг направления и скорости его расселения, планирование и реализацию мер по борьбе с его нежелательными зарослями. Было предложено автоматизировать процесс сбора и отображения данных о географическом распространении растений на базе программного интерфейса (API) сервиса Яндекс.Карты (<https://tech.yandex.ru/maps>). За рубежом и в России существуют похожие информационные ресурсы и сервисы, но они, как правило, ограничены в сборе данных в режиме онлайн: «Борщевик на карте Беларуси» (Беларусь; <http://www.wildlife.by/node/2812>), «Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России» (Россия; <http://www.bookblack.ru/plant/4.htm>), система оповещения природоохранного ведомства о распространении опасных видов растений

(Канада; <http://www.for.gov.bc.ca/hra/Plants/raw.htm>), Глобальная база данных инвазивных видов (<http://www.issg.org/database/species/ecology.asp?si=418&fr=1&sts=sss&lang=EN>), Европейская сеть инвазионных видов (<http://www.nobanis.org/speciesInfo.asp?taxaID=840>).

Нами разработана информационная система «Распространение инвазионных видов растений» (ИС РИВР) для сбора и отображения данных о географическом распространении инвазионных видов растений на примере борщевика Сосновского (<http://proborshevik.ru/map>). ИС РИВР представляет собой базу данных под управлением СУБД MySQL с веб-интерфейсом, созданным с применением языков программирования PHP, JavaScript и программного интерфейса (API) сервиса Яндекс.Карты. В состав документации входят руководства пользователя и администратора, созданные с использованием инструмента DokuWiki (<http://proborshevik.ru/dokuwiki/doku.php>). После регистрации на сайте (<http://proborshevik.ru/map>) пользователь получает возможность вносить сведения о местах произрастания борщевика Сосновского одним из трех способов:

- указанием координат и описаний точек вручную для каждой точки;
- автоматизированным указанием точек обнаружения борщевика путем загрузки массива фотографий в формате JPEG, имеющих географическую привязку, указанную в метаданных на основе стандарта Exif (максимальный размер загружаемого файла 1 Мб, общий объем загружаемых одновременно файлов не должен превышать 10 Мб);

– путем рисования полигонов на векторной карте или спутниковом снимке местности, предоставляемым сервисом Яндекс.Карты. Результаты работы каждого пользователя могут быть просмотрены всеми посетителями сайта (<http://proborshevik.ru>).

На сегодняшний день в базе данных сделано около 4700 записей: фотоснимки с координатами мест произрастания борщевика. Основная часть данных (75 %) собрана маршрутным методом на территории г. Сыктывкар площадью около 35 км² (около 20 % общей площади города). Собранная в реляционную базу информация может быть использована для дальнейшего анализа и моделирования в настольных ГИС. Информационная система предназначена, прежде всего, для исследователей, работающих с инвазивными видами растений; работников региональных и муниципальных учреждений, отвечающих за состояние окружающей среды, здоровье и безопасность граждан, работников Россельхознадзора, Государственной службы по карантину растений. Данные об обнаружении мест произрастания борщевика могут отображаться на карте в виде отдельных точек или круговых кластеров, объединяющих близко рас-

положенные точки (рис. 2). Алгоритм кластеризации учитывает отображаемый масштаб карты.

В результате наших исследований была дана оценка конкурентоспособности инвазивного вида борщевика Сосновского в связи с его распространением в центральных районах Республики Коми. Разработаны инструменты для сбора и отображения данных о географическом распространении инвазивных видов растений, получены сведения о точных местах произрастания борщевика на территории г. Сыктывкар.

Работа выполнена при поддержке проекта № 13-4-028-КНЦ Ориентированных фундаментальных исследований УрО РАН «Моделирование распространения семян и образования новых ценопопуляций инвазивного вида *Heracleum sosnowskyi* Manden. в агроклиматической зоне Республики Коми» и проекта И4 Региональная целевая программа развития вычислительных, телекоммуникационных и информационных ресурсов УрО РАН «Информационная система для сбора и отображения данных о распространении инвазивных видов растений (ИС РИВР)».



Рис. 2. Фрагмент карты-схемы созданной в системе «Распространение инвазивных видов растений» (РИВР) с кластерами мест произрастания борщевика Сосновского на территории г. Сыктывкар (<http://proborshevik.ru/map>). Цифрами обозначено количество мест произрастания.

Актуальная информация по проблеме инвазий борщевиков в свободном доступе представлена на сайте (<http://proborshevik.ru>).

ЛИТЕРАТУРА

1. Андреев Н.Г., Синюков М.И., Тюльдюков В.А. Петр Петрович Вавилов: биобиблиографический указатель. М., 1978. 00 с.
2. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М., 2004. 436 с.
3. Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М., 2009. 494 с.
4. Гельтман Д.В. О понятии «инвазивный вид» в применении к сосудистым растениям // Бот. журн., 2006. Т. 91, № 8. С. 1222-1231.
5. Далькэ И.В., Чадин И.Ф. Влияние глифосатсодержащего гербицида на рост, развитие и функциональные показатели борщевика Сосновского // Изв. Коми НЦ УрО РАН, 2010. № 4 (4), С. 36-41.
6. Далькэ И.В., Чадин И.Ф. Инвазии как фактор трансформации природных экосистем: механизмы самоподдержания и расселения чужеродных видов (на примере борщевика Сосновского) // Закономерности функционирования природных и антропогенно трансформированных экосистем: Матер. всерос. науч. конф. Киров, 2014. С. 23-26.
7. (Далькэ И.В.) Борщевик Сосновского – инвазивный вид в агроклиматической зоне Республики Коми / И.В. Далькэ, И.Ф. Чадин, И.Г. Захой, Р.В. Малышев, Т.К. Головки // Проблемы сохранения биологического разнообразия и использования биологических ресурсов: Матер. II междунар. науч.-практ. конф. Минск (Беларусь), 2012. С. 440-443.
8. Дзебуадзе Ю.Ю. Проблемы инвазий чужеродных организмов // Экологическая безопасность и инвазии чужеродных организмов: Матер. круглого стола всерос. конф. по экол. безопасности России. М., 2002. С. 11-14.
9. Колпаков Н.В., Барабанщиков Е.И., Чепурной А.Ю. Видовой состав, распределение и биологическое состояние чужеродных видов рыб в эстуарии реки Раздольной (залив Петра Великого, Японское море) // Рос. журн. биол. инвазий, 2008. № 2. С. 55-66.
10. (Морозова Т.В.) Фитопланктон балластных вод судов в порту Владивосток / Т.В. Морозова, М.С. Селина, И.В. Стоник и др. // Рос. журн. биол. инвазий, 2010. № 4. С. 45-52.
11. (Павлов Д.С.) Чужеродные виды млекопитающих в биосферных резерватах России / Д.С. Павлов, Ю.Ю. Дзебуадзе, В.В. Бобров и др. // Заповедники России и устойчивое разви-

тие: Матер. юбилейной конф., посвящ. 75-летию Центрально-лесного гос. природного биосферного заповедника. Великие Луки, 2007. С. 60-67.

12. Сацыперова И.Ф. Борщевики флоры СССР – новые кормовые растения. Л.: Наука. 1984. 223 с.

13. Тишков А.А. Биосферные функции природных экосистем России. М.: Наука, 2005. 309 с.

14. (Blackburn T.M.) A proposed unified framework for biological invasions / T.M. Blackburn, P. Pysek, S. Bacher, J.T. Carlton et al. // Trends in ecology and evolution, 2011. Vol. 26, № 7. P. 333-339.

15. Davis M.A., Grime J.P., Thompson K. Fluctuating resources in plant communities: A general theory of inviability // J. Ecol., 2000. Vol. 88, № 3. P. 528-534.

16. (Mack R.N.) Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control / R.N. Mack, D. Simberloff, W.M. Lonsdale et al. // Ecol. Appl. 2000. Vol. 10, № 3. P. 689-710.

17. (Vitousek P.M.) Biological invasions as global environmental change / P.M. Vitousek, C.M. D'Antonio, L.L. Loope et al. // Amer. Scientist, 1996. Vol. 84, № 5. P. 468-478. ❖



КОНФЕРЕНЦИИ



ЛИХЕНОЛОГИЯ В РОССИИ

д.б.н. Т. Головки, к.б.н. Т. Пыстина

Лишайники – устойчивая, саморегулирующаяся ассоциация гриба и водорослей. Присутствие фотосинтезирующего компонента превращает грибной гетеротрофный организм в автотрофную ассоциацию. По разным оценкам в мире насчитывается от 17 до 20 тыс. видов. Лишайники являются неотъемлемым компонентом многих экосистем и растительных сообществ. Распространение лишайников в значительной степени определяется экологическими условиями (климат, наличие и доступность определенных субстратов и т.д.).

В Ботаническом институте им. В.Л. Комарова РАН с 5 по 8 ноября 2014 г. проходила вторая международная конференция «Лишайники в России: актуальные проблемы и перспективы исследований». Конференция была посвящена 300-летию Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН и 100-летию Института споровых растений. Помимо россиян в конференции приняли участие лишайники из Австрии, Беларуси, Великобритании, Латвии, Турции и Чехии. Работало три секции, объединившие доклады по следующим направлениям: 1) Систематика, филогения и флористика лишайников, 2) Биологическое разнообразие лишайников и региональные лишайниковые флоры, 3) Экология и вопросы охраны лишайников.

Конференция убедительно показала, что в области изучения лишайной флоры России достигнуты значительные успехи. Флористические исследования проводятся более чем в 30 регионах. Успешно ведутся работы в малодоступных районах российского сектора Арктики и Антарктики, в Западной и Восточной Сибири, Алтайском крае. Активно развиваются систематические исследования, изучаются лишайники из родов *Blastenia*, *Calogaya*, семейств *Candelariaceae*, *Coenogoniaceae*, *Gylectaceae*, *Umbilicariaceae*. Наряду с хемотаксономией стали широко применяться методы молекулярной филогении и систематики. Определенные успехи достигнуты в экологических и эколого-ценотических исследованиях лишайников, выявлении их роли в формировании растительного покрова, биогеохимических процессах и поддержании стабильности природных экосистем.

Начата реализация масштабного проекта – подготовка и издание фундаментальной сводки «Флора лишайников России». Первый выпуск (2014 г.) был посвящен биологии, экологии, разнообразию, распространению и методам изучения лишайников. Второй выпуск, в котором будет рассмотрено одно из самых крупных семейств макролишайников –

Parmeliaceae – планируется издать в 2017 г. Также в него войдет словарь терминов, используемых в лишайнологии, что позволит однозначно толковать объем тех или иных понятий, их написание на других языках. Последующие выпуски будут издаваться по мере готовности материалов по тем или иным систематическим группам, что предполагает проведение большого объема работ по критическому изучению гербарных материалов, коллекций и сборов авторов, имеющих в литературе сведений. Немаловажное значение для успеха проекта будет иметь вовлечение в его реализацию специалистов из ведущих университетов и научных учреждений страны, наличие целевого финансирования, проведение комплексных экспедиций в малоисследованные районы страны.

Для работы над разделом «Лишайники» Красной книги России решено создать экспертную комиссию на базе лаборатории лишайнологии и бриологии БИН РАН с привлечением ведущих специалистов из различных регионов России. Уже в этом году необходимо представить предложения в Красную книгу России для занесения/исключения видов лишайников, а также изменения категорий статуса охраны видов. В Красной книге России должны быть представлены как виды с узкими ареалами, так и широко распространенные виды, связанные с биологически ценными сообществами, область обитания которых катастрофически сокращается.

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН является одним из ведущих центров изучения лишайников европейского Северо-Востока. В настоящее время в Республике Коми выявлено около 1300 видов лишайников. Современный список объединяет приблизительно 75 % ожидаемого видового богатства лишайников на территории республики. Список охраняемых лишайников включает 82 вида. Популяции подавляющего большинства видов, включенных в Красную книгу Республики Коми, охраняются на территориях природно-заповедного фонда. Создана коллекция лишайников, в основном фонде которой хранится порядка 15 тыс. образцов (около 1000 видов). Институт проводит лишайнологические конференции и школы, материалы по лишайнологии регулярно публикуются и представляются на различных научных форумах в России и за рубежом.

На второй международной конференции по лишайнологии наш Институт был представлен докладами «Влияние рекреации на лишайниковые горные тундры хребта Маньпупунер» (Т.Н. Пыстина, Н.А. Семенова) и «Экофизиология листоватого лишай-



Участники конференции.

ника *Lobaria pulmonaria* в среднетаежной зоне на европейском северо-востоке России» (Т.К. Головки с соавторами). В докладе к.б.н., с.н.с. Т.Н. Пыстиной было показано, что влияние рекреации в горных лишайниковых тундрах проявляется в изменении встречаемости и проективного покрытия растений и лишайников, снижении их жизненного состояния, изменении видового состава, уменьшении габитуса кустистых форм лишайников. Даны рекомендации по оптимизации рекреационной нагрузки, уменьшении последствий губительного для лишайников вытаптывания. В заседании Круглого стола, посвященного вопросам подготовки много-томного издания флоры лишайников России и региональных Красных книг, активное участие приняла Т.Н. Пыстина.

В докладе проф. Т.К. Головки с соавторами были приведены оригинальные данные о морфологической структуре и химическом составе талломов *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. Установлены закономерности изменения параметров фотосинтетической деятельности лишайника в зависимости от освещенности, оводненности и температуры. Показаны экофизиологические адаптации лишайника к климатическим условиям бореальной зоны и сезонным изменениям основных факторов среды. Следует отметить, что вопросы экофизиологии лишайников в России практически не разрабатывают. Поэтому весьма актуально проведение систематических и комплексных исследований биологического разнообразия и эколого-биологических особенностей (с акцентом на выявление физиолого-биохимических механизмов устойчивости), жизнеспособности и экосистемной роли лишайников.

К началу конференции был издан сборник трудов, включающий 58 статей. Участники имели возможность познакомиться с новинками ботанической литературы, приобрести первый выпуск «Флоры лишайников России». Большое впечатление на участников конференции произвел посвященный 300-летию Ботанического института доклад к.б.н. Д.В. Гельтмана, зам. директора Института. Специально для участников конференции была проведена экскурсия по выставке орхидных и бромелиевых, где были представлены живые образцы и экзоты из коллекции ботанического сада. По результатам конференции была принята резолюция о состоянии и первоочередных задачах лихенологии. Организаторы выразили благодарность всем участникам конференции, а также комитету по науке и высшей школе правительства Санкт-Петербурга, Российскому фонду фундаментальных исследований и ФАНО за финансовую поддержку международной конференции.

У НАШИХ КОЛЛЕГ В КРАКОВЕ

д.б.н. Т. Головки

По приглашению польской стороны в конце ноября в рамках Программы сотрудничества РАН с научными учреждениями Польской академии наук состоялся визит сотрудников Лаборатории экологической физиологии растений (проф. Т.К. Головки, к.б.н., с.н.с. О.В. Дымова и к.б.н., н.с. И.Г. Захой) в Краков. Город на р. Висла известен как колыбель польской государственности и центр национальной культуры, науки и образования. В городе сохранились тысячи уникальных старинных зданий, множество домов и дворцов, преимущественно в ренессансном и барочном стиле, свидетели исторических событий – Рыночная площадь и готический Мариацкий костел. Среди других известных строений в старой части города – здание Коллегиум Майус, откуда берет начало Ягеллонский университет. 2014 г. – памятный для Кракова. В этом году польская общественность и европейское академическое сообщество отметили 650-летний юбилей со дня основания университета. Ягеллонский

университет не только бережно хранит традиции, но бурно развивается и по праву занимает место в ряду ведущих университетов Европы. В юбилейный год научное сообщество университета пополнилось Малопольским биотехнологическим центром (МБЦ). Основная задача МБЦ – проведение фундаментальных и прикладных исследований в широкой области биотехнологий, разработка инновационных технологий, координация интересов науки, практики и бизнеса. В новом здании на площади 3600 м² разместились шесть отделов и 25 специализированных лабораторий, оборудованных современной материально-технической базой и уникальными приборами для проведения исследований в области микробиологии, физиологии, нейробиологии, молекулярной и клеточной биологии, моделирования и биоинформатики, биоремедиации, разработке нового поколения антибиотиков и противовирусных препаратов, культивирования стволовых клеток и использования их в лечении болезней,

получения моноклональных антител, факторов апоптоза, фотосенсоров и биомаркеров. Ожидается, что МБЦ станет уникальной площадкой для кооперации ученых мирового уровня, подготовки профессиональных кадров. Уже создан и начал работать филиал лаборатории Макса Планка (Германия), объединяющий Центр национальных научных исследований Франции (CNRS), Университет Киото и Национальный институт агробиологических наук в Tsukuba. Возглавил проектирование и руководство МБЦ наш давний друг и коллега Казимиерж Стржалка, руководитель Департамента физиологии и биохимии растений на Факультете биохимии, биофизики и биотехнологии Ягеллонского университета.

В Институте физиологии растений ПАН нас принимали проф. Збигнев Мишальский и Анджей Скововский. Мы участвовали в работе семинара, где магистры и аспиранты докладывали результаты своих исследования в области молекулярно-генетических

основ устойчивости различных видов культурных растений. В лабораториях института проводятся физиолого-биохимические исследования, объектами которых являются не только культурные, но и дикорастущие виды. Большое внимание уделяется холодо- и морозоустойчивости, устойчивости к болезням и вредителям, фундаментальным проблемам клеточного сигналинга, фотосинтеза, питания растений.

Большое впечатление произвел Институт ботаники ПАН. Институт существует с 1953 г. Проводит исследования в области эволюционной систематики, фитогеографии, геоботаники, флористического разнообразия, теоретической и прикладной экологии. Помимо проведения исследований на территории Европы, Институт активно участвует в изучении флор Арктики и Антарктики, Африки, Северной и Южной Америки, Азии, Австралии. Наряду с классическими методами, широко применяются методы молекулярного (секвенирование ДНК) и экомического анализа, культуры водорослей и грибов и т.д. На базе Института работает Центр докторальных исследований, проводится обучение в области биологических наук, разрабатываются различные образовательные курсы. Впечатляют Ботанический музей и Гербарий, Экологическая библиотека, Архив фильмов о природе, сравнительно недавно открытый Центр научных книг, Издательская база. Институт издает журналы *Polish Botanical Journal*, *Acta Palaeobotanica*, *Fragmenta Floristica et Geobotanica Polonica*, а также монографическую серию *Polish Botanical Studies*.

По приглашению доктора Люцины Слива мы посетили Лабораторию лишайности и познакомились с Гербарием лишайников, который содержит свыше 64 тыс. каталогизированных видов. Это самый крупный в Польше гербарий, в нем представлены виды лишайников из различных регионов страны и частей света. Гербарий сосудистых растений – один из крупнейших и старейших в Европе, хранит более 607 тыс. листов с растениями со всего мира. В нем имеются листы, датированные XVII–XVIII вв. Гербарий бриофитов содержит около 206 тыс. видов и входит в двадцатку крупнейших гербариев мира.

Встречи с польскими коллегами были весьма продуктивными. Нам удалось обсудить результаты, полученные в рамках выполнения проекта «Физиолого-биохимические механизмы адаптации растений к природным и антропогенным факторам» (руководители: проф. Т. Головка и проф. З. Ми-



Встреча с польскими коллегами. Слева направо: проф. А. Корнаш, к.б.н. И.Г. Захой, проф. К. Турнау, проф. А. Скочовский, проф. К. Стржалка, проф. Т. Головка, к.б.н. О. Дымова, проф. З. Мишальский.

шальский); провести изучение флуоресцентных показателей листьев, характеризующих состояние и активность работы фотосистем, и получить их изображение на приборе FluorCAM (PSI, Brno, Czech Republic); наметить перспективы продолжения совместных исследований. Один из показателей результативности нашего сотрудничества – подготовка и издание в 2014 г. монографической сводки «Photosynthetic pigments – chemical structure, biological function and ecology», где значительная часть научного материала, касающаяся структурной организации хлоропластов, биосинтеза и метаболизма пигментов, была представлена польскими коллегами.

Древний Краков, Вавельский королевский замок, музей Ягиеллонского университета, зал в Коллегиум Майус, в котором проходили большие университетские церемонии и приветствовали польских королей, где на стенах размещены портреты известных польских деятелей и профессоров, где до сих пор стоят резные лавки и проводят присуждение степени доктора наук, не могут никого оставить равнодушными. Кажется, что в Кракове доминирует история, но вместе с тем приглядевшись, можно почувствовать, что этот город устремлен в будущее. Это будущее неумоимо создают наши польские коллеги – университетские профессора и ученые.



С д-ром Люциной Слива (вторая справа).

The handbook of plant and crop physiology / Ed. M. Pessaraki. Boca Raton–London–N.-Y. (Fl. USA): CRC Press. Taylor & Francis Group, 2014. 1215 p.

«Handbook» в переводе с английского означает «руководство». Сводки с таким названием весьма распространены за рубежом. Это удобная форма обобщения большого объема современных сведений в той или иной области знаний. Как правило, их пишут специалисты и профессионалы. Первый опыт нашего участия в написании материалов для «Handbook» случился в 1998 г. по инициативе американского коллеги, ныне покойного, – профессора Бруса Смита из Университета Бригема Янга (штат Юта). За прошедший период наши статьи появлялись в нескольких изданиях.

В 2014 г. увидела свет третья редакция «Handbook of plant and crop physiology». Идейный вдохновитель и редактор тома д-р Мохамед Пессаракли (Mohammad Pessaraki) – профессор Школы наук о растениях Колледжа сельского хозяйства и наук о жизни Аризонского университета (School of plant sciences, College of agriculture and life sciences, University of Arizona, USA). В подготовке книги приняли участие 105 авторов из 17 стран. По сравнению с предыдущими изданиями было обновлено свыше 90 % материала, что делает книгу уникальным современным источником информации по физиологии растений.

Книга состоит из девяти тематических частей, включающих 43 главы, в которых представлены новые данные о физиологических процессах, клеточных и молекулярных механизмах роста и развития растений, реакции на стрессовые условия, влиянии климатических изменений (потепление, повышение концентрации CO₂ в атмосфере) на рост и продуктивность. Одна из частей книги полностью посвящена вопросам применения биоинформатики и многомерного моделирования в физиологии растений. Многочисленные таблицы, рисунки и иллюстрации облегчают восприятие сложного материала. Этому способствуют и тысячи слов, включенных в предметный указатель. Наш вклад в книгу – четыре оригинальные главы:

Garmash E.V. Role of alternative respiratory pathway in plants: some metabolic and physiological aspects (Chapter 5. P. 139-156).

Markarov A.M., Golovko T.K. Growth orientation of underground shoots: stolons and rhizomes and aboveground creeping shoots in perennial herbaceous plants (Chapter 6. P. 157-166).

Maslova S.P. Structure and metabolism of underground shoots in perennial rhizome-forming plants (Chapter 7. P. 167-178).

Tabalenkova G.N., Golovko T.K. Physiology of crop productivity in cold climate (Chapter 16. P. 333-342).

В главе 5 на основе имеющихся в литературе сведений и результатов собственных исследований рассмотрена роль энергетически малоэффективного альтернативного пути дыхания. Сформулированы перспективы изучения механизмов регуляции митохондриального дыхания в растительных клетках. Главы 6 и 7 посвящены малоисследованной области физиологии – структурно-функциональной организации и регуляции ростовых ориентаций подземных побегов многолетних травянистых растений. В сжатой форме авторам удалось познакомить научную общественность с оригинальными представлениями об эволюции диатропизма, привести неоспоримые доказательства гипотезы о том, что корневища и столоны представляют собой относительно автономные структуры с собственной морфофизиологической программой роста и развития, показать роль фитохромной системы верхушки подземных побегов в поддержании подземного роста. В главе 7 рассмотрены физиологические факторы и закономерности продукционного процесса культурных растений в холодном климате. Показано влияние комплекса климатических и эдафических условий на формирование продуктивности основных сельскохозяйственных культур.

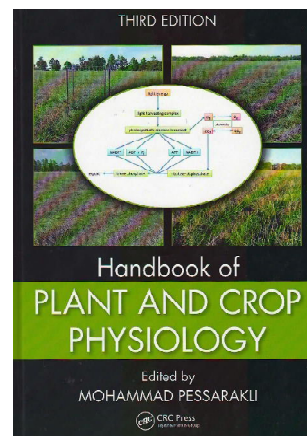
В целом, книга обеспечивает всестороннее рассмотрение актуальных проблем физиологии, представляет новую информацию о процессах жизнедеятельности на разных уровнях организации – от клеточного до целостного растения. В такой информации нуждаются не только студенты и молодые ученые, специализирующиеся в области наук о жизни и растениях, она также будет полезна и интересна для специалистов и профессионалов.

* * *

Photosynthetic pigments – chemical structure, biological function and ecology / Eds. T.K. Golovko, W.I. Gruszkeski, M.N.V. Prasad, K. Strzalka. – Syktyvkar, 2014. – 448 p. – (Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences).

Солнечное излучение играет важную роль в жизнедеятельности живых организмов как источник энергии и информации. Значение солнечной радиации для зеленых растений отражено в терминах фотобиологии, рассматривающей такие явления, как фотоморфогенез, фотопериодизм и фотосинтез. Любое фотобиологическое явление требует участия молекул, поглощающих свет. Такие молекулы называют *пигментами*. Они представляют собой довольно сложные и крупные структуры. Растения содержат разнообразные пигменты, большинство из них можно отнести к одной из четырех основных групп: беталаины, каротиноиды, хлорофиллы и флавоноиды.

Книга «Photosynthetic pigments – chemical structure, biological function and ecology» (Фотосинтетические пигменты: химическая структура, биологические функции и экология) большого коллектива авторов посвящена пигментам, играющим центральную роль в фундаментальном процессе – фотосинтезе. Фото-



синтетические пигменты – хлорофиллы, каротиноиды и фикобилины (входят в состав пигментных систем красных водорослей и цианобактерий) – ответственные за поглощение энергии света на фотофизической стадии, осуществляют преобразование энергии в фотохимических реакциях фотосинтеза, являются важнейшими компонентами электронтранспортной цепи в тилакоидах хлоропластов. Подсчитано, что ежегодно на нашей планете трижды обновляется около 300 млн т хлорофиллов, а суммарная годовая продукция каротиноидов достигает 100 млн т. Трудно переоценить важность пигментов в биологии и тот интерес, который они вызывают у исследователей. Поэтому каждая новая работа и тем более сводка по пигментам привлекают большое внимание.

В подготовку данной книги внесли вклад 38 авторов из Австрии, Австралии, Бангладеш, Германии, Индии, Польши, России и Японии. Это специалисты в области изучения структурной организации, биохимии, биофизики, физиологии и экологии пигментных систем растений.

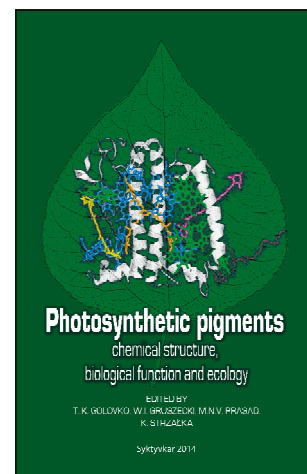
Книга состоит из пяти частей, включает 23 главы, написана на английском языке и издана в Сыктывкаре. В первой части представлены материалы по химической структуре основных классов фотосинтетических пигментов и организации хлорофилл-белковых комплексов. Особое внимание уделено поглощению и переносу энергии между фотосинтетическими пигментами, механизмам фотопротекции и диссипации энергии. Во второй части рассмотрены вопросы биосинтеза и деградации фотосинтетических пигментов. Приведены данные о развитии пигментного аппарата и функциях пигментов в зеленеющих проростках. Третья часть включает главы, посвященные физиологии пигментных комплексов высших растений, их роли в фотосинтезе и защите фотосинтетического аппарата. Дополняют информацию сведения о величине хлорофилльного индекса культурных растений – показателе, важном для объективной оценки потенциала продуктивности, что важно для селекционно-генетических исследований и выведения новых сортов.

В наибольшей по объему четвертой части сосредоточена информация об особенностях структурной организации и функционировании пигментной системы различных видов и экологических групп растений. Приведены сведения о влиянии стресс-факторов (например, температура, свет и тяжелые металлы) на пигмент-белковые комплексы и их адаптивные реакции. В завершающей пятой части рассмотрены полезные методы и подходы к изучению динамики пигментов и дистанционной оценке состояния растительности. Следует отметить, что авторы не ограничились рассмотрением пигментов как важной составляющей фотосинтетического аппарата растений. В книге также приведена информация о практическом использовании растительных пигментов в зеленых технологиях, их значении для здоровья человека.

Книга о пигментах адресована исследователям широкого профиля, будет полезна как для узких профессионалов, так и для студентов, магистров и аспирантов. Ознакомившись с книгой, читатели получат новую информацию о фотосинтетических пигментах и современном состоянии исследований в этой области биологии. К достоинствам книги следует отнести четкое изложение, дополненное таблицами, рисунками и схемами, лаконичный стиль, обширную библиографию, наличие предметного указателя и перечня упоминаемых растений. В предисловии высказана надежда, что данная книга будет способствовать дальнейшему прогрессу исследований фотосинтетических пигментов, их практическому использованию в биотехнологиях, пищевой, фармацевтической и косметической промышленности.

Заказ на книгу можно оформить по адресу: 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28. Ольга Васильевна Дымова. Заявку можно прислать по e-mail: dymovao@ib.komisc.ru.

Т. Головки
профессор, доктор биологических наук



ЭКСКУРС В ИСТОРИЮ



ИЗ ВОСПОМИНАНИЙ В.М. ШВЕЦОВОЙ

Физиологи растений состояли в штате нашего учреждения практически во все без исключения периоды его существования. В военные годы их число пополнилось за счет эвакуированных сотрудников северных баз Академии наук и исследователей из Москвы. С осени 1941 г. в числе сотрудников научной базы АН СССР работала группа известных физиологов растений во главе с доктором биологических наук, позже академиком РАН Андреем Львовичем Курсановым. По обрывочным сведениям, сохранившимся до нашего времени, группа занималась разработкой физиологических основ долгосрочного хранения картофеля, овощей и семенников овощных культур, изучала питательную ценность дикорастущих растений. После реэвакуации основной массы приезжих специалистов часть исследователей оста-



Валя Швецова. 1964 г.

лась в Сыктывкаре, значительно укрепив кадровый состав научной базы. В 1944 г. База Академии наук в Коми АССР была преобразована в Коми филиал Академии наук СССР, в структуре которого было организовано несколько подразделений, в том числе лаборатория экспериментальной биологии. Она объединяла физиологов и биохимиков растений. Лабораторией руководил Александр Семенович Быстрозоров. В 1949 г. в эту лабораторию пришла после окончания Карело-финского государственного университета Елена Степановна Болотова. Поступила в аспирантуру. В те годы руководители республики требовали от науки решения практических задач. В частности, внимание уделялось развитию растениеводства и чуть ли не в первую очередь – овощеводству. Елене Степановне было предложено заняться овощными культурами. Ее руководителем стал академик ВАСХНИЛ Виталий Иванович Эдельштейн, который был в нашей стране самым авторитетным специалистом в этой области. Виталий Иванович одобрил тему, но сильно сократил список предлагаемых для изучения растений. Томаты остались как один из главных объектов исследования. Все запланированные исследования Е.С. Болотова завершила в срок, написала диссертацию, которая получила высокую оценку и была представлена к защите. Ею были разработаны биологические и технологические основы возделывания томатов в центральной зоне Коми АССР. Урожайность томатов зависела от погодных условий нашего северного лета. Она могла понизиться до нуля в холодные вегетационные периоды с ранними заморозками, поэтому томаты не прижились в колхозах. Елена Степановна не увидела практической пользы от результатов своей работы и отказалась от защиты диссертации. Однако ее рекомендациями долгое время пользовались огородники на приусадебных участках и начинающие городские овощеводы, которые появились вместе с созданием дач вокруг города. На мой взгляд, куда более ценным в незащищенной работе был метод, который автор придумала для изучения связи продуктивности растения с величиной листовой поверхности и формой куста. Этот метод Елена Степановна применила в совместной работе с Петром Петровичем Вавиловым по оценке влияния микроклиматических условий на продуктивность посевов. Метод совершенствовался и позднее позволил выполнить уникальный комплекс исследований по связи чистой продуктивности фотосинтеза с продуктивностью растений в посевах.

В начале 1950-х годов началось крупное реформирование сельского хозяйства в стране. После поездки в Америку Никиты Сергеевича Хрущева начался настоящий бум вокруг кукурузы. Повсеместное ее внедрение получило политический размах и стало обязательным. Так, кукуруза оказалась на наших северных полях и попала в круг интересов физиологов растений.

Мой приезд в Коми пришелся на эти времена. Получила направление на работу после окончания химико-биологического факультета Пермского (тогда Молотовского) государственного университета. О Сыктывкаре раньше ничего не знала. Добраться до него можно было двумя путями: поездом до Котласа, а потом паромом. Это заняло бы два или три дня. Однако оказалось, что существует и короткий путь – самолетом, через Киров. Именно этим путем 26 августа 1957 г. я была доставлена самолетом АН-2 в столицу Коми АССР всего за час. Сыктывкар встретил меня прекрасной солнечной погодой. Город поразил чистотой, какой-то веселостью, уютом и большим количеством зелени. Деревянные дома преоб-

ладали. Поражало, что у них не только крыши, но и стены были раскрашены во все цвета радуги. Раньше ничего подобного мне видеть не приходилось. Тогда по городу курсировал только автобус № 1, но он, как и сейчас, в нашу сторону не поворачивал. Шла пешком по деревянным тротуарам улицы Советской до поворота на площадь. Сама площадь, покрытая толстым слоем песка, была огромной. По ее бокам стояли два деревянных двухэтажных дома. Слева, в покрашенном зеленой краской домике, располагался сельскохозяйственный техникум, справа, точно в таком же, но солнечно-желтом доме – главпочтамт. Почти перед самым входом в него паслась черная коза. Она была привязана длинной веревкой к здоровенному колу, вокруг которого и бегала.

Впереди, с возвышенности к площади как бы стекала дорога. Ее окаймляли деревянные тротуары и многоцветные деревянные дома, утопающие в зелени. Большинство из них были двухэтажными. Дорога наверху заканчивалась двумя учреждениями: Коми государственным педагогическим институтом и Коми филиалом Академии наук СССР. А дальше, до горизонта шел жиденький лесок. Самым первым меня принял Петр Петрович Вавилов, председатель президиума Коми филиала АН СССР, после короткой беседы с которым я отправилась в отдел биологии, где мне предстояло работать в должности старшего лаборанта с Е.С. Болотовой. Заведующий отделом биологии Константин Алексеевич Моисеев выделил мне рабочее место в биохимической лаборатории под началом Маргариты Ивановны Александровой в кабинете № 14 и познакомил с Еленой Степановной. Первый день работы в поле хорошо запомнился. Транспортным средством служил небольшой грузовик без тента. Сидели на досках, уложенных поперек кузова. Дорога шла через село, потом сворачивала к нашим участкам. После поворота она резко ухудшилась. Болотистая почва дороги была выстелена бревнышками, связанными между собой. Неожиданно нас сильно трянуло, грузовик замер, а я почему-то оказалась стоящей в кузове в обнимку с бревном, которое торчало из пола прямо перед моим носом.

Наш участок располагался выше дороги и блистал выставочной красотой. Дорожки между культурами и вариантами опытов, как и подъездные дороги, были тщательно вычищены. Перед каждой делянкой стояли белоснежные деревянные этикетки с ярко-красными номерами опытов. Значительную долю нашего опытного поля занимали теплолюбивые томаты и кукуруза. Крепкие, не очень высокие растения томатов были богато украшены крупными зелеными плодами. Кукуруза, которую я раньше видела только в кино, была представлена скоро- и позднеспелыми сортами. Первые были низкорослы, коренасты, но несли на стеблях по несколько початков. Растения позднеспелых сортов початков не имели, но были сильно облиствлены и по высоте иногда превышали три метра. Мой восторг заметила Елена Степановна и тут же его остудила, сказав, что лето было очень теплым, а в холодное, с ранними заморозками лето прошлого года многие растения погибли. Тогда высота сохранившихся растений не превышала метра. Чуть позднее я познакомилась еще с одним удивительным растением. Это был борщевик Сосновского. Небольшая плантация, первая и тогда единственная в республике, занимала маленький угол поля (20×30 м). Я заменила лаборантов Галину Васильевну Тырышкину и Антонию Федоровну Шурыгину, которые долечивали ожоги от борщевика. По настоянию Елены Степановны, я надела зеле-

ный «фирменный» плащ, хотя был теплый солнечный день, взяла измерительную линейку и вошла внутрь делянки. Там ощущался восхитительный запах, напоминающий запах лесной земляники. На поверхности почвы не было видно ни одного сорняка. Подумала, что это от недостатка света. Огромные темно-зеленые блестящие листья, до конца верхушек которых я с трудом дотягивалась, перехватывали свет. Внутри травостоя была густая тень. При росте 180 см я свободно проходила под пологом листьев. Тогда ни у кого, а у меня и подавно, не могла даже зародиться мысль о том, что это красивое мощное растение всего через несколько десятков лет проявит победную агрессию против местной флоры и растительности и станет настоящей бедой для земледельцев и животноводов не только таежной части нашей северной республики, но и прилегающих территорий соседних областей.

После окончания полевого сезона моя работа продолжилась в лаборатории вместе с М.И. Александровой. Набор анализов, которые нужно провести, был велик. Надо было определиться с выбором методик. Благодаря моей университетской наставнице, Валентине Николаевне Наугольных, ссылку установили быстро – «Методы биохимического исследования растений» М.Н. Смирновой-Иконниковой под редакцией А.И. Ермакова (1952 г.). Однако в Сыктывкаре книгу найти не удалось. Мы разыскали ее в Ленинграде и после отчаянных просьб получили в подарок от сотрудников ВИРа им. Н.И. Вавилова. Возвратившись, приступили к аналитической работе, но шла она не очень гладко из-за перебоев с водопроводной водой и сомнительного качества дистиллированной воды, которую покупали на лесозаводе. Электрические сети не выдерживали нагрузок, предлагаемых нами. Работу осложнял еще и недостаток лабораторной посуды и реактивов.

Заявки выполняли с большим опозданием или вообще не выполняли. Выручали активно работающие в филиале лаборатории – агрохимии и геохимии, а также аптекоуправление и зооветснаб, снабжение которых тогда уже было отменено налажено. Кое-что удавалось сделать в наших экспериментальных мастерских, где кроме мастеров по металлу работали стеклодув и столяр. Сейчас многое кажется забавным. Например, заказанные пипетки и бюретки поступили в филиал через два или три года после заявленного срока. Заказывали нескольких сотен штук, а получили большой контейнер. Незабвенный Александр Федорович Любушин, заместитель председателя президиума по хозяйственной части, хватался за голову. В склад не помещалось. Часть высококачественного немецкого «стекла» разместили в подвальном помещении только что построенного жилого дома. Сколько могли, разобрали по лабораториям. Обменивали их на другие виды посуды в аптекоуправлении и зооветснабе. Зато, насколько я помню, о дефиците пипеток и бюреток забыли на многие, многие годы. Веселый случай, из середины 50-х годов, вспоминала Нина Васильевна Чебыкина. Тогда наша единственная машинистка филиала отредактировала заявленную агрохимиками соль Мора, на соль моря, потом исправила написанное, для благозвучия, на морскую соль, которая и поступила к нам в количестве полутора центнеров.

Тем временем отдел биологии пополнился новыми специалистами. В 1959 г. в отдел биологии по приглашению Коми филиала АН СССР пришли выпускники моей родной кафедры Анна Михайловна Швецова и Ирина Ставровна Каневчева. Заведующий отделом К.А. Моисеев заинтересовал Анну Михай-

ловну предложением заняться регуляцией продуктивности растений гербицидами, дефолиантами и десикантами. Ирина Ставровна остановила свой выбор на исследованиях белкового обмена. Однако в 1960 г. она вынуждена была уехать, ее здоровье не выдержало нашего климата. На замену себе она уговорила свою бывшую однокурсницу оставить работу школьной учительницы и приехать к нам. Так в середине июля 1960 г. в нашем коллективе появилась Любовь Кузьминична Грунина, которая взялась за организацию исследований протеинового комплекса у растений с различным типом обмена веществ. В этот период нехватка лабораторной площади стала критической – восемь аналитиков на два небольших химических стола, один вытяжной шкаф, один кран с холодной водой, которую подавали с перебоями. Работали в две, иногда в три смены. Дополнительные 24 кв. м нам выделили в 1961 г. В кабинет № 17 подвели воду, пристроили вытяжной шкаф. Мы стали «обрастать» оборудованием, появилась первая скоростная центрифуга, современные аналитические весы. В этом же кабинете, годом позднее, был установлен спектрофотометр СФ-4 и страшно дефицитный в те времена ФЭК, химико-аналитические работы пошли веселее.

А вот Е.С. Болотовой становилось все труднее управляться с организацией и обустройством полевых опытов. Список изучаемых культур расширялся. Появился силосный подсолнечник, потом картофель, клевер, топинамбур. Требовались толковые помощники. Нам повезло – летом 1961 г. на Вьльгортской биологической станции появился новый агроном, Светлана Владимировна Куренкова. Нам удалось заполучить ее в наш коллектив на должность старшего лаборанта с обязанностями агронома. В 1962 г. еще одной помощницей Елены Степановны стала совсем юная Валентина Ивановна Прошева. Она работала и одновременно училась в вечерней школе рабочей молодежи. В 1964 г. после окончания школы с золотой медалью она поступила на биофак Ленинградского государственного университета, но специализировалась, к нашему сожалению, не по физиологии. Сейчас она известный специалист в своей отрасли, доктор наук, профессор, но до сих пор помнит время работы в нашем коллективе. В самом конце 1961 г. по приглашению Петра Петровича Вавилова из Свердловска приехал Михаил Павлович Рошчевский, только что ставший кандидатом биологических наук. Его жене, Руфи Александровне, физиологу растений, было предложено место в нашем коллективе. Она уже имела опыт научной работы, связанный с изучением минерального питания



В посевах кукурузы. Слева направо сверху: П.П. Вавилов, Г.В. Тырышкина, В.М. Швецова, Е.С. Болотова. Второй ряд: Л.П. Кононова, В.И. Прошева, сидит Л.К. Грунина.

растений. Это нам очень подходило, тем более, что за агрохимическим состоянием наших участков уже вела тщательное наблюдение Нина Васильевна Чебыкина. Так сложился коллектив лаборатории физиологии растений, которая вошла в состав Института биологии при его образовании.

Контуры предстоящих исследований вырисовывались все отчетливее. Нарботанные раньше материалы подсказывали направление и перспективу развития. Например, данные Н.В. Чебыкиной о выделении CO_2 из почвы и распределении его по профилю посева поставили вопрос о количестве CO_2 , который перехватывается растениями. Чтобы связать величину «перехвата» с внешними условиями и состоянием растений, требовалось знание фотосинтеза. Так появилась новая работа – определение интенсивности фотосинтеза. Дело не стали откладывать в долгий ящик. Нина Васильевна выделила мне из своих запасов несколько колб, которые она использовала для определения дыхания почвы по Макарову, а я начала с их помощью определять интенсивность фотосинтеза по Коссович. Это трудоемкий и далеко не точный метод, и мы искали более современный. Наиболее подходящим оказался метод Ф.З. Бородулиной. Она модифицировала классический метод определения фотосинтеза по прибавке массы на единицу площади листа, вместо массы она измеряла количество углерода по методике, принятой у почвоведов. Метод оказался удобным и информативным. Он стал еще более приемлемым благодаря еще одной удачной модификации, которую выполнили уже сотрудники нашего Института: Антонина Алексеевна Поповцева, Надежда Аполлоновна Чермных и М.П. Рощевский. Это один из примеров разрастания объема исследований, а если учесть, что каждый из нас, кроме участия во всем комплексе исследований, отвечал за какую-то одну конкретную его сторону, работы было выше головы.

Как бы там ни было, но к концу 1962 г. направление исследований лаборатории физиологии растений обрело свою форму. Актуальность их определяла необходимость создания высокопродуктивного сельскохозяйственного производства. В то время республика бурно развивалась, росло население, которое требовало коренного ускорения сельскохозяйственного производства. С нас требовали создания научных основ для разработки технологии возделывания завезенных высокопродуктивных растений. Петр Петрович Вавилов, который создал наш коллектив и с самого начала был его идейным вдохновителем, взял на себя труд быть научным руководителем первой пятилетней темы лаборатории. Она называлась так – «Пути повышения продуктивности растений при помощи агротехнических приемов». Цель и задачи исследования, которые были поставлены перед нами, требовали перехода на новый методический и методологический уровень. Аналитическая база уже позволяла это сделать, а вот квалификация исполнителей еще отставала. Надо было учиться. К счастью, Институт имел достаточно финансовых средств на командировки, и сотрудники лаборатории хорошо их использовали. Мы быстро нарабатывали творческие связи со специалистами крупных научных учреждений в Москве (МГУ, ИФР АН СССР, Институт биохимии, Институт микробиологии, Главный ботанический сад, ТСХА), Ленинграде (БИН АН СССР, ЛГУ), Минске (Институт биологии АН БССР), Петрозаводске (Институт биологии Карельского филиала АН СССР). Несколько позднее были налажены связи с уникальной лабораторией

Адольфа Трофимовича Мокроносова в Свердловске.

Петр Петрович Вавилов после присуждения докторской степени принял предложение своего учителя академика Н.А. Майсурына возглавить кафедру растениеводства в Сельскохозяйственной академии им. К.А. Тимирязева. Петр Петрович уехал, но остался нашим научным руководителем. Близился конец пятилетки. Мы получили результаты, которые позволяли характеризовать качественные и количественные зависимости растений от внешних факторов на всех этапах роста и развития. В условиях нашего региона недостаток тепла и элементов минерального питания в почвах выступают главными природными факторами, ограничивающими продуктивность растений. Надо было исследовать механизмы неблагоприятного воздействия этих факторов на посевы и попытаться найти способы их минимизации. Думали, разговаривали, бесконечно беспокоили Петра Петровича. Он впервые настойчиво заговорил о подготовке диссертационных работ, считая это первостепенным делом. Тогда мне это было не очень понятно, и я старалась перевести разговор на обсуждение наших первых солидных работ, которые готовили к печати, или на обсуждение предстоящих исследований.

Творческая жизнь бурлила тогда не только в нашей лаборатории, но и во всех других подразделениях Института. После одного из ученых советов, где Исмаил Сыддыкович Хантимер отчитывался о работе на сеяных лугах в Воркуте, он подошел ко мне, чтобы спросить, почему на Севере растения не стареют. Сначала этот вопрос мне показался не просто глупым, а идиотским. Попросила его уточнить вопрос, поскольку к той поре я еще не бывала севернее Сыктывкара и не могла сообразить, о чем речь. Исмаил Сыддыкович уточнил, и я поняла, что мне немедленно надо увидеть эти самые нестареющие травы. Случай быстро представился. Приехал профессор Александр Иннокентьевич Толмачев, чтобы с группой геоботаников сделать ежегодное описание растительности на участках близ Воркуты, за состоянием которых он наблюдал много лет. Мне удалось поехать с ними. Маршрут был продолжительным. Все, что делали геоботаники, подробно и ярко комментировал профессор Толмачев. В результате я поняла суть вопроса И.С. Хантимера, но к его вопросу добавилось несколько своих, на которые тоже хотелось, но не получалось ответить.

Не помню, как мы обсуждали результаты моей поездки. Помню только решение в число изучаемых объектов включить травы, произрастающие в тундре. Поехала к Петру Петровичу. Он был против, считая это несвоевременным делом. Однако жизнь растений в экстремальных условиях его интересовала, и он дал себя уговорить. После возвращения из Москвы долго разговаривали с Ниной Степановной Котелиной. Она предложила начать работу с сеяных лугов, которые были заложены И.С. Хантимером и на которых она сама работала вместе с ним. Наше начинание она поддержала в ученом совете, что позволило быстро получить финансирование экспедиционных работ. Доброжелательная помощь Нины Степановны, ее внимание к нашим действиям при подготовке к экспедиции во многом определили успешное начало нашего знакомства с тундрой.

Был июнь 1965 г. Мы, «пятеро смелых», отправились в Воркуту. Это была первая для каждой из нас экспедиция, и мы еще не задумывались, что она откроет нам перспективу новых интереснейших исследований.