

Российская академия наук
Отделение биологических наук РАН
Научный совет РАН по физиологии растений и фотосинтезу
Общество физиологов растений России
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
Институт физиологии растений им.К.А. Тимирязева РАН
Министерство образования и науки Российской Федерации
Сыктывкарский государственный университет

**VI СЪЕЗД
ОБЩЕСТВА ФИЗИОЛОГОВ РАСТЕНИЙ РОССИИ**

**МЕЖДУНАРОДНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ
«СОВРЕМЕННАЯ ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ:
ОТ МОЛЕКУЛ ДО ЭКОСИСТЕМ»**

*18-24 июня 2007 г., Сыктывкар, Республика Коми,
Россия*

**МАТЕРИАЛЫ ДОКЛАДОВ
В ТРЕХ ЧАСТЯХ**

Часть 3

Сыктывкар 2007

УДК 581.1

055(02)7

Современная физиология растений: от молекул до экосистем:
Материалы докладов Международной конференции (в трех частях).
Часть 3. (Сыктывкар, 18-24 июня 2007 г.). – Сыктывкар, 2007. –
504 с. (Коми НИЦ УрО РАН).

Представлены материалы Международной конференции, посвященной рассмотрению проблем современной физиологии растений – науки об интеграции и регуляции физиологических функций на различных уровнях организации фитосистем в процессе онтогенеза и адаптации. Особое внимание уделено обсуждению вопросов интеграции знаний, полученных при исследованиях на молекулярном, субклеточном, клеточном, организменном и фитоценоотическом уровнях.

Часть 3 включает материалы по клеточной биологии и биотехнологии, физиологии трансгенного растения, продукционному процессу. Рассмотрены различные аспекты преподавания физиологии растений в университетах и вузах, значение фитофизиологии в формировании представлений о роли и месте растений в глобальной экологии.

Для биохимиков, физиологов и молекулярных биологов растений, специалистов в различных областях экспериментальной ботаники и экологии.

Редакционная коллегия:

Т.К. Головки (отв. редактор), Вл.В. Кузнецов, Г.А. Романов,
О.В. Дымова (отв. секретарь)

*Проведение Международной конференции
и VI Съезда ОФР поддержано Российским фондом
фундаментальных исследований (грант № 07-04-06041)*

ISBN 978-5-89606-326-1

© Коми научный центр УрО РАН, 2007
© Институт физиологии растений
им. К.А. Тимирязева РАН, 2007

Симпозиум 5

**ФИЗИОЛОГИЯ ФИТОСИСТЕМ
И ГЛОБАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ**

**ELEVATIONAL CHANGE IN WOODY-TISSUE CO₂ EFFLUX RATES
IN A TROPICAL MOUNTAIN RAINFOREST IN SOUTH ECUADOR****A. Zach, V. Horna, Ch.R. Leuschner**Albrecht-von-Haller-Institute for Plant Sciences, University of Göttingen,
GöttingenE-mail: alzac@gmx.de

Much uncertainty exists about the magnitude of woody tissue respiration and its environmental control in highly diverse tropical moist forests. In a tropical mountain rainforest of South Ecuador, we measured the apparent diurnal gas exchange of stems and coarse roots of trees from representative families along an elevational transect with plots at 1050 m (mean air temperature: 19.4 °C), 1890 m (15.7°) and 3050 m a. s. l. (10.6°). Stem and root CO₂ efflux of 11 to 19 tree individuals per stand from dominant families were investigated with an IRGA gas exchange system; in addition, stand microclimate was continuously monitored. Substantial variation in respiratory activity among different species and different tree individuals was found at all sites. We measured mean daily CO₂ release rates from stems (R_s) to decline 5-fold from 1.27 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ at 1050 m to 0.24 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ at 3050 m, indicating that temperature homeostasis of stem respiration does not exist in this altitudinal transect. Mean daily CO₂ release from coarse roots (R_r) showed a decreasing tendency from 0.26 to 0.17 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ with altitude (differences not significant).

Thus, a remarkable shift from a relatively high respiratory activity of stems compared to coarse roots at lower montane elevation to an apparent equivalence of stem and root CO₂ efflux rates at high elevation occurred. We conclude that stem respiration, but not root respiration, greatly decreases with elevation in this transect which is caused by a large reduction in stem growth, but not of root growth, at high elevations.

**КОЭФФИЦИЕНТ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ ЭФФЕКТИВНОСТИ
КАК ПОКАЗАТЕЛЬ СТРЕССА****Photosynthetic efficiency coefficient as indicator of stress****Н.Г. Акиншина¹, А.А. Азизов¹, Т.А. Карасёва², Э.О. Клозе²**¹ Национальный университет Узбекистана, г. Ташкент² INNO-Concept GmbH, StrausbergE-mail: nat_akinshina@mail.ru, ceo@inno-concept.de

Неблагоприятные факторы окружающей среды, как биологического, так и антропогенного происхождения, оказывают стрессовые воздействия на растения. В ходе адаптации к ним в раститель-

ных организмах происходит цепь сходных реакций в ответ на отрицательные воздействия разной природы. Этот процесс можно разделить на две фазы. На первой фазе, фазе защитного торможения метаболизма, наблюдается комплекс неспецифичных общебиологических реакций, таких как снижение общей активности синтетических процессов, деградация белоксинтезирующего аппарата, катаболизм биополимеров, синтез стрессовых белков, увеличение синтеза и активация гидролитических ферментов, образование необходимых для защиты клеток соединений и др. В процессе второй фазы, если интенсивность и длительность катаболических процессов при стрессе не вышли за рамки необратимых изменений, ведущих к гибели, формируются адаптации растений к повреждающим воздействиям.

Таким образом, нарушения скорости фотосинтеза и дыхания могут указывать на стресс и ухудшение состояния растения. Однако проведенные исследования показали, что интенсивность газообмена – слишком экологически лабильный показатель. Невозможно на основании только снижения/повышения интенсивности фотосинтеза или дыхания однозначно сделать вывод об ухудшении/улучшении физиологического состояния растения. В связи с этим нами предлагается другой показатель стресса растения и оценки качества среды его обитания – *коэффициент фотосинтетической эффективности* – отношение скорости продукции кислорода к скорости его потребления в единицу времени с единицы поверхности. Этот относительный коэффициент объединяет в себе характеристику двух важнейших физиологических процессов в жизни растений и объективнее, чем интенсивность газообмена, отражает физиологическое состояние данного растения в данном местообитании.

Следует отметить, что $K_{фэ}$ – видоспецифичный и очень чувствительный по отношению к факторам среды обитания показатель. Обнаружено, что у растений, произрастающих в сложных условиях городской среды (высокой запыленности, загазованности, отсутствии ухода), он ниже, чем у тех же видов, произрастающих в естественных местообитаниях или в хороших условиях выращивания и ухода. В работе рассчитаны $K_{фэ}$ для 14 исследованных видов растительности г. Ташкент. Выявлены виды декоративных растений, наиболее устойчивые к условиям городской среды.

Исследования проводились с применением прибора Plant Vital®5000 (INNO-Concept GmbH, Германия), работа которого основана на прямой регистрации концентрации молекулярного кислорода в среде. С помощью данного устройства можно легко и быстро измерять фотосинтетическую активность и скорость дыхания как в полевых, так и лабораторных условиях. Причем можно оценивать состояние и наземных, и водных зеленых растений.

**ЛЕКТИНЫ ПШЕНИЦЫ И СОИ: ВОЗМОЖНАЯ РОЛЬ
В ФОРМИРОВАНИИ РАСТИТЕЛЬНО-БАКТЕРИАЛЬНЫХ СИМБИОЗОВ****The wheat and soya lectins: their possible role in the establishment
of plant-bacterial symbioses**

Л.П. Антонюк, Ю.Н. Садовникова, В.Е. Смирнова, Е.Ф. Соболева,
А.В. Шелудько

Институт биохимии и физиологии растений и микроорганизмов РАН,
г. Саратов

E-mail: molbiol@ibppm.sgu.ru

Накопленные к настоящему времени данные убедительно свидетельствуют о том, что в природных условиях высшие растения всегда колонизированы микроорганизмами, причем последние играют активную роль в адаптации растения к среде обитания. В большинстве исследованных случаев микробы вовлечены в такие процессы, как (i) обеспечение минерального питания растения, (ii) его устойчивость к различным стрессовым факторам, (iii) защита растения от фитопатогенов. Молекулярные механизмы, обеспечивающие формирование и функционирование устойчивых растительно-микробных систем, остаются мало изученными. Считается, что в формировании симбиозов высших растений и бактерий (включая симбиозы, образуемые ростстимулирующими ризобактериями) принимают участие не только низкомолекулярные сигналы (липохитоолигосахариды, ацилгомосеринлактоны и др.), но и вещества белковой природы – лектины, некоторые ферменты.

Ранее, при исследовании модельной системы пшеница-*Azospirillum brasilense* Sp245, было установлено, что один из экскретируемых растением белков (агглютинин зародышей пшеницы, АЗП) оказывает существенное влияние на метаболизм и поведение азоспириллы. Присутствие данного лектина в среде роста изменяет целый ряд значимых для симбиоза аспектов поведения и метаболизма азоспириллы, в том числе (i) азотфиксацию и транспорт аммония за пределы бактериальной клетки, (ii) продукцию бактерией ИУК, (iii) размножение бактерий в жидкой среде, (iv) изменение индивидуальной и коллективной подвижности.

В задачи данного этапа работы входило: выяснить, влияет ли АЗП на рост и распространение *A. brasilense* в вязких средах, охарактеризовать влияние двух лектинов (пшеницы и сои) на рост *Bradyrhizobium japonicum*, а также связывание с поверхностными структурами этой бактерии. Интерес к *B. japonicum* в нашем случае был продиктован тем, что лектин сои (SBA – soybean agglutinin) важен для формирования эффективного симбиоза сои с данной бак-

терией, а также тем, что (бради)ризобии не только образуют клубеньковые симбиозы с соей и другими бобовыми, но и выделяются экспериментаторами как эндофиты пшеницы, томатов, риса и других небобовых растений.

Установлено, что АЗП в концентрации $1.4 \cdot 10^{-8}$ М стимулирует рост *A. brasilense* Sp245 на полужидкой среде. Увеличение числа жизнеспособных клеток при росте бактерии с лектином составляло 1.5-4.3 раза; при этом число крупных колоний (более 4 мм) было в полтора раза выше, чем в контроле, в то время как число мелких (менее 2 мм) снижалось примерно в два раза. Анализ коллективных форм подвижности азоспирилл (выборка – 3240 колоний) показал, что АЗП влияет на коллективное распространение бактерий. Так, его присутствие в среде снижало частоту встречаемости доминирующего фенотипа роения (формируются концентрические колонии) и повышало частоту встречаемости смешанного фенотипа – когда часть популяции распространяется с образованием агрегатов. Так как азоспириллы визуализируются на корнях высших растений обычно в виде агрегатов, предполагается, что АЗП, стимулируя распространение азоспирилл агрегатами, способствует колонизации корневой системы пшеницы этими бактериями.

Эксперименты с *B. japonicum* М-8 показали, что лектин сои стимулирует размножение бактерий при их росте на жидкой среде. SBA был активен при концентрациях 0.05, 5 и 50 мкг/мл и вызывал статистически достоверное, но невысокое (17-46 %) увеличение числа жизнеспособных клеток при их оценке традиционным чашечным методом. Замена SBA на АЗП в среде культивирования бактерии приводила к ингибированию роста *B. japonicum*.

Лектин сои индуцировал лектиновую активность ризобияльных клеток (в тесте реакции гемагглютинации). Получены экспериментальные данные, позволяющие думать, что наблюдаемая нами индукция не связана с увеличением экспонированности бактериального лектина на поверхности *B. japonicum*, а обусловлена высокоафинным связыванием SBA с бактериальными клетками. АЗП, в отличие от лектина сои, вызывал лишь незначительную индукцию гемагглютинирующей активности клеток; зарегистрировать факт его связывания с ризобияльными клетками в использованных нами тестах не удалось.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что растительные лектины вносят вклад в формирование растительно-бактериальных симбиозов. Лектин пшеницы, вероятно, принимает участие в колонизации корневой системы растений пшеницы азоспириллами, а лектин сои – в формировании симбиоза сои с ее природным симбионтом *B. japonicum* М-8.

Работа поддержана грантом Президента РФ (проект НШ-6177.2006.4).

**БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ
И КОМПОНЕНТЫ УГЛЕРОДНОГО БЮДЖЕТА
В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ПЕЧОРСКОГО БАССЕЙНА**

**Biological efficiency and components of the carbon budget
of the forest ecosystems in the Pechora basin**

К.С. Бобкова, Э.П. Галенко, В.В. Тужилкина
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар
E-mail: *bobkova@ib.komisc.ru*

Лесные массивы Печорского бассейна выполняют важную роль в углеродном цикле биосферы Северного полушария. Покрытая лесом площадь этого региона равна 17 млн. га. В меридиональном направлении она располагается в притундровой зоне и северной и средней подзонах тайги. Хвойные занимают 85, лиственные фитоценозы – 15 % территории. В основном леса представлены старовозрастными древостоями, хвойных – 80, лиственных – 44 % лесопокрытой площади. Запасы органической массы в хвойных фитоценозах разных типов леса равны: в притундровой зоне – 21-95, в северной – 70-140, в средней подзонах тайги – 86-210 т/га. Прирост фитомассы составляет соответственно 1.0-3.0, 2.9-7.5, 5.0-10.5 т/га в год. В лиственно-хвойных сообществах, в зависимости от стадии их развития, величина нетто-продукции значительно варьирует – от 3.0 до 14.0 т/га в год. С опадом ежегодно возвращается 48-87 % массы прироста.

Коренным ельникам черничным средней и северной тайги характерен положительный баланс углерода. Сообщества данных типов являются хотя и небольшим (0.2-0.4 т/га в год), но резервуаром для стока углекислого газа. В коренных ельниках долгомошного количество углерода в истинном приросте несколько меньше, чем в черничных типах сообществ. А сфагновые ельники в отдельных случаях могут быть и источником углерода. Средневозрастные, припевающие сосняки и лиственно-хвойные насаждения как в северной, так и средней тайге являются довольно мощным стоком углерода. Чистая продукция фитомассы в них составляет 2.5 и 6.0, а углерода – соответственно 1.2 и 2.8 т/га в год.

Леса Печорского бассейна играют положительную роль в механизме снижения глобального парникового эффекта. В частности, фитоценозы региона ежегодно накапливают 58 млн. т фитомассы или 27 млн. т углерода, из них 63.5 % депонируется в древостоях. В этом процессе исключительно велика роль хвойных сообществ, которые ежегодно закрепляют 87 %. В мягколиственных лесах депонируется 13 %, или 3.5 млн. т углерода от общего накопления углерода в лесных экосистемах бассейна.

**ВОЗРАСТНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ГАЗООБМЕНА
ПОБЕГОВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ****Age-related gas exchange of branches scots pine shoots****В.К. Болондинский**Институт леса Карельского НЦ РАН, г. Петрозаводск
E-mail: vbolondinsky@krc.karelia.ru

На протяжении нескольких лет на опытных участках в 50 км к северу от г. Петрозаводск проводили исследования CO_2 -газообмена побегов сосны. Использовалась многоканальная газометрическая установка на базе газоанализатора Infracal-4, а также система Li-6200 (фирма LiCor). Внешние факторы измерялись стандартными методами. Расчет фотосинтеза осуществлялся на сухой вес хвои. Длительно CO_2 -газообмен на охвоенных побегах разного возраста в основном изучался на 45-55-летних деревьях сосняка черничного свежего, на побегах текущего года и однолетних – непрерывно, на 2-4-летних побегах – эпизодически.

В ранний период вегетации CO_2 -газообмен однолетних и двухлетних побегов отличается незначительно. В начале мая средние величины суточного баланса CO_2 -газообмена составили у них соответственно 24 и 22 мг CO_2 /г·сутки. В период интенсивного роста (середина июня) балансы для однолетнего, двухлетнего и трехлетнего побегов составили соответственно 105, 85 и 70, а после окончания ростовых процессов (вторая половина августа) – 36, 20 и 18 мг CO_2 /г·сутки. В другой год с засушливым августом это соотношение в среднем было 30, 14 и 12, а в один из жарких дней – 24, 8 и 7 мг CO_2 /г·сутки, т.е. наблюдалось существенное уменьшение фотосинтеза у побегов старших возрастов. У побегов текущего года в этот день поглощение CO_2 составило около 40 мг CO_2 /г·сутки. Суточные балансы растущих побегов становились положительными во второй половине июня, когда хвоя достигала длины 12-13 мм. При этом средние величины за декаду приростов хвои и побегов были высоки и составляли 1.2 и 4.6 мм в сутки. Темновое дыхание растущих побегов было также весьма значительным. В начале июля средние величины суточных балансов растущей и однолетней хвои составили соответственно 84 и 128, а в конце месяца 103 и 91 мг CO_2 /г·сутки, т.е. фотосинтез у новой хвои стал примерно на 10 % был выше, чем у прошлогодней. Это состояние сохранялось более полутора месяцев. В конце сентября после небольших ночных заморозков (до -3°C) оно резко изменилось – 35 и 6.3 мг CO_2 /г·сутки.

Интересен факт, что с середины августа до конца сентября балансы побегов текущего года практически не изменялись и составляли в среднем 35.8 ± 2.8 мг $\text{CO}_2/\text{г}\cdot\text{сутки}$. При этом среднесуточная температура воздуха уменьшилась с 14 до 3 °С и освещенность более чем в два раза. Величины CO_2 -газообмена однолетнего и более старших побегов хорошо коррелировали с факторами внешней среды, в то время как CO_2 -газообмен побега текущего года сохранялся удивительно постоянным, и даже сразу не отреагировал на сильное снижение инсоляции и температуры (вплоть до отрицательных величин). Возможная причина такого поведения заключается в высокой активности ферментов, оводненности хвои и низком сопротивлении карбоксилирования. Только при усилении заморозков в октябре фотосинтез побегов текущего года сравнялся с таковым у однолетнего, а в последние дни октября после нескольких морозных дней стал устойчиво ниже (на 15-20 %).

Исследования фотосинтеза на разновозрастных деревьях сосняка лишайникового показали, что полученные закономерности в основном сохраняются, но величины суточных балансов у однолетних побегов снижаются примерно на 20-25, у побегов текущего года – на 15-20 %. В сильную засуху в июне фотосинтез у двухлетних побегов был на 70 % ниже, чем у однолетних, а у трехлетних вообще был равен нулю. В августе в период, когда деревья не испытывали недостатка почвенной влаги, максимальный фотосинтез наблюдался у хорошо освещенного благонадежного подростка – 8 мг $\text{CO}_2/\text{г}\cdot\text{час}$, далее следовал побег в верхней части кроны доминирующего дерева (35 лет) – 6 мг $\text{CO}_2/\text{г}\cdot\text{час}$. У затененного подростка и ветвей в нижней части кроны доминирующего дерева даже при наибольшей освещенности фотосинтез не превышал соответственно 5 и 3.5 мг $\text{CO}_2/\text{г}\cdot\text{час}$. Эти различия связаны как с адаптацией фотосинтетического аппарата к определенным условиям освещенности, так и величиной запроса на ассимиляты в конце периода вегетации, связанной с восстановлением корневой системы, пострадавшей во время летних засух, и запасов, израсходованных деревом в период интенсивного роста при сниженном фотосинтезе из-за большого устьичного сопротивления. Вряд ли возраст деревьев играет здесь какую-либо роль.

Таким образом, наибольшие различия в интенсивности CO_2 -газообмена обнаружены у растущей и однолетней хвои. Наблюдается четкая тенденция снижения фотосинтеза с увеличением возраста хвои. Возможно, одна из причин этого явления – необратимые изменения части хлоропластов во время сильных морозов в конце зимы, сопровождающихся высокой инсоляцией. При этом в ходе вегетации соотношения величин фотосинтеза могут изменяться в зависимости от фенофаз, напряженности факторов среды, местообитания дерева, почвенных условий.

**ДИНАМИКА РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ^{14}C -АССИМИЛЯТОВ,
НЕСТРУКТУРНЫХ УГЛЕВОДОВ И ФИТОГОРМОНОВ
У ОДНОЛЕТНИХ И МНОГОЛЕТНИХ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ
В ХОДЕ ВЕГЕТАЦИИ В СВЯЗИ С ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СТРАТЕГИЕЙ**

**The dynamics of ^{14}C -assimilates, non-structural carbohydrates
and phytohormones in annual and perannual herbs during
the vegetation according to ecological strategy**

Р.А. Борзенкова, М.Ю. Яшков, Е.Н. Шулятьева
Уральский государственный университет, г. Екатеринбург
E-mail: *Irina.Kiselyova@usu.ru*

Жизненные формы растений сформировались в результате отбора разной направленности и отражают способ адаптации к разным условиям обитания. Соотношение между жизненными формами и типами экологических стратегий видов различно. Однолетние травы, как правило, рудералы (R), а среди травянистых многолетников имеются конкуренты (C), стресс-толеранты (S) и виды со смешанными типами стратегий. С другой стороны, конкурентами являются деревья и кустарники, а стресс-толерантами – многие полукустарники. Ранее было проведено сравнение групп видов с разными типами экологических стратегий по комплексу структурно-функциональных характеристик независимо от жизненных форм на одном этапе вегетационного периода – фазе цветения.

В данной работе сравнивали однолетние растения (рудералы) и травянистые многолетники с конкурентным типом стратегии (по пять видов в каждой группе) в ходе вегетации в естественных условиях Среднего Урала. Результаты показали, что для однолетних видов в начале вегетации в период преимущественного роста листьев и в фазе бутонизации-цветения характерна более высокая скорость фотосинтеза по сравнению с многолетними конкурентами. Более интенсивный фотосинтез у однолетников сопровождался повышенным оттоком ^{14}C -ассимилятов из листьев и преимущественным распределением ^{14}C -углерода в стебли и генеративные органы. Интенсивность экспорта у них положительно коррелировала с содержанием моно- и олигосахаридов в листьях и с накоплением растворимых сахаров, крахмала и других неструктурных полисахаридов в генеративных органах.

У многолетних видов транспорт продуктов фотосинтеза в фазе бутонизации-цветения преобладал в подземные органы при менее интенсивном оттоке из листьев. Эта закономерность сохранялась и в более поздние периоды вегетации, т.е. многолетние растения уже во время бутонизации-цветения начинают формировать запас пи-

тательных ресурсов. Поступление ^{14}C -ассимилятов в подземную часть коррелировало с накоплением там растворимых сахаров. У многолетников было повышенное содержание неструктурных полисахаридов во всех органах, особенно в подземной части. Кроме того, в подземных органах происходило постепенное увеличение цитокининов, что способствовало аттрагированию ассимилятов, и возрастанию АБК, которая, как известно, связана с осуществлением запасающей функции.

В период плодоношения суммарное содержание неструктурных углеводов в подземных органах многолетников увеличивалось, тогда как у однолетних – снижалось, по сравнению с фазой бутонизации-цветения. Это свидетельствует о мобилизации углеводов у однолетних рудеральных видов, прежде всего на формирование семян, так как содержание неструктурных углеводов в генеративных органах этих растений увеличивалось и положительно коррелировало с более высоким соотношением концентраций АБК/цитоконины.

Весной в период отрастания листьев и в фазе бутонизации содержание неструктурных полисахаридов в подземной части многолетников снижалось, что говорит о реутилизации отложенных в запас ассимилятов. Реутилизуются, очевидно, не только питательные вещества, но и фитогормоны, что было показано ранее на картофеле. Действительно, у многолетников в начале вегетации в листьях было более высокое содержание цитокининов, что согласуется с низким оттоком ассимилятов. Это позволяет использовать продукты фотосинтеза в большей степени на собственный рост и обеспечивает быстрое отрастание и формирование большой площади листьев уже в начале вегетации, поддерживая высокую относительную скорость роста. Это в свою очередь определяет меньшую зависимость многолетних растений от условий среды и дает им преимущество в освоении ресурсов. У однолетних растений формирование ассимиляционного потенциала зависит в начале вегетации от «текущего» фотосинтеза, что создает и большую зависимость однолетних от действия факторов среды. Даже небольшой стресс (затенение, водный или температурный) будет влиять на рост. Поэтому рудеральные виды, как правило, занимают открытые местообитания.

Таким образом, результаты показывают, что характер физиологических и биохимических процессов у однолетних и многолетних видов с разным типом экологической стратегии позволяет объяснить особенности жизненного цикла этих растений и их адаптацию к определенным местам обитания.

СОДЕРЖАНИЕ ХЛОРОФИЛЛА И АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ЛИСТА
ВЫСОКОГОРНЫХ РАСТЕНИЙ ДЖЕРГИНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА
(ЗАПАДНОЕ ЗАБАЙКАЛЬЕ)

Chlorophyll content and anatomic leaf structure of alpine plants
in Djerginskii reserve-park

М.Г. Буинова, М.И. Кирикова

Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, г. Улан-Удэ
E-mail: buinova@biol.bsc.buryatia.ru, kirikovama@mail.ru

Территория исследований охватывает бассейн верхнего течения р. Баргузин на стыке трех хребтов – Икатского, Баргузинского, Южно-Муйского в пределах Республики Бурятия. Рельеф высокогорный с четко выраженными хребтами и глубокими обширными межгорными котловинами с абсолютными высотами 569-2574 м над ур. моря. Климат определяется его географическим положением в центре Азиатского материка и характеризуется резкой континентальностью (до 92-95 по Ценкеру), суровостью и засушливостью. Средние годовые значения температуры в южной части заповедника варьируют от -2.6 до -5.3 °С, в горных районах – от -2.9 до -6.6 °С. Годовые амплитуды среднемесячных температур достигают 46-51 °С. Почвенный покров горно-таежных территорий составляют горные мерзлотно-таежные и горные мерзлотно-глеево-таежные типы почв. Годовое количество осадков в высокогорьях Джергинского заповедника достаточно высокое и составляет 1400-1600 мм, большая часть из которых (до 90 % от всего количества) выпадает в теплое время года, в основном в июле-августе, а в зимнее (февраль-март) – в среднем 1-5 мм в месяц. По ботанико-географическому районированию Байкальской Сибири территория исследования относится к Прибайкальскому округу Забайкальской провинции Восточно-Сибирской подобласти светлохвойных лесов Евразийской хвойно-лесной области. В лесном поясе широко распространены леса из лиственницы Гмелина с багульниковым подлеском, а верхнюю часть лесного пояса обычно образуют моховые и лишайниковые лиственничные редколесья, нередко с ярусом из кедрового стланика или березы растопыренной. В гольцовом поясе ландшафтообразующую роль играют горные тундры со значительным снежным покровом, не успевающим растаять за теплый период. Здесь отмечены сообщества с доминированием *Rhododendron adamsii*, *Rh. aureum*, *Pyrola rotundifolia*, *P. asarifolia*, *Mertensia serrulata* и др.

Исследование содержания суммы зеленых пигментов 21 вида проведено в трех точках Баргузинского хребта: в средней части лесного пояса (790-1060 м), в верхней части лесного пояса (1500 м) и в гольцовом поясе (2200 м над ур. м). Как показали исследова-

ния, содержание хлорофиллов в листьях одних и тех же растений по мере увеличения высоты над уровнем моря постепенно уменьшается: в средней части лесного пояса на высоте около 1060 м над ур.м. оно составляет 1.51 ± 0.01 , на верхней границе леса – 1.41 ± 0.03 и в подгольцовом поясе – 1.21 ± 0.02 мг/г сырой массы. Соотношение между хлорофиллами *a* и *b* повышается с увеличением высоты над уровнем моря, но различия небольшие. Так, в средней части лесного пояса оно составляет 2.4, на верхней границе леса – 2.8, а в подгольцовом – 2.9. Такое явление вполне закономерно: чем больше затененность, тем больше содержание хлорофилла *b* в листьях растений. Содержание хлорофилла обусловлено анатомическими особенностями листьев высокогорных растений. Для листа большинства видов характерны толстая амфистоматическая пластинка, крупные эпидермальные клетки с прямыми боковыми стенками на адаксиальной стороне и извилистыми – на абаксиальной, многочисленные устьица, особенно на нижней стороне листа, слегка погруженные в мезофилл. Мезофилл дифференцирован на два-три слоя клеток палисадной ткани плотного сложения и два-три иногда и шесть-семь рядов рыхло сложенных клеток губчатой ткани. Таким образом, по анатомическому строению лист высокогорных растений психроморфной световой структуры с дорзивентральным типом мезофилла; особенностью является сочетание пейноморфоза – толстая листовая пластинка с мощно развитой кутикулой и кожистость листьев, плотное сложение клеток палисадной паренхимы с гигроморфозом – большая толщина губчатой паренхимы с крупной водоносной полостью, слабое развитие механических тканей и небольшое число крупных устьиц. Все перечисленные признаки являются следствием их адаптации к суровым условиям высокогорий, таким как низкие температуры, вечномёрзлотные почвы и, в связи с этим, высокая, чаще избыточная, влажность воздуха и почвы.

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В СПЕКТРЕ ГЛИАДИНОВЫХ БЕЛКОВ ЗЕРНА ПШЕНИЦЫ КАК РЕЗУЛЬТАТ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ «ГЕНОТИП-СРЕДА»

Quantitative modifications in the wheat grain gliadin spectrum resulting from the «genotype × environment» interaction

Г.И. Букреева, Е. Е. Мельникова, В.К. Плотников

Краснодарский научно-исследовательский институт сельского хозяйства
им. П.П. Лукьяненко, г. Краснодар
E-mail: molbiokniish@mail.ru

Генетически детерминированный электрофоретический спектр запасных белков зерна зерновых культур используется на практике для паспортизации сортов; качественно спектр строго сортоспе-

цифичен. Однако количественные соотношения белковых компонентов в спектре меняются в зависимости от условий окружающей среды и степени спелости зерна. Регуляция генов запасных белков в созревающем зерне злаков в значительной мере осуществляется на посттранскрипционном уровне как следствие дифференциальной стабильности мРНК, которая зависит от кодирующего ее гена и условий окружающей среды (Плотников В.К. Генетико-физиологическая детерминация распада мРНК злаков *in vitro*//Успехи современной биологии, 2003, № 1). В целях косвенной проверки этого молекулярного механизма формирования эффекта взаимодействия «генотип-среда» были предприняты исследования вариабельности количественных соотношений компонентов глиадиновых белков в электрофоретическом спектре спирторастворимых запасных белков озимой мягкой пшеницы сорта Есаул селекции Краснодарского НИИСХ им. П.П. Лукьяненко. Пшеницу выращивали в полевых условиях при различных нормах высева и дозах применения минеральных удобрений и пестицидов. Всего изучили 35 вариантов опыта. Электрофоретический спектр глиадинов подвергали компьютерному денситометрированию на сканере. В результате исследований было выявлено, что в спектре глиадинов сорта Есаул имеется 13 глиадиновых компонентов. Анализ количественных соотношений этих компонентов в 35 вариантах опыта позволяет полагать, что четыре компонента имеют нестабильную мРНК (относительная вариабельность содержания компонента в спектре – 117 условных единиц); три компонента – мРНК средней стабильности (относительная вариабельность – 44 единицы). Содержание остальных шести компонентов варьировало незначительно (11 условных единиц), что позволяет предполагать относительно высокую стабильность мРНК этих белков.

Таким образом, показано, что различные генетически детерминированные компоненты в электрофоретическом спектре глиадинов пшеницы по-разному реагируют на изменение условий окружающей среды. До 30 % компонентов отличаются очень высокой зависимостью синтеза от условий выращивания растений. Предполагается, что количественные изменения в синтезе этих белков определяются степенью вариабельности стабильности соответствующих им мРНК.

СПЕЦИФИКА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ
И ДЫХАТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ ХВОИ КЕДРА СИБИРСКОГО,
КЕДРОВОГО СТЛАНИКА И ГИБРИДОВ МЕЖДУ НИМИ

Specificity of photosynthetic and respiratory processes in the needle
of siberian stone pine, japanese stone pine and their hybrids

Г.В. Васильева, А.П. Зотикова

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН,
г. Томск
E-mail: zotik.05@mail.ru

Межвидовая гибридизация является важным эволюционным механизмом у растений. В зоне перекрытия ареалов кедр сибирского и кедрового стланика, в Прибайкалье: дельта Верхней Ангары, северо-западный берег Байкала, склоны Хамар-Дабана, найдены гибриды между этими видами, которые представляют научный интерес для вопросов видообразования. Кедр сибирский и кедровый стланик являются контрастными видами по многим морфологическим признакам. Кедр сибирский представляет собой стройное дерево, в то время как кедровый стланик – стелющийся кустарник. Гибриды в природе идентифицировали по двум морфологическим признакам: по габитусу и цвету созревающих шишек. Кроме того, гибридный характер растений, которые использовались в данном исследовании, подтвержден соответствующими генетическими анализами. Биологическая ценность гибридов заключается в принципиально новых комбинациях признаков родительских видов. Физиологические методы крайне редко привлекаются для интерпретации результатов, протекающих в гибридных зонах.

Цель данной работы состояла в выявлении специфики фотосинтетических и дыхательных процессов однолетней хвои гибридов по сравнению с их родительскими видами: кедром сибирским (*Pinus sibirica* Du Tour) и кедровым стлаником (*P. pumila* (Pall.) Regel.). Исследованные объекты были представлены прививками на местном экотипе кедр сибирского и произрастали на юге Томской области. Содержание фотосинтетических пигментов определяли спектрофотометрически, функциональную активность хлоропластов также оценивали спектрофотометрическим методом по скорости фотовосстановления феррицианида калия. Исследование эмиссии CO₂ при темновом дыхании хвои проводили на лазерном оптико-акустическом газоанализаторе. Количество углекислого газа измерили через один, два и три часа после начала эксперимента.

Исследованные объекты отличались по содержанию фотосинтетических пигментов, хвоя стланика содержала примерно в 1.5 раза больше хлорофиллов *a* и *b*, а также каротиноидов по сравне-

нию с кедром. У гибридов этот признак сильно варьировал, но пул зеленых и желтых пигментов всегда был больше, чем у кедра. По отношению к стланику гибриды, как правило, имели более низкий уровень пигментов, но встречались особи, которые не отличались от стланика. Восстановительная способность хлоропластов на уровне ФС 2 была также выше у стланика по сравнению с кедром. Кроме того, функциональная активность хлоропластов у гибридов характеризовалась большой изменчивостью – она была или значительно снижена по сравнению с родительскими видами, или такая же, как у стланика.

Исследование интенсивности темнового дыхания однолетней хвои показало, что стланик выделяет больше углекислого газа, чем исследованные образцы кедра. Полученные результаты свидетельствуют о том, что благодаря высокой потенциальной активности фотосинтетических и дыхательных процессов *P. pumila* обладает необычайной экологической пластичностью, что позволяет ему занимать области с экстремальными условиями произрастания и выступать в роли пионера при залесении каменистых склонов.

Во всех случаях эмиссия CO_2 при темновом дыхании в хвое гибридов была выше по сравнению с кедром, но примерно такая же, как у стланика. Известно, что у большинства хвойных растений пластидный геном наследуется по отцовской линии, а митохондриальный – по материнской, поэтому по характеру функционирования органелл в гибридном растении можно судить о том, от какого именно родительского вида они были унаследованы. Полученные данные по интенсивности дыхания косвенно свидетельствуют о том, что данные гибриды унаследовали митохондрии от стланика. Проведенное нами исследование фотосинтетических параметров не позволяет однозначно ответить на вопрос о наследовании хлоропластов, и в этой области необходимы дополнительные эксперименты.

Работа выполнена при поддержке проекта фундаментальных исследований СО РАН 23.1.7 и проектов РФФИ: № 04-04-49795 № 06-04-49065а.

ФАКТОРЫ РОСТА И РАЗВИТИЯ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

Factors for curly birch growth and development

Л.В. Ветчинникова

Институт леса Карельского НЦ РАН, г. Петрозаводск

E-mail: vetchin@krc.karelia.ru

В последние годы заметно активизировалось изучение генетических ресурсов природных популяций различных видов древесных и травянистых растений. В значительной степени это связано с интенсивной хозяйственной деятельностью, следствием которой

могут быть отрицательные изменения в генофондах популяций. Особенно остро этот вопрос стоит в отношении редких и исчезающих видов, одним из которых является карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti. Она обладает неповторимой узорчатой древесиной, которая, как генетически детерминированное свойство, передается по наследству (хотя насыщенность рисунка проявляется обычно не сразу, а по мере роста растений, и в определенной степени зависит от уровня освещенности).

В отличие от других древесных пород карельская береза не образует лесов, а ее ареал является локальным и прерывистым. Кроме того, в последние 50-70 лет произошло значительное сокращение числа деревьев карельской березы в природных популяциях, а также сужение границ ее ареала вплоть до полного исчезновения на территориях некоторых стран.

Оценка состояния природных популяций карельской березы, расположенных на территории Карелии, показала, что неконтролируемые рубки, периодически наблюдаемые здесь в течение последних десятилетий, привели не только к сокращению запасов этой ценной породы, но и к изменению формы ее роста: после рубки деревьев, отличающихся крупными размерами и насыщенным рисунком древесины, в насаждениях оставались низкорослые деревья с низким качеством древесины. Нерациональная хозяйственная деятельность (непропорциональное изъятие одних генотипов и неравномерное воспроизводство других) способствовала также нарушению естественного соотношения между внутри- и межпопуляционной компонентами генетического разнообразия карельской березы, что привело к снижению жизнеспособности популяций в целом. Вследствие этого естественное семенное возобновление карельской березы в настоящее время выражено крайне слабо.

Несмотря на почти 100-летний период изучения карельской березы, существующие к настоящему времени гипотезы о происхождении карельской березы и механизмах образования узорчатой древесины не объяснили пока в полной мере причин и факторов, ее обуславливающих. Вместе с тем, многочисленные физиолого-биохимические и селекционно-генетические исследования, проводимые в последние 20-30 лет, опровергли высказанные ранее предположения о патологическом или инфекционном происхождении карельской березы и выдвинули на первый план гипотезы генетического характера.

Нами на основании более чем 30-летних собственных исследований, а также обобщения литературных данных сформулирована гипотеза эколого-генетического происхождения карельской березы. Гипотеза базируется на данных, полученных в результате изучения роста и развития карельской березы, динамики липидов, углеводов, аминокислот, эфирных масел, содержащихся в разных ее органах и тканях, а также формирования узорчатой текстуры

древесины в онтогенезе. Согласно нашей гипотезе, появление карельской березы носит вероятностный характер и связано как с природно-климатическими условиями произрастания, так и с генетическими особенностями пыльцы, участвующей в опылении. Именно в силу этих причин ареал карельской березы является ограниченным и прерывистым. Основной причиной, которая предопределила ее появление, следует, на наш взгляд, считать возможность гибридизации березы повислой с березой пушистой (или их гибридов), а предпосылками этого явились их совместное произрастание и отсутствие между ними фенологической изоляции (которая имеет место лишь в отдельные годы). На основании предварительных данных молекулярного маркирования генома выявлено генетическое сходство карельской березы как с березой повислой, так и с березой пушистой. На количественное соотношение узорчатых и безузорчатых особей у карельской березы большое влияние оказывают панмиксия и способ опыления. Разведение карельской березы, а также мониторинг природных популяций этой породы показывает, что процесс формирования узорчатой текстуры древесины определяется уровнем экспрессии генов, т.е. появление карельской березы находится под генетическим контролем, а степень проявления насыщенности рисунка – с условиями ее произрастания, главным образом, интенсивностью освещенности.

В ближайшие годы необходимо выявить, с одной стороны, особенности структуры геномов различных видов березы, а с другой – степень влияния факторов внешней среды на формирование декоративной древесины и физиолого-биохимические процессы, его сопровождающие. Решение этих фундаментальных вопросов позволит детализировать современные представления о феномене карельской березы, ее филогенетических связях с другими видами рода *Betula*, а также будет способствовать более эффективному и успешному решению задач, связанных с восстановлением ее генофонда.

ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ *JUNIPERUS SIBIRICA* BURGSD. НА СЕВЕРНОМ УРАЛЕ

Photosynthetic apparatus *Juniperus sibirica* Burgsd. in the North Ural

Н.В. Герлинг

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар
E-mail: nata_gerling@yahoo.com

На Северо-Востоке европейской части России и Сибири ареалы произрастания *J. sibirica* Burgsd. и *J. communis* L. перекрываются. У ботаников нет единого мнения о систематическом положении

этих видов. Одни авторы рассматривают *J. sibirica* как самостоятельный вид (Ермолина, Тарбаева, 2002), другие – как переходную форму в системе *J. communis* (Козубов, Евдокимов, 1965). Цель исследования состояла в выявлении морфолого-анатомических и физиологических особенностей можжевельника сибирского, произрастающего на Урале.

Исследование проводили в верховьях р. Шука-йоль (62°52' с.ш., 58°53' в.д.) на Северном Урале. В лиственничном редколесье были заложены четыре пробные площади, описана структура и состав древостоя по общепринятым методам. В древесном ярусе доминировали *Larix sibirica* Ledeb. и *Betula tortuosa* Ledeb. Подлесок был образован в основном *Sorbus sibirica* Hedl. и *J. sibirica*. Можжевельник сибирский встречается в виде стелющегося кустарника яйцевидной формы, высотой 180 см, который образует плотные куртины на склонах. В ценопопуляциях можжевельника преобладали средневозрастные генеративные особи, характеризующиеся активным плодоношением. Максимальное количество особей было обнаружено на границе леса и тундры (11853 особей на га), что можно объяснить светолубием этого вида и отсутствием конкуренции со стороны древесных растений.

J. sibirica отличается от *J. communis* по морфологическим признакам фотосинтетического аппарата. Побеги можжевельника обыкновенного короткие и достигают 11.1 ± 0.1 мм, отмечено обильное их ветвление. Хвоя игольчатая, узколанцетная, прижатая к побегу, достигает в длину 5.6 ± 0.1 мм. У изученного нами ранее *J. communis*, произрастающего в условиях средней тайги, хвоя имела длину 11.2 ± 0.1 мм и прикреплялась перпендикулярно к побегу. Длина побегов составляла 22.6 ± 0.3 мм.

Процентное соотношение основных тканей в хвое *J. sibirica* зависело от географической высоты. Так, относительный объем мезофилла уменьшался с увеличением высоты. Можжевельник сибирский не отличается от можжевельника обыкновенного по объемному содержанию основных тканей в хвое, за исключением мезофилла, доля которого у него выше на 4.6 %.

В горах Урала, в неблагоприятных гидротермических условиях, физиологические процессы *J. sibirica* замедлены, поэтому скорость фотосинтеза данного вида ниже, чем у *J. communis* в условиях елового фитоценоза средней тайги.

**ЭПИФЛУОРЕСЦЕНТНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ
КЛЕТОК ВОДОРΟΣЛЕЙ Р. ULOTHRIX РЕКИ ЕНИСЕЙ****Fluorescent characteristics of alga ulothrix cells in the Yenisei river****Т.Б. Горбанева, Н.А. Гаевский**Институт естественных и гуманитарных наук
Сибирского федерального университета, г. Красноярск
E-mail: *tamara_g99@mail.ru*

В ходе комплексных исследований фитоперифитона р. Енисей были исследованы эпифлуоресцентные характеристики отдельных клеток рода *Ulothrix*, обычно представленного видом *Ulothrix zonata* Kutz. Данный метод позволяет выявить варьирование физиологических параметров клеток водорослей при изменении условий их жизнедеятельности (на участках с различной антропогенной напряженностью).

Регистрацию эпифлуоресценции проводили от нескольких клеток в составе нити. Использовали фотометрическую насадку ФМЕЛ (ЛОМО), установленную на люминесцентный микроскоп ЛЮМАМ-И (ЛОМО). Спектральные области возбуждающего света задавали красной разделительной пластиной люминесцентного микроскопа и стеклянными: «синий» ($\lambda_{\max} = 410$ нм, СЗС-22, СС-15), «синезеленый» ($\lambda_{\max} = 510$ нм, СЗС-22, ЖЗС-9), «зеленый» ($\lambda_{\max} = 540$ нм, СЗС-22, ОС-11), каждый из которых преимущественно поглощается определенными группами пигментов. Комбинация светофильтров является аналогичной светофильтрам, используемым в планктофлуориметрах.

Степень развития антенного комплекса оценивали по величине отношения Φ_{490}/Φ_{400} и Φ_{540}/Φ_{400} , а изменение качественного состава вспомогательных пигментов по Φ_{490}/Φ_{540} .

Достоверные различия в отношениях Φ_{490}/Φ_{400} и Φ_{540}/Φ_{400} между станциями отмечены в апреле-мае и августе, в периоды интенсивного развития биомассы фитопланктона.

Развитие антенного комплекса фотосинтетических систем клеток улотрикса имеет достоверные отрицательные коэффициенты корреляции с температурой.

**ФОТОСИНТЕЗ ТРЕХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ СЕМ. CRASSULACEAE
НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ****Photosynthesis of three crassulaceae plants species
in the European North-East**

И.В. Далькэ, Д.С. Бачаров, Т.К. Головки
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар
E-mail: dalke@ib.komisc.ru

В процессе эволюции большинство видов сем. Crassulaceae (толстянковые) приспособилось к произрастанию в засушливых районах с высокой температурой и инсоляцией, благодаря САМ-типу фотосинтеза, позволяющему экономно расходовать воду. Во флоре европейского Северо-Востока толстянковые представлены четырьмя видами, из них наиболее часто встречаются *Hylothelephium triphyllum* (очиток пурпурный), *Rhodiola rosea* (родиола розовая) и *Sedum acre* (очиток едкий). Целью работы было изучить закономерности структурно-функциональной организации и адаптивные реакции фотосинтетического аппарата к условиям гумидного климата. В опытах использовали растения из природных ценопопуляций и культивируемые на делянках. Исследовали мезоструктуру, концентрацию углерода и азота, содержание и соотношение пигментов, CO₂-газообмен листьев. Растения характеризовались наличием толстой листовой пластинки с хорошо развитым слоем кутикулы; наиболее толстые листья (2.5 тыс. мкм) были у *S. acre*. В отличие от *R. rosea*, листья *H. triphyllum* и *S. acre* не имели четко выраженного палисадного и губчатого мезофилла. По-видимому, формирование палисадной ткани у *R. rosea* является следствием горного происхождения данного вида. Листья *S. acre* отличались максимальным объемом клеток мезофилла и наличием водозапасающей ткани. По количеству хлоропластов в клетках мезофилла под верхней эпидермой (170 шт./клетку) *S. acre* втрое превышал *R. rosea* и *H. triphyllum*. Однако хлоропласты *S. acre* были в три-пять раз меньше по объему. Листья *R. rosea* отличались наибольшим накоплением хлорофиллов и каротиноидов, 4-8 и 1.5-2.5 мг/г сухой массы соответственно. *H. triphyllum* и особенно *S. acre* – виды с низким содержанием пигментов. Доля хлорофиллов, принадлежащих свето-собирающему комплексу, варьировала в зависимости от светового режима местообитаний и вида растений в пределах 45-75 %. Для *H. triphyllum* характерно накопление нефотосинтетических пигментов – антоцианов в клетках верхней эпидермы, значительное при произрастании на открытых участках.

Это сопровождалось потерей листьями хлорофилла и снижением фотосинтеза. Виды существенно различались по функциональной активности. В оптимальных свето-температурных условиях (15-18 °C и ФАР 90-120 Вт/м²) скорость нетто-фотосинтеза в листьях *R. rosea* достигала 40 мг CO₂, а у *S. acre* не превышала 6 мг CO₂/г сухой массы ч. Диапазон оптимальных температур, оцениваемый в пределах 80 % от максимального фотосинтеза, составлял у *R. rosea* 8-18 °C; при 5 °C листья были способны фотосинтезировать со скоростью не менее 50% от максимальной. У *H. triphyllum* и *S. acre* зона температурного оптимума фотосинтеза заметно шире и сдвинута на 3-5 °C в сторону более высоких температур; при 5 °C скорость нетто-фотосинтеза CO₂ составляла 20-30 % от максимальных значений. В области повышенной температуры (25-30 °C для *R. rosea* и 30-35 °C для *H. triphyllum* и *S. acre*) величина этого показателя не превышала 10-20 % от максимальной. На термочувствительность фотосинтетического аппарата северных толстянковых указывает снижение скорости транспорта электронов в ЭТЦ хлоропластов в опытах по воздействию супероптимальной температуры (25-28 °C) и ФАР свыше 1000 мкмоль/м² с на листья *R. rosea* и *H. triphyllum* и последствием высокой температуры (40 °C в течение 30 мин.) на листья *R. rosea*. При умеренных температурах и хорошем водоснабжении скорость нетто-фотосинтеза листьев толстянковых в течение светового дня изменялась вслед за освещенностью. В условиях теплой сухой погоды отмечали угнетение функции, что выражалось в общем снижении фотосинтетической активности, вплоть до прекращения поглощения CO₂ в полуденные часы. Снижение фотосинтеза происходило вследствие уменьшения устьичной проводимости, усиления темнового дыхания, более устойчивого к высоким температурам и, вероятно, подавления транспорта электронов. Как известно, САМ-фотосинтез можно диагностировать по активации ФЭП-карбоксилазы, поглощению CO₂ и закислению клеточного сока в ночные часы. Нам не удалось выявить выраженных признаков САМ у *R. rosea* в природных условиях или при экспериментальных воздействиях (засуха, засоление). В полевых условиях у *H. triphyllum* и *S. acre* величина рН клеточного сока утром была заметно ниже, чем вечером, что может свидетельствовать о ночном накоплении органических кислот. В экспериментах по действию водного стресса отмечали положительный газообмен ночью. Эти данные указывают на возможность индукции САМ у *H. triphyllum* и *S. acre*, но не у *R. rosea*.

Таким образом, адаптация толстянковых к условиям Севера связана с защитно-приспособительными реакциями фотосинтетического аппарата растений, способностью реализовать функцию

фотосинтеза при умеренных и низких положительных температурах. Наиболее адаптированы в этом отношении растения рода *Rhodiola*.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант 04-04-48255 и 07-04-00436).

ПОТЕНЦИАЛЬНЫЙ ФОТОСИНТЕЗ ГОРНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ (ГИССАРСКИЙ ХРЕБЕТ, ТАДЖИКИСТАН)

Potential photosynthesis of mountain plant's community (Gissar mountains area, Tajikistan)

Б.Б. Джумаев, Х.М. Асоев, А. Абдуллаев, А. Мадаминов, Е.Х. Сафаров,
Х.Х. Каримов

Институт физиологии растений и генетики АН Республики Таджикистан,
г. Душанбе

E-mail: lab.gen@mail.ru

Уникальный по своему географическому положению Таджикистан, где 93 % составляют горы, представляет собой естественную лабораторию для эколого-физиологических исследований и познания механизмов адаптации растений к различным факторам внешней среды. На южном склоне Гиссарского хребта, на высоте 2350 м над ур. моря, в окрестностях Биологической станции «Сиекух» Института физиологии растений и генетики АН Республики Таджикистан, где нами проводятся эколого-физиологические исследования, в одних и тех же природно-климатических условиях получили широкое распространение разные типы растительности, отличающиеся друг от друга по видовому составу растений, морфо-биологическим и экологическим особенностям. Такое биологическое разнообразие представляет уникальные возможности для изучения путей адаптации к разным экологическим условиям. Нами проводятся комплексные физиолого-биохимические исследования доминирующих видов растений растительных сообществ, характерных для этого района.

В данной работе приводятся результаты изучения потенциальной интенсивности фотосинтеза (ПДФ) у доминирующих видов растений растительных сообществ высокогорья Гиссарского хребта: ферулево-юганового (*Prangos pabularia*, *Ferula kuchistanica*), разнотравно-ежового (*Dactylis glomerata*, *Geranium collinum*), мятликово-бузульниково-кузиниевого (*Cousinia splendida*, *Ligularia thomsonii*, *Poa bucharica*). ПДФ определяли радиометрическим методом ($^{14}\text{CO}_2$).

Ферулево-югановое сообщество относится к подтипу крупнотравных полусаванн, широко распространенных на южном склоне

Гиссарского хребта в пределах высот 1500-3200 м над ур. моря. Доминирующими видами растений данного сообщества являются юган кормовой и ферула кухистанская. Определения показали, что ПИФ ферулы кухистанской составляет 76, югана кормового – 36 мг CO₂/г сухой массы·ч.

Более низкие величины ПИФ получены у доминирующих представителей разнотравно-ежового луга и мятликово-бузульнико-кузиниевого сообщества, относящегося к типу трагакантной растительности. Близкие величины ПИФ выявлены у ферулы кухистанской, чины луговой, югана кормового и бузульника Томсона.

Таким образом, доминирующие виды одного и того же растительного сообщества могут сильно отличаться друг от друга по величине ПИФ и, с другой стороны, быть близкими по этому показателю с доминирующими видами других растительных сообществ, получивших распространение в том же самом природно-климатическом регионе.

Полученные результаты необходимо учитывать при анализе путей адаптации разных видов растений к условиям высокогорий и оценке биологической продуктивности растительных сообществ.

ВЛИЯНИЕ УФ-Б РАДИАЦИИ НА УЛЬТРАСТРУКТУРУ ХЛОРОПЛАСТОВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФЕНОЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ В КАЛЛУСНЫХ КУЛЬТУРАХ ЧАЙНОГО РАСТЕНИЯ

Influence of UV-B radiation on the ultrastructure of chloroplasts and distribution of phenolics in tea-plant cultures

Г.А. Дубравина, О.А. Лукашук, А.К. Алявина
Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, г. Москва
E-mail: phenolic@ippras.ru

Известно, что коротковолновая часть УФ радиации (УФ-Б; 280-320 нм) подавляет рост растений, изменяет их гормональный статус, нарушает формирование листового аппарата и влияет на формирование в них хлоропластов. Кроме того, в этих условиях обычно повышается синтез фенольных соединений (ФС), которые защищают фотосинтетический и генетический аппарат растительных клеток от действия коротковолновых УФ-Б лучей. Нами была предпринята попытка выяснения действия повышенных доз УФ-Б радиации на ультраструктурную организацию хлоропластов в фотомиксотрофных каллусных культурах и локализацию в них фенольных соединений.

Фотомиксотрофные каллусные культуры чайного растения выращивали на модифицированной питательной среде Хеллера, содержащей 2.5 или 1 % глюкозы. В качестве источника УФ-Б ради-

ации использовали аналог ртутной лампы ПРК-2 в сочетании со стеклянными чашками фирмы «Anumbra». Время воздействия УФ-Б лучей с 16 до 18 час ежедневно. Ранее нами было показано, что при действии УФ-Б лучей в культурах повышается синтез хлорофилла на поверхности каллусов (особенно на среде с 1 %-ной глюкозой). Поэтому для исследований использовали верхнюю и среднюю часть каллусов. Анализ проводили методами электронной и световой микроскопии.

Изучение структурной организации хлоропластов, формируемых в фотомиксотрофных каллусных культурах, показало, что на основной питательной среде (2.5 % глюкозы) они были средних размеров, с расширенными кристами и небольшими стопками тилакоидов. На среде с более низким уровнем глюкозы (1 %), в каллусах встречались хлоропласты как крупных, так и средних размеров, с двумя-тремя гранами и большим числом тилакоидов в гране. Однако межгранных ламелл в них было мало и часто грани располагались беспорядочно.

Действие УФ-Б радиации стимулирует образование хлоропластов, увеличивая их число и улучшая структуру. Так, на среде с 2.5 % глюкозой число хлоропластов возрастает почти в 1.5 раза по сравнению с контролем (без воздействия УФ-Б лучей). Увеличиваются также размеры хлоропластов (в два раза) и улучшается их структура: стопки тилакоидов в гранах большие, но часто расположены неупорядоченно, межгранные тилакоиды развиты слабо. На среде с 1 %-ной глюкозой в клетках, подвергшихся действию УФ-Б радиации, хлоропластов в два раза больше, чем в контроле (1 % глюкозы в среде, без УФ-Б), их размеры не меняются, однако структурная организация лучше и приближается к таковой листьев интактных растений. В этом случае стопки тилакоидов в гранах могут быть небольшими, но гран много и хорошо развита сеть межгранных тилакоидов.

Изучение распределения ФС показало, что в контрольных вариантах фотомиксотрофных каллусных культур, растущих на средах с 2.5 или 1 %-ной глюкозы в среде, они встречаются в одинаковом количестве, в верхней и средней частях каллусов, локализуясь в вакуолях и клеточных стенках. В каллусных тканях, подвергшихся действию УФ-Б радиации, ФС более часто обнаруживаются в клетках верхней зоны каллуса в виде крупных глобул внутри вакуолей, иногда заполняя всю полость клетки. В средней зоне этих тканей клеток с ФС меньше.

Таким образом, можно сделать вывод, что при действии УФ-Б радиации в каллусных тканях чайного растения усиливается образование хлоропластов (особенно в верхней зоне каллусов), улучшается их структура (в большей степени на среде с 1 %-ной глюко-

зой), что сопровождается значительным увеличением числа клеток с ФС. Все это еще раз подтверждает взаимосвязь между структурной организацией клеток, а именно формированием в них хлоропластов, и способностью к синтезу ФС.

Работа была выполнена при поддержке РФФИ (грант 04-04-49408).

ДИСТАНЦИОННЫЕ МЕТОДЫ В ВЫЯВЛЕНИИ ВРЕМЕННЫХ И ПРОСТРАНСТВЕННЫХ ВАРИАЦИЙ ФИТОСИСТЕМ ЕВРОПЕЙСКИХ ТУНДР

Remote sensing approaches in investigation of spatial and temporal variability of European tundra phytosystems

В.В. Елсаков

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар
E-mail: elsakov@ib.komisc.ru

Фитоценоз – условно отграниченный и однородный контур растительности, часть фитоценотического континуума (Матвеева, 1998). Развитие ландшафтных подходов применительно исследования вопросов пространственных закономерностей смен растительных сообществ показало, что «вопрос о континуумах систем биологических и географических может решаться только с учетом ряда их признаков. Непрерывность флористического состава не всегда является единственным показателем для суждения о континууме» (Сочава, 1967, с. 146). Цель настоящей работы состояла в анализе возможностей использования спектральных характеристик, и, как производной величины – значения нормализованного индекса растительности (*NDVI*), космоснимков высокого разрешения в качестве основы для выделения границ классов растительного покрова и групп элементарных ландшафтов участков Большеземельской тундры.

Как было показано нами ранее на примере галофитных лугов Баренцева моря (Елсаков, 2005), между значениями *NDVI* прослеживается тесная связь с надземным запасом фитомассы, однако в большей степени значения индекса связаны с величинами хлорофильного индекса (*XI*). Для тундровых сообществ проективное содержание хлорофилла в среднем составляет около 0.35 г/м² (Воронин, 2006), установлено снижение величины *XI* в направлении: злаковые сообщества (1.18 г/м²) → кустарниковые (0.75-0.90 г/м²) → воронично-ерниковые (0.58 г/м²) → кустарничково-моховые (0.36 г/м²) (Шмакова, Кудрявцева, 2002). Содержание хлорофилла на единицу площади для целых сообществ варьирует в меньшей сте-

пени, чем в отдельных растениях и их частях (Одум, 1986), нивелирование вариабельности значений происходит также вследствие пространственной генерализации изображения. Формирование значений отражения для конкретных пикселей изображения (30×30 м) определяется вкладом в суммарный спектр различных объектов, для фитоценозов, прежде всего, растений различных жизненных форм, для которых содержание хлорофиллов снижается в ряду: злаки травянистые многолетники → кустарнички → мхи → лишайники.

Оценка временных и пространственных вариаций спектральных значений для каналов, коррелирующих с содержанием хлорофилла (в интервалах 0.63-0.69 и 0.75-0.90 мкм) для территории модельных участков проведена по данным космических спектральных снимков высокого разрешения снимков Landsat (9.6.01, 16.6.89 и 2.8.89). Участок работ включал территорию 32.7×46.8 км прилегающую к озерам Мальчигейты и Пятейты и басс. р. Серчейю, полевые верификационные исследования выполнены в июле 2006 г. В связи с тем, что даты съемки приурочены к годам, имеющим незначительные различия по климатическим показателям, изменчивость значений спектральных признаков в ненарушенных сообществах связывали с сезонными процессами.

В ходе исследований выявлены следующие закономерности:

1. Классы растительных сообществ наиболее отчетливо различаются на основании спектральных характеристик в период максимального развития фитомассы. Для отдельных групп растительных сообществ отмечено частичное перекрытие спектральных сигнатур, что затрудняет их распознавание (например, группы островных ельников, прибрежно-водной растительности озер и ивняков травяных);

2. Для большинства растительных сообществ района отмечена линейная зависимость увеличения значения индекса $NDVI$ в течение периода наблюдений ($y = 0.48x - 0.28$; $r = 0.64$), связанное, прежде всего, с развитием зеленой фитомассы травянистых растений и кустарников;

3. На основании выполнения неуправляемой классификации (Isodata) совмещенных разновременных слоев изображений значений $NDVI$ выделены 10 доминирующих групп земной поверхности, занимающих площадь более 1 % модельного участка. Выделенные группы обнаруживают более тесную связь с фациальными выделами, чем выделенные классы растительного покрова по снимкам одного сезона.

**ФОТОСИНТЕЗ, ДЫХАНИЕ И ВОДНЫЙ ОБМЕН ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ
НА СЕВЕРЕ****Photosynthesis, respiration and water exchange of Coniferous in the North**

С.В. Загирова, В.В. Тужилкина, С.Н. Сенькина
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар
E-mail: zagirova@ib.komisc.ru

На европейском Северо-Востоке России в растительном покрове преобладают хвойные насаждения, составляющие основной лесоэксплуатационный фонд. Важнейшим направлением комплексных исследований структурно-функциональной организации таежных лесов, которые проводятся в последние тридцать лет в Институте биологии Коми НЦ УрО РАН, является морфофизиологическое изучение хвойных растений. На Севере короткий вегетационный период, неблагоприятные климатические условия, бедность почв отрицательно влияют на процессы фотосинтеза, дыхания и водного обмена, что в свою очередь ограничивает рост и развитие древесных растений.

Эколого-физиологические особенности основных лесобразующих видов – сосны обыкновенной и ели сибирской, произрастающих на европейском Северо-Востоке, хорошо изучены. Особое внимание на всех этапах уделялось изучению фотосинтеза – ключевого звена продукционного процесса древесных растений. Экспериментальное определение фотосинтетического газообмена сосны и ели показало, что его суточная продолжительность в условиях длинного светового дня достигает 17-20 ч, что в 1.3 раза дольше, чем в южных районах лесной зоны. Это компенсирует короткий период вегетации и является одним из факторов адаптации хвойных к условиям Севера. Установлено, что зависимость CO_2 -газообмена хвойных растений от факторов среды на протяжении вегетационного периода имеет сложный и неоднозначный характер, так как реализация возможностей фотосинтеза сопряжена с функциональным состоянием дерева в целом. В то же время растения одного и того же вида, но произрастающие в разных подзонах тайги, имеют близкие величины максимальной скорости поглощения углекислого газа, несмотря на существенные различия в содержании хлорофилла. Возможно, с этим связано большое сходство количественных показателей морфо-анатомической структуры хвои и ультраструктуры фотосинтезирующих клеток древесных растений в разных лесорастительных условиях. Максимальные величины интенсивности фотосинтеза сосны и ели, полученные нами, близки к наибольшим значениям скорости усвоения CO_2 хвойными, произрастающими в более южных районах лесной зоны, что указывает

на способность фотосинтетического аппарата древесных растений в условиях Севера эффективно использовать благоприятные условия для обмена веществ. Однако потенциальные возможности фотосинтетического газообмена хвойных могут реализоваться только в ясные и теплые дни, которых на Севере мало. В дни с переменной облачностью среднедневная интенсивность фотосинтеза хвой ели и сосны составляет соответственно 40 и 32 % от максимальной скорости поглощения CO_2 , что свидетельствует о незначительном различии фотосинтетического потенциала у хвойных. Многолетние комплексные эколого-физиологические и ботанические исследования с использованием электронной микроскопии свидетельствуют о том, что у хвойных растений сезонная и возрастная динамика скорости ассимиляции CO_2 и темнового дыхания тесно связана со структурной перестройкой фотосинтезирующих клеток. При этом фотосинтетическая активность хвой и количественные показатели структуры клеток и клеточных органелл мезофилла зависят от экологических особенностей вида. Было установлено, что хвойные растения различаются также по величине затрат на дыхание надземных и подземных органов. Поэтому баланс углерода древостоя в целом зависит от его состава и структуры. Так в коренных ельниках подзоны северной тайги в августе на дыхание листового аппарата расходуется 26, ствола и ветвей – 12 % ассимилированного в течение дня углерода.

В процессе фотоассимиляции большую роль играет обеспеченность растений водой. Возрастающий водный дефицит в листьях ведет к закрытию устьиц и снижению поступления двуокиси углерода. Одним из показателей водного обмена листового аппарата является транспирация. В черничных типах сообществ подзоны средней тайги интенсивность транспирации хвой варьирует в широких пределах: у сосны – от 35 до 395, у ели – от 20 до 280 мг на 1 г сырой массы в час. Большое влияние на скорость испарения воды древостоями оказывает температура воздуха. Отмечено, что увеличение температуры на 1 °C в диапазоне 12-26 °C вызывает возрастание интенсивности транспирации у сосны в среднем на 16, у ели на 13 мг на 1 г сырой массы в час. В течение вегетационного периода с июня по август корреляционные зависимости между интенсивностью транспирации и температурой воздуха ослабевают. Установлено, что в годы с прохладным летом интенсивность транспирации сосны снижается в 1.5 раза. У ели достоверные различия в величине транспирации в разные по погодным условиям вегетационные периоды не выявлены. Ель, в отличие от сосны, способна достаточно быстро восстанавливать тургор клеток после периода засухи за счет более высокого водного потенциала. В то же время хвоя этих видов не различается по показателям оводненности и водного дефицита.

**ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ
АДАПТАЦИИ КЕДРА СИБИРСКОГО К КЛИМАТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ****Physiological and biochemical mechanisms
of siberian stone pine adaptation to climatic factors**

А.П. Зотикова, Т.И. Рудник

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН,
г. ТомскE-mail: zotik.05@mail.ru

Изучение особенностей структурно-функциональной организации ассимилирующих органов у растений, имеющих одну генетическую природу, но формирующихся в условиях различных природно-климатических зон, привлекают внимание исследователей как один из возможных подходов к изучению реакций организмов на экологические факторы. С целью изучения адаптивной способности кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) проводилась серия экспериментов с модельными растениями при перемещении экотипов различного географического происхождения в оптимальные условия произрастания на юг Томской области. Объектом исследования служили привои различных экотипов кедра сибирского, выполненные черенками с маточных деревьев естественных насаждений кедра, в качестве подвоя использовали местный экотип. Для исследования были отобраны пять экотипов: высокогорный (Западные Саяны, 51°47' с.ш., 89°55' в.д., 1900 м над ур. моря), северный (Уренгой, 65°50' с.ш., 78°10' в.д.), западный (Невьянск, 57°15' с.ш., 60°01' в.д.), восточный (Северобайкальск, 55°40' с.ш., 109°25' в.д.) и местный (Томск, 57°45' с.ш., 89°56' в.д.). Контролем служил местный экотип. При таком подходе для растений различного географического происхождения изменялись теплообеспеченность вегетационного периода, континентальность климата и фотопериод. Для высокогорных экотипов это было связано также с изменением ультрафиолетовой радиации, содержанием озона, парциального давления CO₂, O₂ и др.

Динамика изменений пигментного комплекса хвои в течение вегетационного периода у исследованных экотипов в значительной степени была связана с разными темпами ее роста и развития у модельных объектов. В конце июля фотосинтетический аппарат у всех экотипов имел оптимальное развитие, тем не менее, содержание хлорофиллов и каротиноидов, а также функциональная активность хлоропластов на уровне фотосистемы II были различными. Северные экотипы в условиях юга Томской области имели менее развитый ассимиляционный аппарат по сравнению с мест-

ным вариантом, о чем свидетельствует меньшее накопление зеленых и желтых пигментов, а также скорость реакции Хилла. Консервативность этого экотипа, по-видимому, связана с тем, что адаптация к условиям холодного климата направлена преимущественно на повышение устойчивости, а не продуктивности. Восточные экотипы также характеризовались небольшим снижением пула фотосинтетических пигментов и функциональной активности хлоропластов по сравнению с контролем. В долготном же направлении структурно-функциональные различия хвои между экотипами были незначительными. Ранее нами было показано, что в условиях высокогорья в хвое кедрового сибирского снижались содержание пигментов и некоторые функциональные параметры ассимиляционного аппарата по сравнению с растениями равнин. В благоприятных условиях лесопитомника высокогорные экотипы, наоборот, накапливали значительно больше зеленых и желтых пигментов, чем в естественных условиях произрастания и даже несколько выше местных экотипов. Вместе с тем, функциональная активность хлоропластов на уровне фотосистемы 2 (в расчете на мг хлорофилла) у них была в тех же пределах, что и при произрастании в горных условиях. Это свидетельствует о высокой слаженности и консервативности фотосинтетической функции в силу длительной эволюции. Увеличение же интенсивности фотосинтеза при благоприятных условиях идет, по-видимому, по пути образования большего количества реакционных центров и светособирающих пигментов. Интенсивность темнового дыхания в значительной степени зависела от температуры окружающей среды, и различия между экотипами были существенно меньше, чем по фотосинтетическим параметрам. Динамика накопления азота принципиально не отличалась у исследованных экотипов, тем не менее, северные, горные и восточные экотипы накапливали больше азотных соединений по сравнению с местными и западными вариантами. По-видимому, вышеуказанные растения произрастали ранее в более жестком температурном режиме, и для сбалансированности оптимального фотосинтеза с азотным обменом требовалось больше азотных соединений, в оптимальных условиях произрастания эта особенность сохранилась.

Таким образом, при перемещении в оптимальные условия произрастания по большому количеству исследованных показателей отличия имеют экотипы кедрового сибирского из местообитаний, где лимитирующим фактором является температура.

Работа выполнена при поддержке проекта фундаментальных исследований СО РАН 23.1.7 и проектов РФФИ: № 04-04-49795 № 06-04-49065а.

**ИЗМЕНЕНИЕ ЛИСТОВЫХ ХАРАКТЕРИСТИК СТЕПНЫХ РАСТЕНИЙ
ВДОЛЬ ШИРОТНОГО ГРАДИЕНТА****Leaf characteristics change in steppe plants along latitude gradient**

Л.А. Иванов, Д.А. Ронжина, Л.А. Иванова
Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург
E-mail: Leonid.Ivanov@botgard.uran.ru

В связи с глобальными климатическими изменениями большое внимание во всем мире уделяется изучению связи между характеристиками растений и условиями среды, как фундаментальной основы в понимании распределения видов в настоящих и будущих климатических условиях. Параметры листьев, такие как УППЛ, содержание азота, углерода, фосфора, длительность жизни листьев, фотосинтетическая способность и т.д., играют ключевую роль в изучении растительности вдоль глобальных климатических профилей. В частности, общими для видов растений, населяющих аридные и семиаридные территории, являются наличие кожистых листьев и высокие значения удельной плотности листа (УППЛ). Целью данной работы было выявление закономерностей изменения листовых характеристик у степных растений по широтному профилю в европейской части России. В данной работе мы сосредоточили внимание на трех ключевых особенностях листьев растений, которые охватывают разные уровни листовой организации: содержание фотосинтетических пигментов (хлорофиллов и каротиноидов), удельная поверхностная плотность листа (УППЛ, мг/дм²) и доля листьев в массе целого растения. Нами было изучено 38 видов растений по широтному профилю в Поволжье – от Волгограда до Пензы.

Исследования показали, что по мере усиления аридности территории наблюдается уменьшение доли листьев в растениях с 35 до 15 % ($r = 0.67$, $p < 0.01$), снижаются содержание фотосинтетических пигментов и отношения хлорофиллы/каротиноиды (с 5.5 до 4.7) и увеличивается УППЛ (с 800 до 1200 мг/дм²). Соотношение сырой и сухой массы листьев не зависело от положения растений на широтном профиле и составляло около 2.4. Расчет содержания хлорофилла на единицу массы целого растения показал, что по мере усиления аридности территории его количество достоверно уменьшалось с 1.9 в лесостепных сообществах до 0.5 мг/г растения – в полупустынных. Анализ взаимозависимостей параметров показал, что отношение хлорофиллов a/b не зависело от УППЛ. В то же время зависимость общего содержания хлорофиллов от УППЛ носила разный характер на разных участках широт-

ного градиента: в южной части (в степных и полупустынных сообществах) содержание пигментов не зависело от УППЛ растения, а в северной части трансекты (в лесостепных сообществах) имело сильную связь с сухим весом единицы площади листа ($r = -0.65$, $p < 0.01$).

Таким образом, нами найдены достоверные тренды в изменении листовых параметров ксерофитов европейских степей при усилении аридности территории. Полученные результаты позволяют заключить, что адаптация растений к аридным условиям затрагивает уровень не только фотосинтетических тканей, но и целого растения. Разный характер зависимости между содержанием фотосинтетических пигментов и УППЛ на разных участках трансекты может свидетельствовать об изменении состава функциональных типов растений европейских степей вдоль глобального широтного градиента.

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

МЕХАНИЗМЫ СТРУКТУРНОЙ АДАПТАЦИИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ТКАНЕЙ К УСЛОВИЯМ СРЕДЫ У РАСТЕНИЙ РАЗНЫХ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ТИПОВ

Structural mechanisms of the photosynthetic tissues adaptation to environment in plants of different functional types

Л.А. Иванова, Л.А. Иванов, Д.А. Ронжина
Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург
E-mail: Larisa.Ivanova@botgard.uran.ru

Механизмы адаптации вида к экологическим условиям произрастания зависят от функционального типа растения (ФТР). ФТР – группа видов со сходными экологическими свойствами и одинаковой реакцией на изменение условий среды. Растения разных ФТР характеризуются различной фенотипической пластичностью, которая зависит от реакции основных ростовых процессов (деление, растяжение и дифференциация клеток) на изменение условий среды. В связи с этим структурная адаптация фотосинтетического аппарата разных ФТР может иметь различные механизмы, связанные с изменением размеров или количества фотосинтетических клеток и пластид. Целью нашей работы было изучить мезоструктуру фотосинтетического аппарата и выявить возможные механизмы ее перестройки при смене экологических условий у растений разных функциональных типов. В качестве классификации ФТР была выбрана система экологических стратегий Раменского-Грайма.

Изучена мезоструктура листьев у 101 вида растений Среднего

Урала разных ФТР/ экологических стратегий. Конкуренты (С-стратеги) отличались мелкими размерами клеток мезофилла – 2-5 тыс. мкм³ и большим их количеством в единице площади листа – 700-1200 тыс./см². Отличительными особенностями рудералов (R) были более крупные клетки – 15-80 тыс. мкм³, большее число хлоропластов в клетке – 40-100 – и в единице площади листа – свыше 20 млн./см². Стресс-толеранты (S) характеризовались крупными мезофильными клетками – от 40 до 300 тыс. мкм³ – и низкой их концентрацией в единице площади листа – 100-400 тыс./см². Смешанные типы стратегий по-разному проявляли свойства первичных типов. Например, объем клетки незначительно увеличивался в ряду С-СS-СR и был заметно выше у S-стратегов. У растений с хорошо выраженными чертами R-стратегии – CR, SR и R – объем клетки был одинаково большим. Число клеток постепенно уменьшалось в рядах С-СS-S и С-CR-R.

Для выявления механизмов структурной перестройки мезофилла у растений разных функциональных типов изучено 10 дикорастущих видов в контрастных экологических условиях – обычных для вида и «стрессовых». Под стрессовыми условиями для большинства видов выступали условия сильного затенения. В условиях стресса у всех видов, независимо от ФТР, уменьшались толщина (30-50 %) и плотность листа (30-50 %) и снижалась ассимиляционная поверхность мезофилла (30-70 %). При этом тип и диапазон структурной перестройки мезофилла зависели от ФТР. У растений с С-стратегией двукратное уменьшение общей ассимиляционной поверхности мезофилла было связано с уменьшением числа фотосинтетических клеток в единице площади листа без изменения их размеров. R- стратеги обнаружили трехкратное варьирование внутрилиственной ассимиляционной поверхности за счет изменения размеров клеток и хлоропластов. У S-стратегов уменьшалась суммарная поверхность клеток, а общая поверхность хлоропластов оставалась постоянной независимо от условий произрастания. Структурная перестройка мезофилла у S-стратегов состояла в обратно пропорциональном изменении объема клетки и доли хлоропластов в клетке. Нами обнаружен также различный характер зависимости диффузионного сопротивления мезофилла от толщины и плотности листа у растений разных функциональных типов. Наиболее сильной эта связь была у С- и R-стратегов, в то время как у S-стратегов значительные изменения в толщине и плотности листа не влияли на внутрилиственное диффузионное сопротивление.

Таким образом, растения разных ФТР имеют различные механизмы структурной перестройки фотосинтетических тканей, связанные с изменениями размеров и количества клеток и хлоропластов. Эти изменения влияют на диффузионное сопротивление мезо-

филла, что в свою очередь может в различной степени ограничивать интенсивность газообмена при смене экологических условий у растений разных ФТР.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант №05-04-48771).

ГАЗ ЭТИЛЕН КАК ОСНОВНОЙ ФАКТОР ЭВОЛЮЦИИ В ОСВОЕНИИ РАСТЕНИЯМИ ПОВЕРХНОСТИ ЗЕМЛИ

Gas ethylene as the major factor of evolution in development by plants of the earth surface of the by plants

В.Н. Карпенко

Научно-производственная фирма ООО «Агроэкос», г. Санкт-Петербург

E-mail: vkarpenko@mail.ru

Около 415 миллионов лет тому назад растения стали осваивать сушу и тем самым предопределили развитие эволюции на Земле. В этот период в прибрежных водах и болотистых местах произрастали наиболее древние и примитивные высшие растения – *Риниофиты* (*Rhyniophyta*). Для преодоления барьера (раздела жидкой и твердой фаз) требовались новый механизм жизнедеятельности, качественно новая физиология. И что же способствовало переходу растений из жидкой фазы – воды морей, болот и океанов – на сушу, в условия недостатка влаги и избытка фотосинтетически активной радиации (ФАР)?

Для начала представим себе, что происходило по берегам болот и на мелководье теплых морей. В зонах прилива и отлива, на мелководье, на береговых отмелях, при выбросе водорослей на прибрежную полосу после штормов, вероятно, начался процесс первичного почвообразования. В результате этих процессов из органического материала выделялся газ этилен, который приводил к горизонтальному росту. В иловых (сапропелевых) отложениях прибрежной зоны, в прибрежном вале, выброшенных и перемешанных с песком после штормов водорослях, под воздействием гетеротрофных микроорганизмов синтезировалось много этилена. Эволюционная роль этилена в освоении суши водными растениями заключалась в том, что под его воздействием, вследствие изодиаметрических делений клеток, у риниофитов образовался корневищеподобный орган, растущий горизонтально – ризомоид. И именно при помощи ризомоида – горизонтально растущего органа, древние растения сумели преодолеть границу, разделяющую две среды – водную и наземную.

С помощью ризомоидов – горизонтально растущих под воздей-

ствием этилена видоизмененных стеблей, примитивные высшие растения могли размножаться вегетативно, что также способствовало освоению этими растениями суши.

Нами в условиях лабораторных опытов показано, что при внесении свежего органического вещества (водорослей) в прибрежный песок или в сапропель (ил пресноводных озер) выделяется газ этилен в физиологически действующих концентрациях от $1.06 \cdot 10^{-6}$ до $30.0 \cdot 10^{-6}$ мл/100 г абсолютно сухого веса субстрата за 24 часа.

По нашему мнению, отрицательный геотропизм стеблей (под воздействием этилена, как у риниофитов) оказал решающее значение для колонизации древнейшими растениями суши. Именно поэтому, при изучении светильного газа Д.Н. Нелюбовым, в 1901 г. был обнаружен отрицательный геотропизм надземных органов у высших растений, как следствие действия этилена.

С точки зрения сельскохозяйственной практики, применение этиленпродуцирующих препаратов будет наиболее эффективно на тех сельскохозяйственных культурах, где хозяйственно ценным урожаем являются подземные органы – корнеплодные растения. Это такие культуры, как картофель, батат, свекла, морковь и др. Причем местом воздействия этиленпродуцирующих препаратов (таких как ХЭФК, гидрел, дигидрел, регрост и других) должна быть не надземная часть растений, а их корневая система.

Таким образом, отрицательный геотропизм стеблей (горизонтальный рост стебля под воздействием этилена) всех высших растений есть генетически закрепленная реакция растений на образование этилена гетеротрофными микроорганизмами при переходе риниофитов из водной среды обитания на сушу – в среду обитания у кромки воды под действием высоких концентраций этилена.

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ КВАЗИДВУХЛЕТНИХ ОСЦИЛЛЯЦИЙ В ДИНАМИКЕ НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Environmental significance of quasi biennial oscillations in dynamics of terrestrial ecosystems

П.А. Кашулин, Н.В. Калачева

Полярно-альпийский ботанический сад-институт Кольского НЦ РАН,
г. Апатиты

E-mail: falconet1@yandex.ru

К числу важных динамических свойств экосистем, связанных с их долговременной устойчивостью, относят цикличность их продуктивности, генеративных процессов, численность составляющих их организмов и некоторые другие свойства. Еще одной характер-

ной особенностью протекания циклических процессов в пространственно протяженных экосистемах является их, иногда наблюдаемая, синхронность, радиус которой может достигать многих километров. Протяженные пространственные географические размеры и многолетняя устойчивость параметров циклов дают повод для рассмотрения роли внешних глобальных геофизических факторов в их формировании и поддержании.

Одним из возможных контролирующих факторов динамики наземных экосистем, роль которых мало исследована, являются квазидвухлетние осцилляции (QBO -индексы). Они являются главной компонентой вариаций солнечной активности (СА), формируя тонкую структуру ее 11-летнего цикла, и отражают динамику некоторых геофизических процессов, оказывающих прямое или косвенное влияние на наземные экосистемы. Происхождение этой структуры связано с динамическими процессами в глубоких слоях Солнца, предположительно происходящими в его конвективной зоне и отражающимися в вариациях интенсивности излучения солнечной короны и многих геофизических процессах с периодом два-три года. Квазибимодальные вариации индекса радиоизлучения на длине волны 10.7 см – $\Delta F_{10.7}$, косвенно характеризующего УФ излучение Солнца, а также температуры атмосферы на высоте 87-97 км, по-видимому, вызваны QBO СА, вследствие вариаций УФ радиации, поглощенной на более низких высотах. Периоды $T_1 = 24, 46 \pm 2, 47$ мес. обнаружены в среднесуточной плотности потоков протонов галактического происхождения на орбитальном комплексе «МИР».

Биологически важным фактором, зависимым от QBO, являются годовые индексы стратосферного озона на разных широтах и прохождение УФ солнечной радиации, включая ее УФ-В компоненту и другие свойства атмосферы. Известно, что двух-трехлетние циклы широко распространены и в динамике различных популяционных показателей экосистем. Они обнаружены в многолетней динамике вариаций урожайности японского бука *Fagus crenata* на юго-западе Хоккайдо (Yasaka et al., 2003), кривых цветения индикаторных видов растений в северной Фенноскандии и на Кольском п-ове (Кашулин, Калачева, 2006), а также в умеренной зоне (Минин, Гамбурцев, 2002), численности тихоокеанской и заполярной горбуши (Собко, 2002), мышевидных грызунов в умеренных и южных зонах (Börnstad et al., 1998; Stenches, Saitoh 1998; Stenches, 1999). Популяции человека характеризуются двулетней циклическостью некоторых демографических показателей, например, интенсивности смертности в США и других странах от сердечно-сосудистых заболеваний, гриппа и пневмонии, злокачественных опу-

холей (Петухов, 2005), она характерна для некоторых массовых вирусных заболеваний в Европе (Grenfell et al., 1997).

Генеративная продуктивность *Vaccinium myrtillus* на севере Фенноскандии характеризуется выраженной цикличностью лет большого урожая плодов, которая происходит с интервалами в три-четыре года (Selås, 2000). К числу новых тенденций многолетней динамики популяций в северных экосистемах относится появление устойчивой с 1989 г. двух-трехлетней компоненты в урожайности этого вида центре Кольского п-ова (Исаева, 2001).

Эти и другие изменения многолетней динамики совпадают с усилением высвобождения галогенированных углеводородов в атмосферу в 80-х гг. прошлого века (World Meteorological Organization, 1999), которое в свою очередь явилось причиной глобального снижения концентрации стратосферного озона. А это может приводить к росту УФ-В компоненты спектра солнечной радиации на уровне Земли и в полярных регионах. Проблема жесткого ультрафиолета приобрела актуальность в связи с обеднением стратосферного озона в последние декады и возможными множественными последствиями для наземных и водных экосистем Арктики. Арктические регионы получают сравнительно меньше радиации по сравнению с южными широтами вследствие низкого значения угла солнечного зенита и, соответственно, роста протяженности озонового слоя, и QBO имеют больший вес в экваториальных и умеренных регионах. Вероятно, этим можно объяснить распространенность здесь относительно коротких популяционных циклов динамики мелких млекопитающих и параметров популяций растений. С другой стороны, относительные увеличения УФ-В радиации в северных регионах, наблюдаемые в последние годы, являются довольно высокими, а относительные вариации УФ радиации могут быть более важны для живых систем, чем абсолютные уровни (Björn et al., 1997). Этим можно объяснить появление двух-трехлетних циклов в многолетней динамике продуктивности и генеративных процессов у разных индикаторных видов травянистых и древесных растений на Кольском п-ове.

ТРАНСПИРАЦИЯ РАСТЕНИЙ: МЕЖДИСЦИПЛИНАРНЫЕ АСПЕКТЫ**Plant transpiration: interdiscipline aspects****Э.И. Клейман, О.А. Харчук**Институт генетики и физиологии растений АН Республики Молдова,
г. КишиневE-mail: *emikleiman@gmail.com*

На базе собственных экспериментальных данных и известных теоретических положений обсуждаются физиологические и экологические аспекты транспирации растений и фитоценозов, в частности, роль устьиц в регуляции расхода воды для уточнения причин бытовавших многие годы противоречий. Они сформулированы Джонсом как мнения физиологов, полагающих, что «... устьица должны быть первичным контролем транспирации...» и метеорологов, которые убеждают, что «... транспирация растительных покровов в целом была независимой от водного статуса и типа растений...» (Jones, 1998). Сближению контрастных мнений способствует учет влияния внешних условий в классическом уравнении испарения Пенман-Монтейф (McNaughton and Jarvis, 1983), что может быть использовано для прямого определения степени устьичного контроля транспирации $(\delta E/E)/(\delta g_s/g_s) = 1 - \Omega$, где E – интенсивность транспирации, g_s – устьичная проводимость; $(1 - \Omega)$ – коэффициент устьичной регуляции для контроля транспирации (C_s), тогда как Ω представляет влияние всех остальных факторов. Важное значение в использовании этого уравнения – потребность оценки относительной величины проводимости приграничного слоя (что характеризует сопротивление, переданное от растительного покрова к немодифицированному воздуху). Водяной пар преодолевает приграничный слой путем диффузии в соответствии с законом Фика в форме уравнения, выведенного П. Гаастра: $F = \Delta C/\Sigma r$, где F – скорость диффузии, а ΔC – разность концентраций водяного пара между наружным воздухом и листом. Если для отдельного листа толщина пограничного слоя, влияющего на транспирацию, оценивается величинами не более нескольких миллиметров, то для фитоценоза предлагаются величины до «сотен и даже тысяч метров над поверхностью» (Jones, 1998). По нашему мнению, причина столь высоких значений для толщины пограничного слоя в том, что не учитывается слоистость полога фитоценоза, которая в экологии характеризуется индексом листовой поверхности (ИЛП) – отношение суммарной поверхности листьев (односторонней) к единице площади участка, занятого фитоценозом.

Разъяснению существующих разногласий о роли факторов, лимитирующих транспирацию (в применении к фитоценозам), может способствовать анализ известных и полученных нами экспериментальных данных по величине относительной транспирации листьев растений разных видов. Подобно ИЛП, относительная транспирация листьев рассчитывается на одностороннюю площадь листа (на которую делят суммарное для обеих сторон листа испарение). Это совпадает с реальной физической картиной испарения фитоценоза: испарять воду могут обе стороны всех (допустим, десяти) отдельных ярусов, что в сумме дает на 1 га 20 га испаряющей площади листьев, но фитоценоз не может испарить больше, чем с 1 га водной поверхности (что является теоретическим пределом независимо от величины ИЛП, которая определяет потенциальную испаряющую поверхность внутри ценоза). Наши экспериментальные данные для разных культур (соя, яблоня, виноград, томаты, фасоль и др.) показывают, что при оптимальной влагообеспеченности величина относительной транспирации превышает 0.5, снижаясь по мере уменьшения влажности почвы в нелетальном для растений диапазоне примерно в десять раз (и приближаясь к величине кутикулярной транспирации). Очевидно, что уже при ИЛП, равном 2 потенциальное испарение (например, $0.6 \times 2 = 1.2$) превышает теоретически возможную величину 1.0. При большом ИЛП, например 10, предел относительной активности в расчете на один слой (ярус) ценоза составляет 0.1, что много ниже потенциального максимума (0.5 и более), и может приближаться к величине относительной активности воды листьев при полностью закрытых устьицах (даже если они открыты), сводя на нет роль устьичной регуляции в расходе воды фитоценозом. Таким образом, увеличение сопротивления для диффузии парообразной воды в фитоценозе происходит не за счет «увеличения толщины пограничного слоя до сотен и тысяч метров», а лимитирования суммарного испарения многих слоев (ярусов) фитоценоза только одним, поверхностным слоем (с условной относительной активностью, равной испарению с водной поверхности) независимо от потенциального испарения, которое для многоярусной поверхности может существовать только в теории. Как исключение, в искусственных фитоценозах (овощные теплицы с высоким ИЛП) препятствия для диффузии парообразной воды снимаются применением принудительной вентиляции, что расширяет диапазон устьичной регуляции транспирационного расхода воды. Описанные выше закономерности вносят свой вклад и в известный характер продуктивности фитоценозов в зависимости от величины ИЛП: максимум валовой (фитомасса) продукции достигается при ИЛП, равном 8-10, тогда как максимальной чистой продукции соответствует ИЛП, близкое

к 4. Для повышения качества урожая ИЛП снижают (для высококачественных сортов пшеницы – до 1, что расширяет диапазон устьичной регуляции).

**ВЛИЯНИЕ КРАТКОВРЕМЕННОГО ДЕЙСТВИЯ УФ-Б ЛУЧЕЙ
НА ОБРАЗОВАНИЕ ФЕНОЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ
В *SPHAGNUM MAGELLANICUM***

**Effect of short-term uv-b radiation on the phenol compounds formation
in *Sphagnum magellanicum***

В.А. Ковалевич, Н.В. Загоскина

Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, г. Москва
E-mail: phenolic@ippras.ru

Сфагновые мхи в эволюционном отношении являются очень древними растениями. Современные их виды образовались в середине мезозоя, когда начали появляться первые цветковые растения. В настоящее время единственным представителем семейства Sphagnaceae является род *Sphagnum*. Его виды выполняют важную роль в формировании растительных сообществ бореальной и тундровой растительных зон. Судя по немногочисленным литературным данным, для сфагновых мхов характерна высокая устойчивость к стрессовым воздействиям, в том числе к ультрафиолету.

Ранее было показано, что некоторые представители рода *Sphagnum* синтезируют соединения фенольной природы. Последние обладают высокой антиоксидантной активностью и защищают клетки от действия УФ-радиации. Возможно, что именно они и обуславливают высокую стрессоустойчивость сфагновых мхов. Для решения этого вопроса мы использовали кратковременное воздействие повышенных доз УФ-Б лучей (303 нм) на *S. magellanicum*, который, как показали наши предварительные данные, обладает способностью к синтезу фенольных соединений и флаванов.

При проведении опытов верхние участки стеблей мха с веточками (длиной 1 см) освещали через светофильтр, пропускающий коротковолновую часть УФ-радиации (303 нм). По истечении 1, 2, 4 или 6 час материал собирали и подвергали экстракции 96 %-ным этанолом. В этанольных экстрактах стандартными спектрофотометрическими методами определяли содержание фенольных соединений и флаванов.

Изучение кратковременного воздействия УФ-Б лучей на *S. magellanicum* показало, что при исходно высоком уровне в нем фенольных соединений значительных изменений в содержании суммы растворимых ФС и флаванов не происходило. В случае исход-

но-низкого содержания в тканях ФС, УФ-Б лучи уже после 1 часа экспозиции стимулировали накопление ФС (почти на 30 %). В дальнейшем (через 3 час) количество этих веществ снижалось почти в три раза по сравнению с контролем, а затем постепенно увеличивалось и через 6 час достигало исходного (контрольного) уровня.

Таким образом, реакция мха *S. magellanicum* на кратковременное действие УФ-Б лучей в значительной степени зависит от содержания в них ФС: при низком их уровне изменения в фенольном метаболизме выражены в большей степени, чем при высоком. Все это свидетельствует о хорошей адаптации сфагновых мхов к окружающим условиям, в том числе и повышенным дозам УФ радиации. Именно быстрое преодоление стрессовых реакций и позволило сфагновым мхам столь долго и успешно расти и развиваться на нашей планете.

АГРОФИТОЦЕНОЗЫ И ПРОБЛЕМА ЭРГАЗИОФИГОФИТОВ

Agrophitocenoses and problems of ergasiofigophites

М.Н. Кондратьев

Российский государственный аграрный университет
им. К.А. Тимирязева, г. Москва
E-mail: mikl-kondr-1939@rambler.ru

Проблема эргазиофигофитов (беглецов из культуры) обозначилась с момента, когда интродукция видов достигла максимального своего развития. Перенос видов в условия естественных биогеоценозов для сохранения или расширения их ареалов являлся целью натурализации. Из общего числа интродуцированных видов лишь небольшая часть достигла состояния полной натурализации, когда интродуцент мог не только расти и развиваться, но также цвести и плодоносить в новых условиях. Так, в дендрологическом саду МСХА им. К.А. Тимирязева из общего числа интродуцированных видов (около 700) древесно-кустарниковых пород состояния полной натурализации достигло не более 12 %.

В настоящее время из-за специфических экономических условий и менталитета некоторых состоятельных представителей нашего общества участился ввоз экзотических для условий России представителей флоры. Эта стихийная акклиматизация, как правило, ограничивается нахождением видов в контролируемых условиях или жизнью только одного поколения, если речь идет об открытом грунте. Но некоторая опасность перехода таких видов в разряд эргазиофигофитов присутствует.

Сознательный перенос (возврат) растений из культуры в при-

родные местообитания (реинтродукция) практически не используются. Зато участились случаи, когда ранее окультуренные виды настолько хорошо приживаются в новых условиях, что выходят за пределы агроэкосистем и начинают встречаться за их границами. Такие виды стали называть эргазиофитофитами. В первую очередь они поселяются по антропогенным местообитаниям, в неполноценных сообществах с низкой конкуренцией. Особенно опасным является этап полной натурализации, когда вид способен начать экспансию и нанести ущерб как естественным растительным сообществам, так и хозяйственной деятельности человека.

Ситуация может обостриться в связи с определенным увеличением положительных температур (даже в зимний период) в рамках биосферы Земли.

В качестве наиболее типичных эргазиофитофитов следует назвать борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi*), ячмень гривастый (*Hordeum jubatum*), ежу сборную (*Dactylis glomerata*), люпин многолистный (*Lupinus polyphyllus*), галинсогу мелкоцветную (*Galinsoga parviflora*), ромашку пахучую (*Lepidothea suaveolens*), амарант хвостатый (*Amaranthus caudatus*), щирицу запрокинутую (*Amaranthus retroflexus*) и некоторые другие. Согласно последней сводке А. Артамонова (г. Липецк), во флоре Средней России отмечено 107 дичающих видов, и этот список постоянно пополняется. Так, среди дичающих видов отмечено девять представителей семейства Rosaceae, два из семейства Elaeagnaceae и по одному из семейств Asteraceae, Caprifoliaceae, Fabaceae, Polygonaceae.

Эргазиофитофиты представляют большую опасность, так как они не только нарушают выработанное в процессе эволюции динамическое равновесие природных сообществ, но и не имея в новых условиях болезней и вредителей, способных контролировать их численность, становятся со временем злостными сорняками.

Быстрое расселение некоторых эргазиофитофитов на новой территории может, по всей видимости, происходить и при участии выделяемых ими аллелопатических агентов, которые губительно воздействуют на местные виды. В настоящее время особенно актуальной проблема эргазиофитофитов относится к борщевiku Сосновского, эндемику Северного Кавказа, который был завезен и до сих пор культивируется как кормовая силосная культура.

Причиной отказа от возделывания борщевика Сосновского послужило уникальное свойство сока этого растения при попадании на кожу вызывать язвенные ожоги. Как правило, после заселения этого вида на данном месте другие растения не заселяются, т.е. происходит блокирование сукцессии на ее ранних стадиях. При накоплении таких явлений (заселенные территории борщевик Сосновского не отдает, а новые заселяет) нас ждет региональный

экологический кризис.

Что удалось установить на сегодняшний день применительно к этому виду? Во-первых, борщевик Сосновского характеризуется мощным потенциалом в отношении конкуренции за переменные составляющие (свет, воду, элементы минерального питания); во-вторых, обладает колоссальной регенерационной способностью за счет большого количества образуемых семян, а также массивной корневой системы; эффективной адаптацией к затенению и низкому плодородию почв; за счет отсутствия вредителей и болезней (исключая незначительное повреждение созревающих семян ложной мучнистой росой); существенной устойчивостью к обработкам гербицидами (раундапом).

Что остается не изученным: 1) обладают ли фурукумарины и эфирные масла, содержащиеся во всех частях растения, аллелопатическими свойствами; 2) если выполняется п. 1, то какие части растения являются основными источниками ингибиторов. В отличие от других видов борщевика (их около 40), специфическими компонентами сока борщевика Сосновского являются γ -терпинен, цис- β -оцимен, β -фарнезен, гексил-2-метилбутаноат, транс- β -оцимен, п-цимол, гермакрен-D, γ -пальмитолактон, β -мирцен, 2-фенилэтилгексаноат.

ДИНАМИКА ГОРМОНАЛЬНОГО ПУЛА В ТКАНЯХ РАЗЛИЧНЫХ ОРГАНОВ ШАЛФЕЯ МУСКАТНОГО (*SALVIA SCLAREA* L.) В ПРОЦЕССЕ ЗИМОВКИ В СРЕДНЕЙ ПОЛОСЕ РОССИИ

The hormonal pool dynamics in tissue of the different organs
of *Salvia sclarea* L. during winter in the Central regions
of European part of Russia

В.В. Кондратьева, Л.С. Олехнович

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, г. Москва

E-mail: lab_physiol@mail.ru

Усилившиеся в последние годы климатические аномалии могут вызвать изменение ареала южных видов растений. В связи с этим исследование процесса их адаптации и выживания в физиолого-биохимическом аспекте весьма актуально. Шалфей мускатный – ценное эфиромасличное растение, в диком виде растущее в южных регионах России и субтропиках Средиземноморья. Зимние температуры умеренных широт могут оказывать стрессовое воздействие на это растение. В формировании адекватного ответа на абиогенные и биогенные стрессы существенную роль играют фитогор-

моны. Нами был изучен гормональный статус тканей зимующих органов *Salvia sclarea* L. в связи с адаптацией к аномально холодной зиме 2005-2006 гг. Определяли количество и качественный состав цитокининов (ЦТК), а также содержание связанной и свободной форм абсцизовой кислоты (АБК) в тканях корневой шейки с почками возобновления, зимующих листьев прикорневой розетки и запасающей части корня (4-6 см от корневой шейки) с конца сентября (начало первых заморозков) и до середины апреля (начало отрастания новых побегов). Растения выращены из семян на экспериментальном участке ЛФиБР ГБС. Экстракцию и очистку проводили по модифицированной нами методике с использованием на завершающем этапе метода ВЭЖХ.

Во всех зимующих органах идентифицированы зеатин-рибозид, изопентениладенозин, зеатин и изопентениладенин (ИПА). Наиболее стабильно было содержание ИПА. Динамика содержания дается для суммы всех идентифицированных ЦТК. В результате исследования выявлено, что уровень ЦТК в тканях корневой шейки и запасающей части корня медленно снижался с сентября по декабрь. Температура воздуха, почвы и снежный покров были близки к норме для этого времени года. В январе, когда средняя температура воздуха стала ниже нормы (около -31°C), а почва промерзла на 15-20 см, в тканях этих органов зафиксирован пик ЦТК, почти в семь раз превышающий декабрьское значение. Следует отметить, что в феврале при сохранении аномально низкой температуры воздуха и почвы уровень ЦТК уже снижается. Возможно, январский подъем уровня ЦТК связан с участием этих фитогормонов в запуске механизма длительной адаптации клетки к стрессовому воздействию низких температур, и в дальнейшем ткани корневой шейки и корня были уже подготовлены к неблагоприятным факторам внешней среды. Двукратное увеличение содержания ЦТК отмечено только в апреле (температура $+10^{\circ}\text{C}$), когда начали расти побеги из почек возобновления на корневой шейке. Следует подчеркнуть, что поднятие уровня ЦТК под действием низких температур ($0-3^{\circ}\text{C}$) было отмечено в тканях корневищ изученных ранее культурных сортов и диких форм мяты различного географического происхождения при первых заморозках. В тканях зимующих листьев, наиболее подверженных температурным колебаниям, весь период наблюдения уровень ЦТК был в два-три раза выше, чем в других зимующих органах. Его снижение отмечено только в январе (почти в четыре раза) и совпало с пиками этих фитогормонов в тканях корневой шейки и запасающей части корня, а также с появлением свободной АБК в тканях листьев. Свободная АБК в наибольшем количестве зафиксирована в тканях корневой шейки после первых заморозков в сентябре (7.2 мкг/г сухого вещества). С октября по декабрь уровень этого фитогормона уменьшился до следовых количеств, а затем по-

степенно возрос до 9.2 мкг/г сухого вещества в апреле при весеннем похолодании (0-1 °С ночью). Аналогичная динамика свободной АБК выявлена в тканях запасающей части корня, но содержание этого фитогормона было намного ниже (максимальное 1.9 мкг/г сухого вещества в апреле). В зимующих листьях прикорневой розетки свободная АБК появилась только в январе, и ее уровень медленно поднимался до максимума в апреле (11.7 мкг/г сухого вещества). Связанная АБК выявлена в тканях корневой шейки с декабря, в январе (морозы до -30 °С) ее количество возрастает почти в 10 раз, а затем снижается. В листьях максимум связанной формы АБК отмечен в декабре (накануне начала сильного похолодания). В запасающей части корня связанная АБК найдена во все сроки наблюдения, но ее уровень, как и у свободной формы, не высок. Возможно, это связано с большим содержанием углеводов в этой части растения, которые частично берут на себя протекторные функции при стрессовых воздействиях низких температур. Наиболее чувствительны к температурному воздействию оказались ткани зимующих листьев и корневой шейки. Итак, гормональный статус тканей зимующих органов *Salvia sclarea* L. менялся сопряженно с погодными условиями. Особенно это проявилось у наземных частей растения (листьев и корневой шейки), в тканях которых резкий подъем уровня ЦТК и АБК совпадал с аномально низкими зимними температурами воздуха и промерзанием почвы, имевшими место в 2005-2006 гг., или весенними заморозками. Возможно, оба фитогормона связаны с различными путями активации адаптационного потенциала данного растения.

Работа выполнена в рамках программы ОБН РАН «Биоресурсы России: фундаментальные основы рационального использования».

**ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕТОДА
ПРОГРАММИРОВАННОГО ПОЛУЧЕНИЯ ТРАНСГРЕССИЙ
ДЛЯ УСКОРЕНИЯ ИНТРОДУКЦИИ НОВЫХ КУЛЬТУР**

**The programming of transgressions with a purpose
to precipitate new cultures introduction**

А.А. Кочетов, Г.А. Макарова

Агрофизический научно-исследовательский институт, г. Санкт-Петербург
E-mail: AKochetov@agrophys.ru

Расширение ассортимента выращиваемых культур, особенно для северных регионов Земли, является приоритетной проблемой, решение которой позволяет улучшить рацион питания и здоровье местного населения. Одновременно с этим интродукция новых ви-

дов растений помогает решить и некоторые глобальные проблемы. Среди них увеличение продуктивности сельхозугодий при снижении энергозатрат и негативного воздействия на окружающую среду.

Сегодня введение новых культур в сельскохозяйственное производство тормозится из-за длительности и трудоемкости существующих методов интродукции и селекции. Порой на поиск и получение форм, адаптированных к новым условиям выращивания, уходит не один десяток лет. Поэтому весьма актуальной является разработка методов ускорения интродукции новых культур. Созданные в Агрофизическом НИИ методы изучения биологических особенностей растений в регулируемой агроэкосистеме в комплексе с методами целенаправленного получения трансгрессивных форм с запрограммированными хозяйственно полезными свойствами позволяют значительно ускорить работу по интродукции новых культур.

При интродукции новой культуры работа по разработанной нами методике включает следующие этапы:

1. Выявление основных стрессоров, воздействующих на интродуцируемую культуру в новых условиях выращивания и снижающих ее продукционный потенциал, путем сопоставления биологических требований культуры и климата региона;

2. Изучение биологического разнообразия интродуцируемой культуры для выявления доноров устойчивости к каждому из действующих стрессоров в отдельности, при моделировании стресса в регулируемой агроэкосистеме;

3. Подбор родительских пар для скрещивания по принципу взаимодополнения по чувствительности к основным действующим стрессорам, а также другим хозяйственно-полезным признакам и получение гибридов первого и второго поколений в условиях светокультуры;

4. Отбор высокопродуктивных и устойчивых трансгрессивных форм во втором поколении гибридов в открытом грунте под воздействием всего комплекса стрессоров, действующих в природных условиях;

5. Создание высокопродуктивных и устойчивых линий интродуцируемой культуры посредством инбридинга и стабилизирующего отбора.

Предлагаемая методология интродукции была применена и апробирована при разработке стратегии ускоренной интродукции дайкона (японской редьки) в Северо-Западный регион России. Эта культура является одной из самых высокопродуктивных овощных культур, обладая при этом хорошим вкусом и ценными питательными

свойствами. Однако дайкон малопродуктивен при выращивании в Северо-Западном регионе России из-за высокой чувствительности культуры к действию длинного дня и низких положительных температур. При майской и июньской посадке в открытый грунт Северо-Запада России почти все сорта быстро переходят к цветению, не образуя товарного корнеплода. Нами была поставлена задача получения форм дайкона, которые бы обладали интенсивным ростом, высокой продуктивностью и не зацветали при весенней и раннелетней посадке.

На начальном этапе этой работы в регулируемой агроэкосистеме исследована коллекция восточных редек (около 60 образцов) для выявления сортов, слабореагирующих на действие длинного дня и низких положительных температур. Подобраны наиболее перспективные комбинации скрещивания, в потомстве которых можно было бы выделить образцы с комплексной устойчивостью.

На следующем этапе получены гибриды между лобой Красной мелкой и дайконами сорта Акицумари и Химани, взаимно дополняющими друг друга по устойчивости к низкой температуре и длинному дню. Гибридные семена дайкона второго поколения в перспективных комбинациях скрещивания высаживали в начале мая в открытый грунт Ленинградской области, отбирая наиболее продуктивные, не зацветающие до поздней осени. Семена от них получали в условиях светокультуры в зимнее время путем самоопыления. В течение следующих четырех поколений благодаря стабилизирующему отбору получены высокопродуктивные линии дайкона, не расщепляющиеся при самоопылении и обладающие комплексной устойчивостью к действию низких положительных температур и длинного дня. Чередование выращивания в светокультуре и открытом грунте в течение календарного года позволило за четыре-пять лет работы получить адаптированные к светотемпературным стрессорам высокопродуктивные линии. Введение их в сельскохозяйственное производство Северо-Запада России позволит значительно повысить эффективность использования земель за счет получения больших урожаев корнеплодов с 1 га и улучшить рацион питания населения за счет более ценных биохимических характеристик этой новой культуры по сравнению с традиционно выращиваемой черной редькой.

**МОДЕЛИРОВАНИЕ НА ОСНОВЕ СИСТЕМНОГО ПОДХОДА
В ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ****Modelling on the basis of system approach
in the ecological physiology of plants****В.К. Курец, Э.Г. Попов, А.В. Таланов**Институт биологии Карельского НЦ РАН, г. Петрозаводск
E-mail: talánov@krc.karelia.ru

Известно по крайней мере три учебных пособия, посвященных моделированию в экологии (Максимов, Федоров, 1969), Максимов, 1980; Федоров и Гильманов, 1980). В физиологии растений применяли линейное моделирование, и весьма успешно, В.Л. Калер и Ю.А. Урманцев, но, судя по публикациям, это направление широкого распространения не получило.

Следует заметить, что планирование экспериментов и многофакторное моделирование вообще впервые были применены в растениеводстве, агрохимических опытах Р. Фишера в 1919 г.

Разработка методологии системного исследования экологических характеристик растений на базе активных многофакторных планируемых экспериментов и нелинейного моделирования была начата физиологами растений Института биологии КарНЦ РАН при методической помощи Отдела математических методов Карельского филиала АН СССР в начале 1970-х гг.

Многофакторные эксперименты позволяют резко сократить затраты на исследования, повысить их точность, получать количественные описания изучаемых процессов и приблизить результаты лабораторных опытов к практике. Сокращение затрат и повышение точности при планировании достигаются за счет:

- 1) рационального размещения опытных точек в пространстве;
- 2) увеличения шагов исследования благодаря многофакторности.

Переход при планировании экспериментов от натуральных к нормированным единицам дает возможность оперировать в общей системе факторами с различными размерностями.

Значительная часть биологических процессов имеет близкие к параболическим зависимости. Поскольку парабола степени может быть построена по трем точкам, исследование характеристик растений может проводиться по трехуровневым планам. Обработка данных многофакторных планируемых экспериментов методами регрессионного анализа позволяет получать зависимости реакции растений от переменных в опыте факторов с учетом их взаимодействия в виде регрессионных уравнений, являющихся, по сути, математическими моделями.

Математические модели способны отобразить зависимости с любым числом переменных, тогда как двух-трехмерные графики – не более чем с тремя. Численный анализ моделей дает возможность получать любые зависимости по переменным факторам в пределах их варьирования в опыте. Однако подобное моделирование - это операции с «черным ящиком», оценка только количественных связей между сигналами на входе и выходе; для анализа его содержимого необходимы физиолого-биохимические исследования.

С использованием многофакторной методики лабораторией экологической физиологии растений Института биологии КарНЦ РАН изучены различные показатели эколого-физиологических характеристик не менее 40 видов и сортов древесных и травянистых, многолетних и однолетних, диких и культурных растений. Итоги исследований представлены в более чем 40 работах в рецензируемых периодических изданиях, в том числе в 11 статьях в журнале «Физиология растений».

**ВЛИЯНИЕ МИКОРИЗАЦИИ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ ГРИБАМИ
ВЕЗИКУЛЯРНО-АРБУСКУЛЯРНОЙ МИКОРИЗЫ
НА ФОСФАТАЗНУЮ АКТИВНОСТЬ ЧЕРНОЗЕМА ОБЫКНОВЕННОГО**

**Influence of winter wheat inoculation by vesicular-arbuscular mycorrhizas
on black soil phosphatase activity**

М.П. Кутелев, А.С. Казакова

Азово-черноморская государственная агроинженерная академия,
г. Зерноград
E-mail: kump@list.ru

Способность грибов везикулярно-арбускулярной микоризы (ВАМ-грибов) к мобилизации труднодоступного фосфора известна несколько десятилетий. Однако механизм фосфатмобилизующей активности и ферментативная активность ВАМ-грибов исследованы недостаточно.

Цель данной работы – изучение активности кислой и щелочной фосфатаз в почве при инокуляции озимой пшеницы тремя видами ВАМ-грибов.

Растения пшеницы выращивали в пластиковых сосудах емкостью 1 кг в количестве одного растения на сосуд в пятикратной повторности. В качестве субстрата использовали стерильную смесь чернозема обыкновенного с песком в соотношении 1:1. Растения инокулировали тремя видами ВАМ-грибов р. *Glomus*: *G. fasciculatum* (G1), *G. intraradices* (G2), *G. constrictum* (G3) по стандартной методике. Контролем служили растения, выращиваемые без микори-

зации (К), и сосуды со стерильной почвой (П). Вегетационный опыт проводили при естественном освещении 60 дней. Во всех сосудах поддерживали уровень влажности 60 % ППВ. Пробочным сверлом отбирали пробы почвы в фазе всходов, двух, четырех, шести и восьми листьев, а также в конце вегетационного опыта. В почве определяли активность кислой (рН = 5.3) и щелочной (рН = 9) фосфатаз по реакции с β -глицерофосфатом натрия.

Все микоризованные растения обнаруживали высокую частоту встречаемости микоризы – 95-98 %. В контрольных растениях микоризы не наблюдали. Во всех вариантах опыта уровень активности фосфатазы проходил три этапа: начальный, максимум и в конце опыта стабилизировался на определенной величине или снижался. Достоверные отличия в активности кислой фосфатазы по сравнению с почвой и контролем у G2 и G3 появлялись, начиная с фазы четырех листьев (мг $\text{PO}_4^{3-}/100\text{г}$ почвы·ч): П 21,94; К 17,74; G1 24,86; G2 23,26; G3 23,49. Максимум активности наблюдали в фазе восьми листьев П 30,80; К 30,71; G1 31,80; G2 33,08; G3 32,67. С этого момента активность кислой фосфатазы оставалась на стабильно высоком уровне, незначительно снижаясь к концу опыта. В варианте с G1 различия появлялись уже в фазе двух листьев: П 8,79; К 8,41; G1 11,36; G2 8,82; G3 10,17. Максимум активности наблюдали в фазе шести листьев, и к концу опыта активность кислой фосфатазы уменьшалась ниже уровня активности в контроле и почве.

Достоверные различия в активности щелочной фосфатазы для G2 и G3 появлялись уже в фазе двух листьев: П 6,29; К 6,03; G1 12,69; G2 9,06; G3 9,23, достигали резкого максимума в фазе четырех листьев: П 25,35; К 19,47; G1 47,83; G2 56,54; G3 27,38. К стадии шесть листьев активность резко снижалась: П 26,12; К 23,11; G1 30,71; G2 30,32; G3 31,62, некоторое время оставалась на определенном уровне и к концу опыта снижалась ниже уровня активности у безмикоризных растений: П 26,40; К 33,81 G1 35,50; G2 30,26; G3 30,38. В варианте G1 в фазе двух листьев активность щелочной фосфатазы была выше, чем у G2 и G3. Пикового повышения активности в последующие стадии не наблюдали, но тенденция к повышению активности сохранялась до конца опыта.

Фосфатазная активность в почве с микоризованными растениями есть результат фосфатазной активности микрофлоры почвы, растений пшеницы и ВАМ-грибов. По результатам опыта сумма фосфатазной активности почвы и безмикоризных растений выше, чем активность фосфатаз в опытных вариантах. Уровень ферментативной активности в конце опыта под микоризными растениями в некоторых случаях падает ниже уровня безмикоризных расте-

ний, а в случае щелочной фосфатазы у G1 в фазе шести листьев активность также ниже, чем у безмикоризных растений, а затем к концу опыта повышается. Это свидетельствует о том, что микориза подавляет собственную фосфатазную активность растений. Резкое падение активности щелочной фосфатазы после фазы четырех листьев у G2 и G3 и снижение активности в конце опыта говорит и том, что ферменты микоризы достаточно быстро инактивируются. Исходя из этого, можно предположить, что реальная способность ВАМ-грибов к синтезу фосфатаз значительно больше, чем наблюдаемая в опыте.

Динамика активности кислой фосфатазы у G2 и G3 сходна. При этом к концу опыта она остается существенно выше, чем в контроле и почве, что свидетельствует о том, что данные виды практически не снижают уровня секреции кислой фосфатазы на протяжении всего онтогенеза растения. Для G1 характерен более быстрый рост активности на ранних стадиях развития растений и достаточно быстрое снижение, начиная уже с фазы шести листьев. Для щелочной фосфатазы характерна обратная картина: для G2 и G3 быстрый рост и достижение максимума на стадии четырех листьев, затем снижение активности к концу опыта. Для G1 характерен постепенный, но неуклонный рост активности щелочной фосфатазы, который продолжался вплоть до окончания опыта.

Таким образом, все виды ВАМ-грибов в той или иной степени проявляли повышенную фосфатазную активность. У разных видов доминирующими могут быть разные виды фосфатаз. Активность микоризных фосфатаз проявляется уже на самых ранних стадиях развития растений. Уровень фосфатазной активности, а также ее динамика в онтогенезе микоризного растения могут значительно различаться у разных видов грибов.

О СТРАТЕГИИ ФОТОЗАЩИТЫ У ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

About photoprotection strategy of higher plants

О.Н. Лебедева, А.Ф. Титов, Е.Б. Стафеева, Т.С. Николаевская
Институт биологии Карельского НЦ РАН, г. Петрозаводск
E-mail: nicol@bio.krc.karelia.ru

В адаптивном процессе фотосинтезирующих организмов стратегия и механизмы фотозащиты представляют собой важную составляющую, тесно связанную не только с фотоингибированием, но и с выживаемостью. В формировании стратегии фотозащиты и механизмах ее реализации задействованы как физиологические си-

стеми, так и морфологические структуры. Поскольку оба уровня связаны с функциональной ролью пигментов, нами был изучен пигментный состав хлорофиллдефектных растений *Festuca pratensis* Huds, различающихся ориентацией побегов и листьев в пространстве.

В исследовании использована экспериментальная популяция *Festuca pratensis* Huds, которая характеризовалась определенным пулом растений со скрытой хлорофиллдефектностью (особый класс хлорофильных мутаций, блокированных геном-супрессором). Содержание хлорофиллов *a*, *b* и сумму каротиноидов определяли спектрофотометрически.

Установлено, что в популяции хлорофиллдефектных растений даже под прикрытием первичной мутации геном-супрессором расширяется спектр фоточувствительных морфологических типов с соответствующим увеличением концентрации зеленых и/или желтых пигментов. В качестве активных факторов фотозащиты вегетирующего растения участвуют не только каротиноиды, как это общеизвестно, но и хлорофиллы *a* и *b*. При глубоких дефектах фотосинтетического аппарата (*albina*-ревертанты) роль каротиноидов возрастает.

Определенный уровень светостойчивости растений может формироваться за счет изменения концентрации и перераспределения зеленых пигментов в светособирающем комплексе (ССК) и/или в реакционном центре (РЦ) и функциональной активности различных каротиноидов. Так, растения с фотопротекторным морфологическим типом листа (вертикальная ориентация листьев) содержат в ССК в 1.3 раза меньше зеленых пигментов, чем растения с фоточувствительным типом (горизонтальная ориентация листьев). Содержание хлорофилла *a* оказалось увеличенным только у самого светочувствительного морфологического типа (горизонтальный лист и раскидистый куст): в РЦ – в 1.2 раза, а общее количество каротиноидов в ССК – в 1.3 раза. Полученные результаты позволяют констатировать, что растения, как правило, активнее используют механизмы сброса избыточно поглощенной энергии с соответствующим увеличением количества зеленых пигментов в ССК, но не передачи и последующей фиксации ее в РЦ. У растений с фоточувствительными морфологическими типами используются оба пути.

Представляется, что супрессорные мутации, обладая плеiotропным действием, способны вызывать формирование частных стратегий фотозащиты растений с хлорофиллдефектностью, активно расширяя общую или перестраивая ее на специализированные и более надежные механизмы. Общую стратегию фотозащиты реали-

зуют растения *w*-type (дикого типа). Наибольшее содержание зеленых пигментов в ССК и РЦ обнаруживалось у них в случае комбинации раскидистого куста с горизонтальной ориентацией листа, а наименьшее – компактного куста с вертикальной ориентацией листа. У растений с супрессированной хлорофиллдефектностью наблюдаются специфические изменения в содержании пигментов. У *viridis*-ревертантов отмечено повышение пула зеленых пигментов в ССК при сочетании всех типов куста как с горизонтальной, так и повислой ориентацией листа. Содержание зеленых пигментов у *xantha*-ревертантов в ССК соответствует среднему значению для конкретного морфологического типа растений. Особенностью *viridis*- и *xantha*-ревертантов является то, что у морфотипов с горизонтальной ориентацией листа отмечается увеличение пула хлорофилла *a* в РЦ. У *albina*-ревертантов в отдельных случаях концентрация зеленых пигментов в ССК и РЦ была ниже среднего значения по группе и определенной связи с морфотипом не выявлено. Однако количество каротиноидов в ССК у светочувствительных и светостойчивых морфотипов увеличено. Эта корректировка морфофизиологических процессов у растений с супрессированной хлорофиллдефектностью вызывает относительно долговременную адаптацию к интенсивному освещению и обеспечивает их жизнеспособность.

На основе полученных данных сформировано представление о существовании у растений с естественным супрессированным грузом пигментных мутаций нескольких взаимосвязанных между собой уровней морфофизиологической фотозащиты. Первый обеспечивается ориентацией побегов в пространстве и адекватным изменением содержания ксантофиллов; второй – ориентацией в пространстве листовой пластинки и адекватным изменением количества зеленых пигментов в ССК; третий – увеличением фотосинтетической емкости РЦ и активной работой антиоксидантов и связан со светочувствительными морфологическими типами растений. При этом выявляются синергизм, множественность и сложность различных механизмов фотозащиты, обеспечивающих адаптацию растений к изменяющимся условиям среды. Естественный отбор более жестко контролирует специализированные механизмы фотозащиты (фотохимическую фиксацию энергии фотонов и действие антиоксидантной системы).

**IMPACT OF CLIMATE CHANGE ON RADIAL GROWTH
OF SIBERIAN SPRUCE AND SCOTS PINE IN NORTHWESTERN RUSSIA**E. Lopatin¹, G. Lopatina²¹ University of Joensuu, Faculty of Forestry, JoensuuE-mail: eugene.lopatin@joensuu.fi² Syktyvkar Forest Institute, SyktyvkarE-mail: galina.lopatina@forestkomi.ru

When adapting forest management practices to a changing environment, it is very important to understand the response of an unmanaged natural forest to climate change over the long-term. The method used to identify major climatic factors influencing radial growth of Siberian spruce and Scots pine along a latitudinal gradient in northwestern Russia is dendroclimatic analysis. Positive long-term trends in forest growth have been detected at several locations in Komi Republic (northwestern Russia). A clear long-term trend in climate change was identified. During the last 20 years, all meteorological stations experienced temperature increases, and 40 years ago precipitation began to increase. This is reflected in the radial increment of Siberian spruce and Scots pine. Thus, climate change could partly explain the increased site productivity. The total variance explained by temperature varied from 22 % to 41 % and precipitation from 19 % to 38 %. The significant climatic parameters for radial increment in Komi Republic were identified, but the relation between temperature and precipitation in explained variance changes over time.

**CHANGES IN WOOD PRODUCTION OF SIBERIAN SPRUCE
AND SCOTS PINE IN KOMI REPUBLIC (NORTHWESTERN RUSSIA)**E. Lopatin¹, T. Kolström², H. Spiecker³, H.-P. Kahle³¹ Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Branch,

Russian Academy of Sciences, Syktyvkar

E-mail: lopatin@ib.komisc.ru² University of Joensuu, JoensuuE-mail: taneli.kolstrom@joensuu.fi³ Albert-Ludwigs-University Freiburg, Institute for Forest Growth, FreiburgE-mail: instww@uni-freiburg.de

To adopt forest management practices to changing environment, it is important to understand the response of unmanaged natural forests to changing climate. Komi Republic is a region of Northwestern Russia where large areas of natural boreal forest still exist. Apical and radial growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) (108 trees, 529 disks) and Siberian spruce (*Picea obovata* Lebed.) (88 trees, 423 disks)

was analyzed using the stem analysis technique. Based on the collected material we estimated a statistically significant increase in mean single tree volume of Siberian spruce in northern taiga zone by 9 % and in middle taiga zone by 20 % from the period 1901-1950 to the period 1951-2000. Mean single tree volume of Scots pine in middle taiga zone increased by 10 %. Taking into account that trees were sampled in remote untouched forests we assume that the main causes of increase in diameter increment are decreased precipitation (7.3 % during the 20th century) and increased temperature (1.4 °C during the 20th century).

Prolongation of growing season is considered to be a major driver of site productivity increases in the boreal forest. However, this is not consistent with the differences in magnitude of the trends between spruce and pine with relation to latitude as found in this study. Further research is necessary to (i) determine the exact relation between changes in tree height growth and changes in forest site productivity, and to (ii) identify possible causes of and their role for site productivity changes by analysis of spatio-temporal patterns of environmental changes and growth of spruce and pine forests in this region.

МИКОТРОФИЯ И НАКОПЛЕНИЕ ФЕНОЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ У *DACTYLORHIZA MACULATA* (ORCHIDACEAE) В СОСТОЯНИИ ПОКОЯ

The mycotrophy and accumulation of phenolic compounds at *Dactylorhiza maculata* (Orchidaceae) in dormancy state

О.А. Маракаев, Т.Н. Николаева¹, А.К. Алявина¹, Н.В. Загоскина¹
Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова,
г. Ярославль

E-mail: olemar@yandex.ru

¹ Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева, г. Москва

E-mail: phenolic@ippras.ru

Микотрофия сопровождает жизнь орхидеи в течение всего онтогенеза, оказывая существенное влияние на процессы роста и развития. Степень и характер микотрофности значительно варьируют на протяжении жизни орхидеи, находясь под ее метаболическим контролем. Одним из биохимических факторов, регулирующих развитие микосимбионта в подземных органах орхидных, являются фитоалексины, большинство из которых являются фенольными соединениями.

Фенольные соединения и продукты их окисления обладают

фунгицидным и фунгистатическим действием, а также проявляют антиоксидантную активность, защищая клетки растений от различных стрессовых воздействий, в том числе и проникновения различных микроорганизмов и патогенов. В настоящее время в литературе практически нет данных о взаимосвязи между развитием микосимбионта в подземных органах орхидных и накоплением в них соединений фенольной природы.

Цель нашей работы – изучение содержания и локализации фенольных соединений в подземных органах пальчатокоренника пятнистого (*Dactylorhiza maculata* (L.) Soo), находящегося в состоянии покоя (октябрь). Исследования проводили с использованием стандартных методов. Определяли содержание суммы растворимых фенольных соединений (с реактивом Фолина-Дениса), флавоноидов (с хлористым алюминием), их локализацию в клетках, а также выявляли интенсивность развития, частоту встречаемости и состояние микосимбионта.

Впервые показано, что среди подземных органов *D. maculata* наибольшим накоплением фенольных соединений характеризуются придаточные корни, а наименьшим – тубероид (запасующий орган, свободный от микосимбионта). Повышенная аккумуляция флавоноидов отмечена в придаточных корнях и дистальной части окончаний тубероидов. Именно они являются микотрофными и в течение вегетации подвергаются периодическому вторжению микосимбионта.

В состоянии покоя наиболее микотрофными оказываются придаточные корни, что ранее отмечалось нами и для периода летней вегетации. Интенсивность и частота встречаемости микоризной инфекции в них в два раза выше, чем в дистальной части окончаний тубероидов. В этих участках отмечают и различия в соотношении растворимых фенольных соединений и флавоноидов (более чем в три раза). Так, высокий уровень флавоноидов был в дистальной части окончаний тубероидов, содержащей повышенное количество микосимбионта, по сравнению с базальной частью окончаний.

Использование гистохимических методов исследований показало, что в придаточных корнях фенольные соединения присутствуют в клетках, прилегающих к основанию корневого волоска, во внешних клеточных стенках клеток экзодермы, а также в вакуолях специализированных фенолзапасующих клеток (клетках-вместилищах) мезодермы и клетках эндодермы. При этом реакция с реактивом Fast blue (на фенольные соединения) приводила к слабозеленому окрашиванию лизированных пелотонов (клубков гиф) в клетках коровой паренхимы. Зернистая масса микосимбионта, оставшаяся в клетках после переваривания, не имела специфической окраски на фенолы. При реакции с ванилиновым реактивом (на

флаваны) отмечено более интенсивное окрашивание большинства пелотонов в клетках коровой паренхимы, что свидетельствует о локализации в них этих представителей фенольных соединений. Следует также отметить, что в базальной части придаточных корней количество лизированных пелотонов меньше, чем в их дистальном участке при сохранении тенденции к окрашиванию. В единичных случаях в межклетниках были отмечены небольшие участки сохранившихся гиф микосимбионта.

Фенольные соединения в окончаниях тубероидов локализовались в утолщенных клеточных стенках экзодермы. В клетках экзодермы встречались клетки-вместилища с аморфным содержимым фенольной природы, которые располагались группами и в коровой паренхиме. Реакция на флаваны приводила к окрашиванию цитоплазмы и клеточных стенок клеток экзодермы. В базальной части окончаний тубероидов внутриклеточное окрашивание встречается реже. Во всех случаях отмечено слабо-розовое окрашивание лизированных пелотонов в клетках коровой паренхимы. В клетках, где лизис пелотонов завершился и микосимбионт представлен переваренной зернистой массой, эти реакции не проявляются.

Исходя из этого, можно предположить, что уровень накопления фенольных соединений связан и/или обусловлен интенсивностью микотрофности органов, а также состоянием в них микосимбионта.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ МАТЕРИКОВЫХ ЛУГОВ КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Floristic complexes of continental meadows in the Kirov region

С.Ю. Маракулина

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар
E-mail: marakulina@ib.komisc.ru

Материковые луга Республики Коми достаточно хорошо исследованы. В то же время, до настоящего времени остаются относительно слабо изученными луговые сообщества соседнего региона – Кировской области. В 2005 г. нами начата инвентаризация материковых лугов Кировской области (Оричевский, Слободской, Кирово-Чепецкий, Нагорский, Опаринский и Подосиновский районы). Всего за период исследований было сделано 314 стандартных геоботанических описаний на пробных площадях размером 100 м².

Камеральная обработка полученных данных позволила соста-

вить список ценофлор исследованных лугов и выполнить анализ видового состава сосудистых растений луговых сообществ подзон средней и южной тайги. Для сравнения использованы имеющиеся в литературе сведения (Мартыненко, 1989) о флористических комплексах суходольных лугов подзоны средней тайги Республики Коми (бассейны рек Луза и Сысола).

Флористические комплексы включают 192 вида сосудистых растений для луговых фитоценозов подзоны средней тайги и 222 вида для лугов южной тайги. Таким образом, общий уровень видового богатства луговых ценофлор относительно небольшой. Для сравнения в березовых лесах средней тайги Республики Коми зарегистрирован 361 вид, в осинниках – 301, ельниках – 266. При этом луговые сообщества характеризуются достаточно высокими показателями видовой насыщенности (от 18 до 48 видов, в среднем 33 вида на 100 м²). Ядро флористических комплексов образуют 52 вида, относящихся к II-V классам встречаемости. В качестве доминантов чаще всего выступают *Agrostis gigantea*, *Alopecurus pratensis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Deschampsia caespitosa*, *Elytrigia repens*, *Phleum pratense*, *Poa pratensis ssp. angustifolia*.

Оценка сходства исследованных ценофлор с ценофлорой материковых лугов средней тайги Республики Коми с использованием коэффициента Сьеренса-Чекановского свидетельствует о том, что у них имеется региональная специфика. Значения этого параметра при сравнении ценофлор подзон средней и южной тайги Кировской области оказались равными 0.8, а при их парном сравнении с луговой ценофлорой средней тайги Республики Коми – 0.5-0.6 соответственно. Это, по всей видимости, связано с тем, что административные границы совпадают с границами распространения многих луговых растений. Так, некоторые виды северных широтных групп, зарегистрированные на водораздельных лугах Республики Коми (*Avenella flexuosa*, *Rubus arcticus*, *Poa alpina* и др.), на территорию Кировской области не проникают. Одновременно такие растения, характерные для лугов таежной зоны Кировской области, как *Inula britannica*, *Euphorbia helioscopia*, *Pilosella onegensis* и др. не выходят за географические пределы данного региона. При продвижении с севера на юг прослеживается закономерное снижение доли бореальных видов. Меняется и соотношение долготных элементов – отмечено снижение участия растений сибирской фракции при одновременном увеличении роли видов европейской долготной группы.

Несмотря на явное преобладание мезофитной (*Carduus crispus*, *Cirsium setosum*, *Pimpinella saxifraga* и др.) экологической группы в сравниваемых сообществах, участие в формировании исследован-

ных луговых фитоценозов мезогигрофитов (*Alopecurus pratensis*, *Juncus filiformis*, *Myosotis palustris*, *Veronica scutellata* и др.) и гигрофитов (*Carex echinata*, *C. vulpina*, *Persicaria amphibiae* и др.) менее значительно, чем на сопредельной территории Республики Коми. Это, по всей видимости, объясняется более широким распространением в последнем регионе низинных лугов. По отношению к фактору плодородия почв половину от общего числа видов, формирующих луга на водораздельных пространствах сравниваемых регионов, составляют мезотрофы (*Anthemis tinctoria*, *Chaerophyllum prescottii*, *Lathyrus pratensis* и др.).

Выявляются некоторые отличия в соотношении ценотической групп видов. При абсолютном преобладании растений лугового фитоценозотипа в ценофлорах разных регионов на лугах Кировской области, особенно в пределах подзоны южной тайги, отмечено большее участие видов сорной ценотической группы. Отличительными особенностями луговых фитоценозов подзоны средней тайги Республики Коми является значительное участие видов лесной ценотической группы. Специфика луговых ценофлор Кировской области обусловлена, на наш взгляд, природно-климатическими условиями и историей хозяйственного освоения ее территории.

ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТЬ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ НЕСТАБИЛЬНОГО СУТОЧНОГО КЛИМАТА

Plants in unstable climate

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

Институт биологии Карельского НЦ РАН, г. Петрозаводск

E-mail: sysoeva@krc.karelia.ru

Успешность произрастания растений в природе зависит от климатических условий и, прежде всего, от температуры. За пределами области оптимума как повышенные, так и пониженные температуры приводят к ингибированию различных составляющих процессов роста и развития. Реакция растений на действие низких положительных и отрицательных температур, с экспозицией в минутах и сутках, хорошо изучена (Александров, 1985; Титов, 1989; Guy, 1990; Кузнецов, 1992; Thomashow, 1999). Значительно меньше данных о реакции растений на часовые действия низких закалывающих температур, повторяющиеся в сутках и наиболее часто встречающиеся в природе (Марковская и др., 2006).

Целью работы было описание феноменологических реакций

растений на ежесуточное кратковременное действие и последствие температуры из зоны холодого закаливания в камеральных и полевых экспериментах и попытка выявления механизмов, участвующих в ответных реакциях растений на указанное воздействие. Исследования выполнены на растениях огурца, ячменя, бархатцах и петунии. Растения в фазу семядольных листьев (огурец), двух настоящих листьев (ячмень) и рассады (бархатцы и петуния) в течение шести суток подвергали экспериментальной обработке: «контроль» – растения выращивали при постоянной оптимальной суточной температуре; «ПНТ» – при постоянной низкой закалывающей температуре (10-12 °С); «ДРОП» – растения ежесуточно в конце ночного периода подвергали кратковременному воздействию низкой закалывающей температуры (10-12 °С). Для изучения последствие декоративные растения высаживали в открытый грунт, где они росли до середины сентября, а растения огурца и ячменя выставляли в камеры на оптимальные условия (23 °С) на две недели. Измеряли линейные размеры и сухую массу растений. Холодо- (ХУ) и теплоустойчивость (ТУ) растений анализировали по методу ЛТ₅₀ (Дроздов и др., 1976). Для измерений флуоресценции хлорофилла использовали анализатор выхода фотосинтеза с импульсно-модулированным освещением (MINI-PAM, Walz, Germany).

Проведенные исследования показали, что реакция всех опытных видов растений на различные типы воздействия низкой закалывающей температурой сходна, что позволяет установить общие закономерности. Показано, что основными отличиями ответной реакции растений на ДРОП являются:

- более высокий уровень прироста ХУ (в два-три раза выше, чем при ПНТ), достигающий на пятые сутки максимальных значений (при ПНТ на вторые сутки) и сохраняющийся в последствии в течение двух недель (при ПНТ только трое суток);

- одновременный с ХУ рост ТУ, превышающий величину ТУ при ПНТ в два раза и сохраняющийся на повышенном уровне длительное время (при ПНТ рост ТУ отмечен только в начальный период действия низкой температуры);

- резкое падение уровня ХУ в последствии при выдерживании растений в темноте (в последствии ПНТ этот уровень медленно снижается);

- сочетание высокого уровня ХУ с высокой фотохимической активностью фотосинтетического аппарата (при ПНТ отмечается очень низкий уровень всех параметров флуоресценции);

- сохранение способности к быстрому увеличению ХУ растений при повторном ДРОП воздействии (в последствии ПНТ этот процесс постепенный) при выращивании растений в условиях от-

крытого грунта.

Выдвигаются гипотезы о механизмах реакции растений на ежесуточное кратковременное низкотемпературное воздействие.

Анализ суточных климатических данных в условиях Карелии показал нестабильность суточного климата – частые снижения температуры до 10-12 °С на несколько часов в ранневесенний и осенний периоды вегетации, что свидетельствует о важности участия этого фактора в процессах роста и развития растений в условиях открытого грунта. Выявленное при ДРОП обработке растений сочетание высоких значений холодоустойчивости и высокой активности фотосинтетического аппарата может рассматриваться как один из путей адаптации растений в условиях нестабильного суточного климата в течение вегетации в различных климатических зонах.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 05-04-97515).

**СОСТАВ ИОНОГЕННЫХ ГРУПП В КЛЕТОЧНЫХ СТЕНКАХ
КАК ОТРАЖЕНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ СТРУКТУРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ
ПОЛИМЕРОВ В ЭКСТРАКЛЕТОЧНОМ КОМПАРТМЕНТЕ РАСТЕНИЙ**

**Composition of ionogenic groups in cell walls as indicator
of the polymer structural organization features
in plant extracellular compartment**

Н.Р. Мейчик

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, г. Москва

E-mail: meychik@mail.ru

Разработан подход к оценке ионообменных свойств клеточных стенок, который позволяет на количественном уровне выявлять изменения в составе ионогенных групп и структуре полимерного матрикса у растений разных видов, разного физиологического состояния и возраста в ответ на варьирование условий минерального питания. В качестве параметров, характеризующих физико-химические свойства клеточных стенок, использованы количество ионогенных групп разных типов, константы их диссоциации, общее количество катионо- и анионообменных групп, коэффициент набухания. На обширном экспериментальном материале показано, что в клеточных стенках высших растений ионогенные группы представлены карбоксильными группами полигалактуроновой и оксикоричных кислот, фенольными ОН группами и аминогруппами. В данной работе представлено обобщение результатов исследований последних лет, выполненных на изолированном полимерном мат-

риксе клеточных стенок корней растений из семейств Poaceae, Chenopodiaceae, Liliaceae и Fabaceae.

У бобовых растений клеточные стенки характеризуются самой высокой концентрацией уроновых кислот, в то время как стенки злаковых растений – самой низкой. Эти выводы находятся в полном соответствии с результатами других исследователей, которые использовали иные методы оценки катионообменной способности корней. Однако следует отметить, что авторы известных работ, исследуя в качестве однодольных только злаковые растения, при обобщении данных делали вывод о значительно большей катионообменной способности корней двудольных растений по сравнению с однодольными. Наши результаты указывают на несостоятельность такого вывода, так как, например, у *L. longiflorum* катионообменная способность изолированных клеточных стенок не ниже, чем у растений из сем. Chenopodiaceae и значительно выше, чем у злаков. В соответствии с данными содержание пектиновых полимеров в матриксе клеточных стенок составляет приблизительно 6, 14, 36 и 30 % у растений из семейств Poaceae, Chenopodiaceae, Liliaceae и Fabaceae соответственно. Эти результаты не противоречат данным других авторов о содержании пектинов в клеточных стенках (~30 % у двудольных и некоммуелиноидных однодольных растений и 5-10 % у однодольных растений коммуелиноидной группы).

Карбоксильные группы оксикоричных кислот и фенольные группы могут принадлежать различным структурным полимерам клеточных стенок. Известно, что у злаков феруловая кислота входит в состав глюкуроноарабиноксиланов. Двудольные растения содержат ацилированные феруловой кислотой пектиновые полисахариды. Кроме того, гидроксикоричные кислоты входят в состав лигнина и ароматического домена суберина. Фенольные ОН группы в полимерном матриксе клеточных стенок могут также принадлежать различным структурным полимерами. Это и лигнин, и суберин, и полисахариды. В этой связи представляется целесообразным состав фенольных полимеров в стенках растений из различных семейств анализировать по сумме карбоксильных групп гидроксикоричных кислот и фенольных ОН групп. В соответствии с нашими результатами содержание фенольных полимеров в клеточных стенках исследуемых растений уменьшается в ряду Poaceae < Chenopodiaceae < Fabaceae. При этом у растений из сем. Chenopodiaceae и злаков доля этих полимеров достигает 50-60 %, а у бобовых растений – более чем в два раза меньше. Результаты исследования указывают на тот факт, что определяемая фракция гидроксикоричных кислот связана со структурными полимерами клеточных стенок не сложноэфирными, а более прочными просты-

ми эфирными связями, так как разработанный нами метод выделения полимерного матрикса клеточных стенок включает стадию обработки 1 % (0.25 M) NaOH, которая приводит к гидролизу связей первого типа.

Наш метод определения свободных аминокрупп в составе клеточных стенок позволил выявить некоторые особенности структуры азотсодержащих полимеров в них. Установлено, что клеточные стенки растений характеризуются высоким содержанием свободных аминокрупп, которое значительно превышает таковое у белков (~10 %). Так, в клеточных стенках пшеницы доля азота свободных NH₂ групп от общего азота составляет около 50 %, а в стенках бобовых растений – около 20. Сопоставление данных по общему азоту и содержанию аминокрупп позволило предположить, что свободные аминокруппы принадлежат, вероятно, оксиаминокислотам (например, оксипролину или тирозину), которые, вероятно, связаны по гидроксильной группе с углеводной частью гликопротеина или другого структурного полимера клеточных стенок. Таким образом, предложенный в работе подход к оценке содержания ионогенных групп в клеточных стенках, с одной стороны, приводит к результатам и выводам, которые согласуются с данными других авторов, а с другой стороны, позволяет выявить особенности состава структурных полимеров полимерного матрикса у растений различных систематических групп.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ.

РАЗНООБРАЗИЕ ЛИПНЯКОВ ОКРЕСТНОСТЕЙ ГОРОДА ТОБОЛЬСК

A variety of Tiletum in vicinities of Tobolsk

Т.А. Мирюгина, Б.С. Харитонцев, Н.В. Харитонцева
Тобольский государственный педагогический институт
им. Д.И. Менделеева, г. Тобольск
E-mail: *vasilina_m@bk.ru*

Липовые леса представлены чистыми и смешанными насаждениями. Чистые липняки отмечены по правому (коренному) берегу р. Иртыш вблизи дома отдыха «Тобольский», за мясокомбинатом и на Соляной Горе. Данная формация отличается сильной затененностью, поэтому проективное покрытие наземной растительности обычно меньше 100 %. Многие виды, произрастающие в других формациях, в липняках угнетены и часто не цветут. В составе липняков отмечены следующие ассоциации: липняк мелкоосочко-

вый, липняк разнотравный, липняк хвощевой.

Липняк хвощевый (*Tiletum equisetosum*). Почва серая лесная. Сомкнутость древостоя 0.7. Липа имеет II бонитет. Деревья обильно цветут, но семенное возобновление не отмечено. Ярусность не выражена. Сопутствующие виды имеют следующие характеристики: *Equisetum hyemale* – сор2 – (40 % проективного покрытия), *Equisetum sylvaticum* – сор2 – 40 %, *Carex macroura* – сор3 – 15 %, *Crepis sibirica* – sp, *Vicia sylvatica* – sp, *Aconitum septentrionale* – sp, *Matteuccia struthiopteris* – sp-gr и др.

Липняк хвощевый произрастает на склоне коренного берега р. Иртыш у пос. Ивановский, где местами имеется просачивание грунтовых вод.

Липняк мелкоосочковый (*Tiletum caricosum*). Почвы серые лесные. Сомкнутость древостоя 0.9. Липа имеет II бонитет, покрытие травяного покрова 100 %. Ярусность не выражена. Жизненность липы – 3б. Из травянистых видов отмечены: *Carex macroura* – сор – 90 %, *Thalictrum globuliferum* – sp, *Polygonatum officinale* – sp, *Aegopodium podagraria* – sp (жизненность 1б), *Trifolium lupinaster* – sp. (жизненность 1б), *Sedum* – sp (жизненность 2б). Травянистые спутники угнетены, кустарниковый ярус не выражен.

На Соляной Горе также произрастают чистые липняки: парковый по склону (с *Carex macroura* – сор, *Carex obtusata* – сор) и осоково-разнотравный на плакоре (сомкнутость – 0.9, бонитет III). В последнем отмечено массовое произрастание *Carex digitata* и довольно частая встречаемость *Neottia nidus-avis*.

Липняк разнотравный – *Tiletum herbosum*. Почвы серые лесные. Сомкнутость древостоя 0.9-0.7, бонитет III. Выражен кустарниковый ярус из *Lonicera tatarica*, *Viburnum opulus*, *Rosa acicularis*. Травы также образуют два яруса: III – 10.6 м, IV – 0.5-0.2 м. Из крупных трав отмечены *Thalictrum globuliferum* – sp, *Carex distans* – sp, *Lilium pilosiusculum* – сор3, *Epipactis heleborine* – sp, *Elymus sibirica* – сор3, *Aegopodium podagraria* – сор2 и др. В составе IV яруса отмечены *Carex macroura* – сор2, *Poa nemoralis* – сор3, *Paris quadrifolia* – sp и др. Здесь наблюдается произрастание на *Thalictrum globuliferum* паразита *Orobanche krylovii*, а по склону – редкий папоротник *Cystopteris fragilis*.

Липовые леса на восточном пределе ареала *Tilia cordata* Mill (окрестности г. Тобольск) имеют важное научное значение как места произрастания ее травянистых спутников, требующих охраны.

**КОМПОНЕНТЫ CO₂-ГАЗООБМЕНА ТАЕЖНОГО ДРЕВОСТОЯ
В ШИРОТНОЙ ТРАНСЕКТЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ****CO₂-exchange components for taiga wood stand through western Siberia
latitudinal transect****В.А. Мухин, П.Ю. Воронин¹**Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург
E-mail: victor.mukhin@ipae.uran.ru¹ Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, г. Москва
E-mail: pavel@ippras.ru

В основе биогенной составляющей углеродного цикла лежат два важнейших планетарного значения процесса: фотосинтетическое связывание или сток углерода и его гетеротрофное высвобождение в ходе процессов биологического разложения органического вещества. Прогнозируемое потепление климата может изменить соотношение этих потоков и тем самым изменить общее направление движения углерода по органическому циклу, запуская триггерный механизм катастрофически необратимого изменения радиационного баланса планеты.

В настоящее время леса бореальной зоны Северной Евразии играют заметную роль в нетто-связывании атмосферного углерода в составе органической массы – 1.3 Гт С/год. Около 15-20 % этой величины приходится на запасание углерода в пулах древесной фитомассы. Учитывая относительно долговременный характер (десятки лет) консервации углерода в составе живой и мертвой древесины становится понятным интерес к изучению климатической зависимости удержания углерода в этих пулах. Длительность удержания зависит не только от продолжительности жизни древесных растений, но и длительности процессов биологического разложения древесины, которые протекают при участии широкого круга организмов, однако ведущая роль в них принадлежит дереворазрушающим базидиомицетам – единственной группе организмов, способных к биохимической конверсии всех соединений древесины.

Действительно, временная динамика освобождения углерода из древесных остатков заметно зависит от климата. Так, для лесотундры время разложения крупномерных древесных остатков составляет около 60 лет, для зоны северной тайги – 40, для средней тайги – 35, для южной тайги, подтайги и лесостепи – 30 лет. Наиболее активно разложение древесины протекает в южно-таежных лесах. На них, а также на среднетаежные и подтаежные леса приходится более 80 % суммарной эмиссии С-CO₂ в регионе, составляющей 31 млн. т. углерода. Суммарная микогенная эмиссия

C-CO₂ с лесопокрытой территории Западной Сибири, согласно нашим оценкам, примерно в четыре раза меньше объемов ежегодного депонирования углерода в древесном пуле, что определяет нетто углерод-запасающую роль бореальных лесов.

Однако леса не только являются аккумуляторами углерода, но и его нетто источником: накапливают в период фотосинтетической активности и выделяют до формирования хлорофилльного экрана и после его сезонного исчезновения. Превышению эмиссии углерода над стоком способствуют антропогенные и катастрофические природные явления: пожары, вырубки, ветровалы и т.д. Нельзя полностью исключить, что климатическое потепление как глобальный антропогенный фактор также может существенно изменить циркуляцию углерода между атмосферой и лесами, вплоть до изменения знака ее нетто-результата.

Работа выполнена при поддержке программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Изменения окружающей среды и климата: природные катастрофы» и РФФИ (грант № 06-04-48383).

**ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ
МЕЖВИДОВЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ ВОДОРОСЛЕЙ
В СООБЩЕСТВЕ *Ahnfeltia tobuchiensis***

**Physiological basics of interspecies interactions of macroalgae
in *Ahnfeltia tobuchiensis* community**

Ю.В. Набивайло, А.В. Скрипцова
Институт биологии моря ДВО РАН, г. Владивосток
E-mail: nabivailo@mail.ru

Морская неприкрепленная красная водоросль *Ahnfeltia tobuchiensis* образует в заливе Петра Великого большие скопления в виде сплошного пласта толщиной от нескольких сантиметров до метра. Это своеобразное биоценотическое сообщество с большим количеством видов животных и растений и сложной биологической структурой. В районе горы Столовой находятся два крупных пласта анфельдии (южное и северное), расположенных на глубинах от 3 до 9 м и различающиеся по площади, запасам и условиям обитания. В докладе представлены результаты исследований факторов среды в районах залегания пластов анфельдии, видового состава и распределения макрофитов в сообществах, а также влияния света, концентрации биогенных элементов в воде и межвидовых взаимодействий между водорослями на фотосинтетические и ростовые характеристики массовых видов макрофитов сообщества анфельдии в контролируемых лабораторных экспериментах. Пока-

зано, что концентрация растворенного неорганического азота в воде составляет 7-9 и 2-3 мкМ/л в южном и северном пластах, соответственно. Количество ФАР, достигающее поверхности пласта, существенно различается в зависимости от глубины залегания поля и прозрачности вод. Установлено, что основными массовыми видами водорослей данного сообщества являются *Ahnfeltia tobuchiensis*, *Ahnfeltiopsis flabelliformis*, *Chondrus armatus* и *Ptilota filicina*. Распределение и биомасса водорослей на разных участках пласта не однородны. Южное поле представляет собой практически чистые заросли анфельции, биомасса сопутствующих водорослей не превышает 10 % от биомассы пласта. Северное поле значительно загрязнено сопутствующими видами (20-40 %, а местами до 95 % от биомассы пласта). Результаты лабораторных исследований показали, что в условиях, характерных для южного поля анфельции при концентрации нитратов в воде 5-9 мкМ/л и интенсивности света – 8-10 мкЕ, продукционные показатели (интенсивность нетто-фотосинтеза и скорость роста) у сообществообразующего вида, *A. tobuchiensis*, в полтора-два раза выше, чем у сопутствующих водорослей: *Ch. armatus*, *P. filicina* и *A. flabelliformis*. Увеличение освещенности выше 30 мкЕ/(м²с) (интенсивности света, характерные для северного поля анфельции) вызывало повышение продукционных показателей у всех исследуемых видов водорослей. Однако снижение содержания нитратов в среде до 2-3 мкМ/л (концентраций, характерных для северного поля) достоверно подавляло продукционные показатели только у *A. tobuchiensis*. Результаты изучения взаимного влияния водорослей сообщества анфельции показали, что анфельция подавляет продукционные процессы анфелтиопсиса и хондруса и не оказывает влияния на фотосинтетические и ростовые характеристики птилоты вне зависимости от интенсивности падающего света. Предполагается, что данный феномен связан с действием внеклеточных метаболитов, выделяемых анфельцией в процессе жизнедеятельности.

На основании полученных данных предполагается, что изменение условий обитания водорослей и межвидовые взаимодействия существенно отражаются на результатах конкуренции видов. В условиях ограниченного содержания неорганического азота в среде и интенсивности света выше 30 мкЕ/(м²с) сопутствующие виды водорослей могут получать преимущество в конкурентной борьбе с сообществообразующим видом, анфельцией, за счет более высоких продукционных показателей. По всей вероятности, анфельция способна преобладать на участках поля с высоким содержанием биогенов и низкой освещенностью и формировать чистый пласт с минимальным количеством сопутствующих видов водорослей за счет аллелопатического подавления физиологических процессов своих конкурентов.

**ПРИМЕНЕНИЕ МЕТОДА ЭНЕРГОБАЛАНСА
ДЛЯ ОЦЕНКИ КРУГОВОРОТА УГЛЕРОДА МЕЖДУ БИОСФЕРОЙ
И АТМОСФЕРОЙ В УСЛОВИЯХ АРИДНЫХ ПАСТБИЩ УЗБЕКИСТАНА**

**Application of energy balance techniques for measuring carbon cycling
in arid rangelands of Uzbekistan**

М.Г. Насыров

Самаркандский государственный университет им. А. Навои, г. Самарканд

Биогеохимическая значимость углерода, одного из основных элементов, входящих в состав живых организмов и биокосных систем, аномалии его биогеохимического цикла, вызванные хозяйственной деятельностью человека, обуславливают необходимость всестороннего изучения его биологического круговорота. Актуальность данной проблемы связана, например, с изменением статуса аридных территорий, прогрессирующим опустыниванием, растущими потребностями в растительном сырье и влиянием глобальных изменений климата на состояние аридных экосистем. В связи с растущими потребностями населения и индустрии в пастбищных и пахотных землях все большее значение приобретают экофизиологические исследования аридных территорий как возможного резерва, пригодного для более полного освоения, чем в настоящее время. В рамках этих исследований, помимо изучения состава и структуры аридных экосистем, одним из приоритетных направлений является изучение их функционирования в условиях варьирования климатических условий и при различных сценариях антропогенного воздействия.

Использование метода энергобаланса для оценки круговорота углерода между биосферой и атмосферой представляет собой альтернативный и прямой метод оценки продуктивности растительного покрова, имеющий преимущества перед измерением динамики сухого веса, поскольку он применим в любой момент, не приводит растение к уничтожению, позволяет отделить прибыль углерода за счет фотосинтеза от потерь за счет дыхания на больших площадях, таких как пастбища аридной территории Узбекистана.

В настоящее время в большинстве исследований круговорота углерода используется метод, основанный на измерении градиента потока CO_2 на границе биосфера-атмосфера. Газообмен на больших участках, покрытых растительностью, может быть измерен с помощью мини-метеорологического метода без применения камер.

Принципы мини-метеорологии широко применяются для определения водо- и теплообмена у травостоя сельскохозяйственных культур.

В наших исследованиях были использованы мини-метеостанция производства Campbell Scientific Inc., (CSI, Logan, Utah, USA), основу которой составляет портативный инфракрасный газоанализатор компании Li-COR (model 6262), цифровой накопитель данных и ряд сенсоров, контролирующих динамику экологических факторов, складывающихся вокруг растения.

Ассимиляция CO_2 растениями в посевах на больших площадях определялась с помощью параллельных измерений концентрации CO_2 и движения воздуха над травостоем на двух уровнях одной и двухметровой высоты. Поскольку растения поглощают CO_2 , то его концентрация в воздухе непосредственно над растениями и вокруг них будет снижаться. Изменение концентрации CO_2 на различной высоте над растительным покровом вызвано соотношением между скоростью суточной и сезонной ассимиляции CO_2 растениями и движением воздуха, благодаря которому восполняется уровень CO_2 . Принцип измерения концентрации CO_2 в атмосфере вокруг растений основан на том, что молекулы газов, состоящие из двух одинаковых атомов (например, O_2 , N_2), не поглощают инфракрасный свет и, следовательно, не мешают определению концентраций гетероатомных молекул. Поэтому инфракрасный анализ применяют для измерения концентрации многих газов, в том числе CO_2 , H_2O и т.д. Максимум поглощения для CO_2 наблюдается при $\lambda = 4.25$ мкм, остальные пики при $\lambda = 2.66$, 2.77 и 14.99 мкм. Единственный гетероатомный газ, обычно присутствующий в атмосфере и имеющий спектр поглощения, перекрывающий спектр CO_2 , – это пары воды; обе молекулы поглощают инфракрасный свет в области 2.7 мкм. В данном случае образец воздуха перед подачей в камеру определения проходил через слой дессиканта и доводился до абсолютно сухого состояния.

Многолетние стационарные измерения круговорота углерода с использованием градиентного метода показали приемлемость данного метода в мониторинге экологического состояния аридных пастбищ Карнабчуля. Была выявлена высокая корреляция между продуктивностью растений по поглощению CO_2 , измеренным методом инфракрасного газанализа (ИКГ) и классическим укосным методом. В ходе этих измерений удалось выявить основные факторы-предикторы (температура, суммарная солнечная радиация, фотосинтетически активная радиация), влияющие на ассимиляцию CO_2 и продуктивность доминантных растений.

Применение метода энергобаланса, как относящегося к физическим методам мониторинга, позволяет определить продуктивность пастбищ на больших площадях за сравнительно короткое время и открывает новые возможности для изучения потенциала растительного организма аридных территорий.

**СОСТАВ И СОДЕРЖАНИЕ ЛИПИДОВ СЕМЯН РЕДИСА
РЕПРОДУКЦИИ РАЗНЫХ ЛЕТ****The content and composition of lipids in seeds reproduced in different years**

Г.В. Новицкая, Д.Р. Молоканов, Е.А. Тулинова, О.А. Церенова, Т.К. Кочешкова,
И.У. Юсупова, Ю.И. Новицкий
Институт физиологии растений им. К.А.Тимирязева РАН, г. Москва
E-mail: ifr@ippras.ru

Изучали состав и содержание липидов и входящих в их состав жирных кислот в семенах редиса (*Raphanus sativus* L. var *radicula* D.C.) сорта Розово-красный с белым кончиком, репродукции разных лет (2001-2005 гг.) из Краснодарского края.

Для анализа семена редиса отбирались по массе согласно кривой распределения в пределах 9-13 мг. В каждый опыт брали 3г семян. Опыт проводили в девятикратной повторности.

Липиды семян редиса разделяли методом ТСХ. Количественное определение жирных кислот (ЖК) суммарной фракции липидов семян редиса проводили с помощью ГЖХ в виде их метиловых эфиров на газовом хроматографе Fractovap 4100 («Carlo Erba», Италия).

Общее содержание липидов (ОСЛ) в зависимости от года произрастания колебалось от 275-530 мг/г сырой массы.

Вне зависимости от года произрастания состав липидов семян редиса представлен полярными (ПЛ) (галакто-, сульфо- и фосфолипидами) и нейтральными липидами (НЛ) (эфирами стерина (ЭС), свободными стеринами (СС) и триацилглицеринами (ТАГ). Большую часть (98-99 %) липидов семян редиса составляли НЛ. Среди нейтральных липидов преобладающими являлись ТАГ, содержание которых доходило до 90-96 % от общего содержания липидов (ОСЛ). 2-6 % приходилось на долю стерина (Ст), причем эфиров стерина оказалось в 1.5-3.5 раза больше, чем свободных стерина.

На содержание полярных липидов приходилось 1-2 % от общего количества липидов семени. Среди ПЛ семени редиса содержание фосфолипидов (ФЛ) в 2.5-8.0 раз больше, чем количество гликолипидов (ГЛ).

Среди гликолипидов идентифицированы моногалактозилдиацилглицерины (МГДГ), дигалактозилдиацилглицерины (ДГДГ) и сульфохинозилдиацилглицерины (СХДГ). Среди фосфолипидов идентифицированы фосфатидилхолины (ФХ), фосфатидилэтаноламины (ФЭ), фосфатидилглицерины (ФГ), фосфатидилинозиты (ФИ), дифосфатидилглицерины (ДФГ), фосфатидилсерин (ФС), и фосфатидная кислота (ФК). Среди ФЛ 40-70 % приходилось на долю фосфатидилхолинов (ФХ). ФГ и ФИ в 3-10 раз меньше, чем ФХ. Остальные ФЛ представлены в следовых количествах.

Среди гликолипидов основную массу составляли МГДГ, количество которых было в три-восемь раз меньше, чем ФХ. Содержание ДГДГ в четыре-семь раз меньше количества МГДГ, а содержание СХДГ представлено в следовых количествах.

Исследование состава и относительного содержания жирных кислот суммарной фракции липидов семян редиса показало, что главной насыщенной жирной кислотой являлась пальмитиновая (16:0) кислота, относительное содержание которой колебалось от года к году в пределах 4.7-7.4 %. Среди насыщенных ЖК обнаружены миристиновая (14:0) и стеариновая кислоты (18:0), доля которых составляла 0.3-1.1 и 1.3-2.3 % соответственно.

Среди ненасыщенных ЖК липидов семян значительная доля приходилась на эруковую (22:1) кислоту, характерную для семейства крестоцветных. Относительное количество линоленовой (18:3) кислоты и олеиновой (18:1) оказалось примерно одинаковым и колебалось в пределах 20-26 %. Содержание линолевой (18:2) кислоты было несколько ниже (11-15 %). Отношение ненасыщенные/насыщенные кислоты составляло 9.9-12.2. Среди ненасыщенных ЖК наибольшим колебаниям от года к году подвергалось содержание эруковой кислоты. Изменения линолевой кислоты происходили в меньшей степени.

Таким образом, наиболее зависимым от условий репродукции в данном регионе, кроме общего содержания липидов, оказалось содержание полярных липидов, в том числе гликолипидов и, в частности, МГДГ и фосфолипидов, в частности ФХ. Среди нейтральных липидов наибольшая изменчивость обнаружена в содержании стеринов, а среди ненасыщенных жирных кислот липидов – в относительном содержании эруковой кислоты.

**ОСОБЕННОСТИ ЖИРНОКИСЛОТНОГО СОСТАВА ЗЕЛеной ВОДОРОСЛИ
ULOTHRIX ZONATA (WEBER ET MOHR) KUETZING
ИЗ «ЛЕДОВОГО» СООБЩЕСТВА ОЗЕРА БАЙКАЛ**

**Peculiarities of fatty acid composition of green alga *Ulothrix zonata*
(Weber et Mohr) Kuetzing, a representative of Lake Baikal ice community**

С.В. Осипова¹, Н.А. Бондаренко², Н.А. Латышев³, Л.В. Дударева¹,
А.В. Назарова¹, Н.А. Соколова¹, Л.А. Оболкина², О.А. Тимошкин²

¹ Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, г. Иркутск
E-mail: gluten@sifibr.irk.ru

² Лимнологический институт СО РАН, г. Иркутск, E-mail: nina@lin.irk.ru

³ Институт биологии моря ДВО РАН, г. Владивосток

Богатое население морских льдов Арктики и Антарктиды хорошо изучено. В отличие от морского, пресный лед монолитен, его жидкая фаза занимает слишком малый объем для развития в нем

жизни. Долгое время считалось, что пресный лед в криосфере практически стерилен. Открытие криофильной флоры в ледяном покрове ультрапресного оз. Байкал явилось большой неожиданностью (Оболкина и др., 2000). Бедное разнообразие, простая структура, отсутствие специализированных видов отличают байкальское криофильное сообщество от сообществ Арктики и Антарктиды. Флора ледового сообщества в открытой части Байкала представлена доминирующими в планктоне видами (Бордонский и др., 2003; Bondarenko et al., 2000; 2006); в ледовой флоре мелководья, кроме планктонных, могут обильно развиваться и бентосные водоросли. В 2006 г. были продолжены исследования на междисциплинарном экологическом полигоне Березовый (Timoshkin et al., 2003; 2005), во время которых было обнаружено новое ледовое сообщество, с бентосной зеленой водорослью *U. zonata* в качестве эдификатора. Водоросли в изобилии вегетировали на нижней стороне льда. Естественно, возник вопрос – какие особенности могли помочь этой водоросли, пик развития которой в Байкале обычно приходится на летний период (Ижболдина, 1990, 2007), столь массово вегетировать в условиях, близких к 0 °С? С целью изучения молекулярных механизмов адаптации байкальской «ледовой» флоры к условиям низких температур, с помощью аквалангиста, в марте и апреле, затем, для сравнения – в июле были отобраны пробы улотрикса. Известно, что выживание организмов в полярных экосистемах при экстремально низких температурах обеспечивается комплексом молекулярных адаптивных механизмов (Thomas, Dieckmann, 2002). При этом наиболее важным условием выживания является поддержание целостности и функциональности клеточных мембран. При низких температурах увеличивается ненасыщенность жирных кислот (ЖК), возрастает количество полиненасыщенных ЖК в составе липидов бислоя и происходят изменения текучести и проницаемости клеточных мембран. Как обстоит дело с байкальским улотриksom, могли ли водоросли использовать этот адаптивный механизм? Чтобы ответить на данный вопрос, мы сравнили жирнокислотный состав весенних подледных и летних проб *U. zonata*. Жирнокислотный состав мембранных липидов *U. zonata* представлен в основном ЖК с длиной цепи от 12 до 22 атомов углерода. В целом их содержание было значительно больше в июльской пробе, однако относительное количество насыщенных ЖК (весовой %) мало менялось в зависимости от сезона. Среди насыщенных ЖК доминировала С16:0, количество которой составило 16.54 и 16.69 % в апреле и июле соответственно. Отмечалось довольно большое содержание С14:0 кислоты, 5.29 и 5.67 % в весенней и летней пробах соответственно. Кроме этого, в небольших количествах (0.03-0.6 %) без сезонных различий присутствовали С12:0, С15:0, С22:0

и С24:0. Среди насыщенных ЖК сезонные различия наблюдали только в отношении С18:0, в апрельской пробе ее количество было почти в три раза выше, чем в июльской – 0.95 и 0.32 % соответственно. Относительное количество ненасыщенных и полиненасыщенных ЖК было заметно выше в мембранах клеток *U. zonata* из «ледового» сообщества. В апрельской пробе идентифицированы С16: 1(n-7) – 5.52 %, С18: 1(n-9) – 6.29 %, С20: 1(n-9) – 1.66 %, С20: 4(n-6) – 0.86 %, С20: 5(n-3) – 9.23 %, С22: 1(n-9) – 1.55 % и С22: 6(n-3) – 1.6 %. В июле относительное количество почти всех этих ЖК было в два-пять раз ниже. При этом общий индекс ненасыщенности (2.71) в июле был несколько выше, чем в апреле (2.55). Полученные результаты свидетельствуют о том, что *U. zonata* при адаптации к низким температурам реализует классический сценарий повышения проницаемости мембран путем синтеза ненасыщенных и полиненасыщенных жирных кислот. Жирнокислотный состав *U. zonata* имеет высокий индекс ненасыщенности по сравнению с культурными растениями, что, по-видимому, характеризует высокий адаптивный потенциал вида, сравнимый с ледовыми водорослями морей.

Работа выполнена в рамках госбюджетных тем № 24.2.4 «Исследование биогеохимических процессов в литорали Байкала...»; «Влияние ландшафтно-экологических факторов на формирование биоразнообразия...» и частично поддержана программой РАН № 11.14 «Биоразнообразие и динамика генофондов...», интеграционным проектом СО РАН № 27 «Лед Байкала...».

ПОГЛОТИТЕЛЬНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ КОРНЕЙ КЕДРОВЫХ СОСЕН

Absorbtion activity of stone pine roots

А.Н. Панов

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН,
г. Томск

E-mail: Panov@imces.ru

Целью настоящего исследования явилось изучение закономерностей поглотительной деятельности корней различных видов кедровых сосен. Объектом изучения служили двухлетние сеянцы кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour), кедра корейского (*Pinus Koraiensis* Sieb. et Zucc.), кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall) Regel) сибирской популяции и стланика из восточной части ареала. Определяли общую и рабочую поверхность корней. В качестве адсорбируемого вещества использовали метиленовый синий, его поглощение определяли на спектрофотометре UV-1601PC (Shimadzu)

при длине волны 670 нм.

Поглощение сорбента в июне было максимально у кедр сибирского. Кедр корейский в июне адсорбировал в два раза больше метиленового синего относительно стлаников. Обе группы стлаников обладали практически равной интенсивностью поглощения веществ деятельной поверхностью корневой системы. В августе процессы поглощения адсорбируемого вещества подземными органами у кедр сибирского сохранялись на уровне июня. Иная картина отмечалась у стлаников. Обе группы стлаников значительно активизировали интенсивность поглощения красителя в августе. Они практически вышли на один уровень адсорбции с кедром сибирским и кедром корейским.

Семена кедр сибирского взяты из местной популяции. Следовательно, данные сеянцы отражают механизмы адаптации к климатическим условиям Западной Сибири. Изменение в вегетационном развитии корней других исследованных видов можно рассматривать в качестве приспособления к местным условиям произрастания. Кедр сибирский в начале вегетационного сезона относительно других групп имел самую большую общую поверхность корневой системы. Рабочая поверхность составляла половину от общей поверхности. В течение двух летних месяцев наблюдали тенденцию к сокращению деятельной поверхности корней кедр сибирского.

Кедр корейский требователен к высокой влажности воздуха, но может расти на сухих горных склонах. Лесной питомник имеет относительно ровную поверхность, и процессы фильтрации воды отличаются от горных склонов, следовательно, влажность почвы длительное время остается на одном уровне. Наши данные показывают, что общая и рабочая поверхность корневой системы кедр корейского была меньше, чем у кедр сибирского. Однако уменьшение поверхности корней в среднем на 10 % указывает на то, что кедр корейский способен на уровне подземных органов адаптироваться к новым условиям жизни.

Общая поверхность корневой системы кедрового стланика в начале сезона была почти на половину меньше, чем у кедр сибирского. Выращивание кедрового стланика в равнинной зоне Западной Сибири привело к значительному увеличению общей и рабочей поверхности корневой системы стлаников. Поверхность корневой системы стланика из восточной части его ареала в начале летнего сезона отставала от остальных групп, что может свидетельствовать о некотором дефиците влаги. Август с достаточным количеством атмосферных осадков благоприятствовал развитию общей поверхности корневой системы, которая сравнялась с кедром сибирским.

Таким образом, результаты наших исследований показали, что

сезонные изменения в строении подземных органов кедровых сосен направлены на повышение приспособляемости растительных организмов к окружающей среде. Пластичность корневых систем анализируемых хвойных растений способна обеспечить освоение новых ниш через изменение такого показателя, как физиологически активная проводящая система корней. В течение вегетационного периода наблюдали запаздывание в процессе формирования рабочей поверхности у кедрового стланика. На уровне адаптивных процессов стланики в течение летнего сезона увеличивали в два раза общую и рабочую поверхность корней.

Работа поддержана проектом фундаментальных исследований СО РАН 23.1.7.

КЛУБЕНЬКОВЫЕ ОБРАЗОВАНИЯ У *DUSCHEKIA FRUTICOSA* И *ALNUS HIRSUTA* В КРИОЛИТОЗОНЕ СИБИРИ

Root nodules in *Duschekia fruticosa* and *Alnus hirsuta* in cryolithic zone of Siberia

А.А. Перк, К.А. Петров

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск

E-mail: aaperk@mail.ru

В литературе отсутствует описание конкретных наблюдений азотфиксирующих клубеньковых образований (актиноризы) на корнях у *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar – душекии кустарниковой и *Alnus hirsuta* (Spach) Turcz. Ex Rupr. – ольхи пушистой в условиях криолитозоны. В систематическом плане также спорным остается выделение отдельного рода *Duschekia* Oriz. из исходного рода *Alnus* s.l. Кроме этого, имеются весьма разноречивые данные о влиянии этих растений семейства *Betulaceae* на рост и развитие ценных хвойных пород, несмотря на то, что душекия, например, играет важную роль в формировании подлеска лиственничных, кедровых и сосновых лесов Сибири.

Ранее нами из почек душекии кустарниковой были выделены вещества стильбеновой природы – (Е)-5-(2-фенилэтинил)-1,3-бензолдиол (пиносильвин) и его метиловый эфир, которые в малых концентрациях оказывают сильное ингибирующее действие на рост и развитие растений. Данные вещества особенно интенсивно накапливаются в почках душекии в предзимний период, обуславливая, наряду с другим известным фитогормоном – абсцизовой кислотой (АБК), высокую адаптацию растений к низким отрицательным температурам. Поэтому было весьма вероятно, что пиносиль-

вин из органов этого растения также может аллелопатически влиять на развитие других растений, подавляя их рост.

Изучение растений душекии кустарниковой и ольхи пушистой проводили в условиях криолитозоны Центральной Якутии в предзимний период. Впервые при этом у обоих видов были обнаружены клубеньковые образования коралловидной формы. Количество их у разных экземпляров, даже растущих близко, значительно варьировало. У душекии в области приствольного круга диаметром 0.5 м было обнаружено от 5 до 20 г клубеньков на сухую массу. Клубеньки располагаются вдоль крупных корней ближе к центральной части куста на небольших корешках, отходящих от них, в основном до глубины 20 см. Отдельные крупные клубеньки (3-8 шт. на растение) имеют диаметр 2-2.5 см при сухой массе 0.8-1.1 г. Вместе с тем, большая часть клубеньков не достигает таких размеров. Цвет клубеньков – светло-коричневый, лопасти их дихотомически ветвящиеся. У ольхи пушистой небольшими группами корневых клубеньков были покрыты все мелкие корни. Однако среди них не встречались крупные, как у душекии, максимальный размер был около 1 см в диаметре. Вместе с тем, сами лопасти клубеньков ольхи массивнее и имели желто-коричневую окраску. Клубеньки ольхи по распространению также уходили значительно глубже – до 35-40 см, что не в последнюю очередь было связано с сильно увлажненным местообитанием этих растений. Их общая сухая масса в приствольной области не сильно отличалась от душекии кустарниковой – до 25 г.

Эфирную фракцию почек и клубеньков анализируемых растений разделяли с применением метода тонкослойной хроматографии (растворитель изопропанол:аммиак:вода – 10:1:1) с последующей разбивкой на десять зон, в каждой из которых определяли биологическую активность с помощью биотестов на пророст отрезков coleoptилей пшеницы.

При тестировании найдено следующее. Зоны R_f 0.8-1.0 фракций из почек душекии обладают значительным ингибирующим эффектом (до 95 % ингибирования тест-объектов при R_f 0.9), что ранее было связано нами с наличием в них пиносильвина и его метилового эфира. Однако в почках ольхи пушистой достоверного количества ингибиторов в этих и других зонах обнаружено не было. Напротив, зоны R_f 0.3 и 0.4 здесь обладали стимулирующим эффектом (до 25-40 % к контролю), вероятно, ауксиновой природы. Такие различия между двумя видами растений по набору ингибиторов и стимуляторов в покоящихся почках могут иметь таксономическую значимость, подтверждая правомерность выделения отдельного рода *Duschekia* из рода *Alnus* в пределах семейства *Betulaeae*. В клубеньках у обоих видов также был обнаружен стимулиру-

рующий эффект почти всех зон (до 40-45 % к контролю), кроме некоторого подавления при R_t 0.1 у ольхи. Вероятно, обнаружение значительного количества стимуляторов в этих образованиях связано с поддержанием эффективного симбиоза микроорганизмов-актиномицетов с растениями. Напротив, пиносильвиновая фракция в клубеньках не была выявлена. Это исключает, в частности, возможность синтеза в данных структурах биологически активных веществ с ростиингибирующими свойствами с последующим транспортом их в почки.

Обнаружение многолетних клубеньковых образований на корнях душейки кустарниковой и ольхи пушистой в условиях резко континентального климата и при наличии многолетней мерзлоты, где в зимний период температуры почв падают до $-20...-25$ °С, показывает высокий адаптационный потенциал этих азотфиксаторов. Здесь лимитирующим фактором развития клубеньков могут являться не столько низкие температуры, сколько дефицит влаги в почве. Однако вопрос о собственно степени азотфиксирующей активности клубеньков данных растений в условиях криолитозоны требует дальнейшего изучения.

О РОЛИ ПОЧВЕННОГО ДЫХАНИЯ В РЕГУЛЯЦИИ ТЕРМОУСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ КРИОЛИТОЗОНЫ

On the role of soil respiration in the regulation of plant thermoresistance in cryolithic zone

К.А. Петров, А.В. Кононов, Т.Х. Максимов, Б.И. Иванов
Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск
E-mail: vchepalov@ibpc.ysn.ru

Известно, что основным источником для пополнения CO_2 в воздухе является почва. В ней он образуется в результате дыхания микроорганизмов, грибов, живой фауны и корней растений, а также окислительного распада органических веществ. Этот процесс обуславливает непрерывный газообмен между углекислым газом и кислородом почвенного (I) и атмосферного (II) воздуха. При этом устанавливается определенное значение интенсивности потока с CO_2 с почвенной поверхности в II (дыхание почвы). Разные почвы выделяют неодинаковое количество CO_2 : у песчаной неудообренной, средне- и богатоудообренной почвы они составляют в среднем 2.5 и 10-25 кг/ч с 1 га соответственно.

В нашей работе почвенное дыхание и показатели температуры

и влажности измерялись с помощью автоматической системы почвенного дыхания (Automatic Soil Respiration System, ASRS), разработанной в НИИ Alterra, Нидерланды. Многолетние наблюдения показали, что наиболее активный выброс диоксида углерода с мерзлотной почвы в II происходит во второй половине вегетационного периода растений. Наиболее высокие величины эмиссии углекислоты с почвенной поверхности Центральной Якутии отмечаются с середины июля до середины августа, когда температура почвы достигает максимальных значений. С этого момента почвенное дыхание снижается до середины сентября и постепенно прекращается в третьей декаде октября. Во второй половине сентября при переходе температуры верхнего тонкого слоя (5-10 см) почвы через 0 °С под промерзшим почвенным горизонтом наблюдается значительное повышение концентрации CO₂ (до 2 %) при температуре 6-8 °С. В осенне-зимний период при промерзании сезонно-талого горизонта почвы, сильно насыщенного углекислотой, происходит отжатие CO₂ из промерзающего почвенного горизонта в нижнюю, не успевшую промерзнуть часть почвогрунта. В почвах немерзлотных областей возможен отток вниз, за пределы промерзающего почвенного профиля или его сток в результате растворения грунтовыми водами. В криолитозоне эти процессы исключены. Зимой при смыкании сезоннопротаивающей и многолетней мерзлоты, накопившийся между ними углекислый газ, по морозобойным крупным и мелким трещинам выбрасывается в II.

Таким образом, наиболее высокая концентрация CO₂ в сезоннопротаивающем слое почвы приходится на период повышения устойчивости клеток многолетних древесно-кустарниковых и травянистых растений к низким температурам, т.е. способности растительного организма в процессе адаптации перестраивать метаболизм, проходить закаливание. Общеизвестно, что этот процесс происходит в две последовательные фазы, когда вторая фаза – закаливание отрицательными температурами – возможна только после воздействия низкими положительными (первая фаза). В Центральной Якутии первая фаза закаливания – накопление сахаров – происходит при благоприятных погодных условиях (ясные солнечные дни, способствующие фотосинтезу, дневные температуры достигают до 10-15 °С, а ночные опускаются до -1, -2 °С). По-видимому, в этих условиях начинается длительный период устьичного сопротивления (закрытые устьица) листьев закаливающихся растений. Существует представление, согласно которому, растения способны усваивать углекислый газ не только листьями из воздуха, но и через корневую систему. В корнях происходит карбоксилирование органических кислот, например, яблочная кислота – она и перено-

сит CO_2 I вверх по стеблю в листья, там декарбоксилируется, а образующийся эндогенный CO_2 используется для фотосинтеза. Таким образом, доля углекислого газа – продукта дыхания микроорганизмов, грибов, живой фауны и корневой системы растений, накопленного под тонким слоем промерзшей почвы – в общем объеме его потребления вечнозелеными древесно-кустарниковыми и осенневегетирующими травянистыми растениями криолитозоны может быть в период их закаливания весьма существенной.

РОСТ, РАЗВИТИЕ И ТЕРМОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ КРИОЛИТОЗОНЫ

Growth, development and thermoresistance of plants in cryolithic zone

К.А. Петров, А.А. Перк, Б.И. Иванов

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск

E-mail: aaperk@mail.ru

Рост растений как интегральный процесс «новообразования элементов структуры организма» отражает результат влияния на них всего комплекса условий окружающей среды. В естественных местообитаниях растение испытывает воздействие самых различных факторов, одни из которых благоприятствуют ростовым процессам, другие – тормозят их. Многолетние наши наблюдения свидетельствуют о том, что в криолитозоне Центральной Якутии, занимающей площадь около 1 млн. км², растения растут и развиваются в исключительно своеобразной климатической ситуации (безморозный период длится 90...110 дней, средняя температура воздуха в январе ниже -40°C , июле $+18...19^\circ\text{C}$, абсолютно минимальная температура составляет -64°C , а максимальная – $+38^\circ\text{C}$, средняя годовая температура – $-10...-12^\circ\text{C}$, высота снежного покрова 20...40 см, годовое количество осадков – 200...250 мм), обусловленной редчайшим сочетанием многолетней мерзлоты с высокой активностью солнечной радиации, длинного дня с резкими снижениями ночных температур, и относительно теплого, но короткого лета. При этом распространение корневой системы растений криолитозоны ограничивается только самыми верхними горизонтами почвы из-за ее холодности, температура промораживания которой в зимний период достигает еще более низких значений ($-20...-30^\circ\text{C}$). Тем самым неудовлетворительный рост и развитие растений на холодных почвах обуславливаются не в последнюю очередь затруднением использования питательных элементов, прежде всего азота и с широким распространением засоленности. К факторам благоприятствующим росту, развитию и термоустойчивости растений мож-

но отнести высокую интенсивность суммарной радиации на горизонтальную поверхность в летний период (до 950 МДж/м², что не уступает значительно более южным регионам), длинный день, малую облачность, быстрое нарастание среднесуточных температур весной, наличие многолетней мерзлоты, регулирующей экономное использование почвенной влаги в результате постепенной оттайки ее верхних слоев во время вегетации.

Особенностью сезонной динамики роста и развития растительности криолитозоны является то, что прекращение ростовых процессов и вхождение многолетних растений в состояние глубокого физиологического покоя с одновременным резким снижением фотосинтетической активности приходится на вторую половину августа – начало сентября и совпадает с периодом максимальной интенсивности почвенного дыхания и наибольшего формирования его сезонно-талого слоя.

Начиная с этого времени, в Центральной Якутии складываются самые благоприятные погодные условия для закаливания древесно-кустарниковых и осенневегетирующих травянистых растений. Преобладающим метеорологическим элементом является наличие большого числа ясных солнечных дней, необходимых для фотосинтеза, и прохладных ночей, задерживающих расходование углеводов на дыхание. По средним многолетним данным, период с температурами, оптимальными для протекания первой фазы закаливания (дневные температуры воздуха – +10...15 °С, ночные – от +3...0 °С до –1...–2 °С), приходится на II-V пентады сентября. В этот период выпадает около 10-15 % годового количества осадков, в конце сезона – преимущественно в виде снега. Продолжительность периода со слабыми (до –5 °С) и умеренными (до –10...–15 °С) морозами, подходящими для прохождения второй фазы закаливания, длится 25-30 дней.

Отава и большинство осенневегетирующих травянистых растений, подвергаясь закаливанию, сохраняются до глубокой осени в зеленом виде и в таком состоянии уходят под снег. Необходимо отметить, что в условиях криолитозоны в зимнее время сведены к минимуму такие неблагоприятные явления, как выпревание и выпирание растений, что связано с отсутствием в этот период возвратных потеплений. Поэтому в Якутии широкое распространение получило понятие – зимнезеленые травянистые растения, являющиеся зимним тебеневочным кормом для многих млекопитающих травоядных животных.

**ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ КАРОТИНОИДОВ
В РЕГУЛЯЦИИ ТЕРМОУСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ КРИОЛИТОЗОНЫ****Ecophysiological role of carotenoids
in the regulation of plant thermoresistance in cryolitic zone****К.А. Петров, В.Е. Софронова, В.А. Чепалов**

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск

E-mail: vchepalov@ibpc.ysn.ru

Особенностью сезонной динамики роста и развития вечнозеленых древесно-кустарниковых растений криолитозоны в вегетационный период является то, что прекращение ростовых процессов и вхождение их в состояние глубокого физиологического покоя с одновременным резким снижением фотосинтетической активности приходится на вторую половину августа–начало сентября и совпадает с периодом максимальной интенсивности почвенного дыхания и наибольшего формирования его сезонно-талого слоя. Многочисленные виды одно- и многолетних травянистых растений в результате задержки роста и развития под влиянием неблагоприятных факторов (заморозки, механическое травмирование травоядными животными, скашивание и т.д.) регенерируют, образуя отавы. Они активно вегетируют не только во второй половине лета, но и при осенних низких положительных и отрицательных температурах воздуха. В этих условиях характерно значительное повышение устойчивости клеток растений к низким температурам, т.е. способности в процессе адаптации перестраивать метаболизм, проходить закаливание. Известно, что этот процесс происходит в две последовательные фазы, когда вторая фаза – закаливание отрицательными температурами – возможна только после воздействия низкими положительными (первая фаза).

Согласно современным представлениям особую роль в регуляции устойчивости растений к низким температурам играют светоиндуцируемые обратимые реакции увеличения или снижения зеаксантина, сопровождающиеся соответствующим уменьшением (деэпоксидация) или повышением (эпоксидация) виолаксантина через антраксантин (ксантофилловый цикл). Нами получены данные, характеризующие действие температурных условий осеннего периода закаливания на взаимопревращение лютеин+зеаксантина и виолаксантина в фотосинтетическом аппарате (ФСА) хвои вечнозеленых деревьев и листьях осенневегетирующих травянистых растений. Установлено, что при понижении температуры скорость эпоксидации зеаксантина до виолаксантина уменьшалась, а при дальнейшем снижении температуры воздуха до $-15...-20$ °C к концу второй фазы закаливания она останавливалась.

Характерно, что зимой и весной в пробах хвои всех видов вечнозеленых древесно-кустарниковых растений (*Pinus sylvestris* L., *Picea obovata* Ledeb., *Pinus pumila* (Pall.) Regel., *Juniperus communis* L., *Ledum palustre* L.) виолаксантин обнаружен в следовых количествах. Его присутствие отмечено летом в период их активного роста и развития и осенью, когда они находятся в состоянии глубокого физиологического покоя. По-видимому, ежегодно наблюдаемая остановка функционирования ксантофиллового цикла (КЦ) в ФСА хвои всех видов вечнозеленых древесно-кустарниковых растений криолитозоны в конце периода закаливания обусловлена переходом температуры сезонно-талого слоя почвы через 0 °С до его смыкания с вечной мерзлотой. Предполагается, что остановка КЦ связана с более глубоким зимним изменением ультраструктуры клеток паренхимы, включающей обратимую реорганизацию мембран стромальных и гранальных тилакоидов в условиях криолитозоны, где морозы достигают -45...-50 °С. Восстановление данного процесса в начале вегетационного периода растений свидетельствует о начале фотосинтеза. Согласно другим данным, полученным в нашей лаборатории, в Центральной Якутии переход «мерцающего» характера фотосинтеза на устойчивый наблюдается в середине и конце третьей декады мая, когда 10-сантиметровый слой почвы прогревается до 7 °С, а температура воздуха превышает 10 °С. У всех изученных нами осенневегетирующих травянистых растений (*Elitrigia repens* L., *Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski., *Medicago falcata* L., *Avena sativa* L., *Equisetum variegatum* Schleicher ex Weber et Mohr., *Daucus carota* L., *Fragaria ananassa* Duch.), испытывающих действие низких положительных и отрицательных температур, в ФСА листьев обнаружено повышенное содержание каротиноидов ксантофиллового цикла.

Таким образом, полученные нами данные позволяют заключить, что сезонная динамика содержания индивидуальных и суммы желтых пигментов в ФСА хвои вечнозеленых деревьев и листьях осенневегетирующих травянистых растений имеет следующую направленность. По мере нарастания низких положительных и отрицательных температур, закаливающихся растений, сумма каротиноидов увеличивается за счет существенного повышения кислородсодержащих каротиноидов. Анализ этих результатов и сопоставление их с литературными данными позволяют предположить, что осенью (в период закаливания) каротиноиды выполняют не только фотосинтетическую, а, главным образом, защитную функцию, переводя энергию квантов света в теплоту. Они, по всей видимости, наряду с белками холодового шока являются элементами термогенеза в растительных клетках, что обеспечивает повышение

температуры хвои северных растений, а также осуществление фотосинтеза в первой и второй фазах закалывания. В клетках растений накапливаются не только сахара, растворимые белки (БХШ и т.д.), выполняющие защитную функцию, но и, судя по нашим данным, каротиноиды ксантофиллового цикла.

СЕЗОННОЕ ИЗМЕНЕНИЕ КАРОТИНОИДОВ У ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ КРИОЛИТОЗОНЫ

Seasonal dynamics of carotenoid composition of herbaceous plants growing in cryolithic zone

К.А. Петров¹, В.А. Чепалов¹, В.Е. Софронова¹, А.А. Перк¹, Н.Е. Павлов²,
Н.Т. Попов²

¹ Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск

² Октемский филиал Якутской государственной сельскохозяйственной академии РАСХН, г. Якутск

E-mail: aaperk@mail.ru

Особенностью роста и развития одно- и многолетних травянистых растений Якутии являются ранневесеннее отрастание, быстрая замена (регенерация) поврежденных или утраченных частей и органов после стравливания, а также продолжение вегетации до поздней осени с последующим уходом под снег в зеленом состоянии и отсутствие такого неблагоприятного явления, как выпревание. Нами изучена динамика содержания каротиноидов в отавах *Pseudotschys juncea* (Fisch.) Nevski (I) – ломкоколосника ситникового, *Medicago falcata* L. (II) – люцерны серповидной после укоса в начале августа и в листьях *Avena sativa* L. (III) – овса полевого раннего (а) и позднего (б) сроков сева (середина июня и июля соответственно), имитирующих стравливание и продление вегетации. Хроматографическое разделение ацетонового экстракта листьев в тонком слое и последующее качественное спектрофотометрическое определение индивидуальных пигментов проводили по общепринятой методике. Содержание пигментов рассчитывали в мкг/г сухой массы растительного материала. Изменение летне-осенней температуры воздуха на опытном участке учебного стационара Октемского филиала ЯГСХА проводилось с помощью электронных термометров iVDL (с периодичностью в один час).

Большую долю в сумме каротиноидов в листьях у двух многолетних видов растений (I и II) составляют лютеин+зеаксантин, затем β-каротин (II) или виолаксантин (I), меньше всего содержится неоксантин. По содержанию β-каротина (от 447 до 603) и ксантофиллов (от 1024 до 1334) в листьях люцерны заметно превосхо-

дит ломкоколосник (от 147 до 211 β -каротина и от 560 до 821 ксантофиллов).

Содержание β -каротина в отаве у I в летне-осенний период варьирует от 267 до 307, неоксантина от 152 до 186, виолаксантина от 232 до 321, лютеин+зеаксантин от 486 до 549, а у II от 409 до 579, от 235 до 299, от 327 до 487 и от 687 до 788 соответственно.

Осенью синтез каротиноидов в отавах I и II усиливается, несмотря на снижение температуры и уменьшение интенсивности и продолжительности солнечной радиации: у I содержание каротиноидов достигает максимума в середине сентября (1328), а у II в конце сентября (2010).

Верхние пределы содержания индивидуальных пигментов у IIIa составили: для каротина 340, неоксантина 224, виолаксантина 209 и лютеин+зеаксантина 640, а у растений IIIб – 554, 371, 321 и 1051 соответственно. При этом верхние пределы уровня содержания ксантофиллов и суммы каротиноидов у растений IIIa,б равны соответственно 1054, 1979 и 1552 и 1995.

По-видимому, такая разница в содержании пигментов связана с тем, что растения IIIб, находящиеся в фазе трубкования и колошения, подвергаются воздействию осенних низких положительных и отрицательных температур. В этот период, по нашим наблюдениям, средняя декадная температура в °C составила в сентябре: I декада – 8.7, II – 8.4, III – 6.7, а в октябре: I – –1.4, II – –6.7. В эти же сроки ночные температуры воздуха до 6.0, 2.9, 0.8, –7.0 и –13.6 соответственно.

Таким образом, в процессе прохождения растениями IIIб первой и второй фаз закаливания в их листьях отмечено существенное накопление кислородсодержащих каротиноидов ксантофиллового цикла (особенно лютеин+зеаксантин).

Данные настоящих опытов с одно- и многолетними кормовыми растениями позволяют прийти к выводу, что сезонная динамика содержания у них индивидуальных и суммы желтых пигментов в осенний период при наступлении низких положительных и отрицательных закаливающих температур характеризуется увеличением суммы каротиноидов за счет существенного повышения количества их ксантофилловой составляющей.

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

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

В.И. Полонский, Д.Е. Полонская

Красноярский государственный аграрный университет, г. Красноярск
E-mail: *Vl.p@mail.ru*

Для научного обоснования значений допустимых уровней остаточных количеств нефти в почвах необходимы данные о реакции на этот загрязнитель природной среды каждого звена экосистемы, в частности ее автотрофного и гетеротрофного ярусов. Большинство опубликованных сегодня экспериментальных исследований посвящено изучению воздействия на растения и микроорганизмы нефтезагрязнения на уровне 5-10 г/кг сухой почвы и более, что в несколько раз превышает ориентировочно допустимое количество нефти в почве.

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

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

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

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

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

ВЛИЯНИЕ СВЕТА И ТЕМПЕРАТУРЫ НА НЕТТО-ФОТОСИНТЕЗ РЯДА СОРТОВ КЛЕВЕРА ЛУГОВОГО

Light and temperature effect on net-photosynthesis
of the some varieties clover meadow (*Trifolium pratense* L.)

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

Клевер луговой, одна из ведущих кормовых культур, играет важную роль в решении проблемы кормового белка и повышения плодородия почв. К настоящему времени относительно всесторонне изучены условия его произрастания, химический состав и некоторые вопросы его эколого-физиологической характеристики на уровне вида (Серегин и др., 1973). Однако для многих сортов, экотипов и форм сведений мало или совсем нет (Васько, 2006). Разнообразие почвенно-климатических условий нашей страны диктует необходимость выведения сортов, эколого-физиологическая характеристика которых отвечает конкретным условиям региона. Возрастание роли экологических показателей в селекционной работе, а также при решении других вопросов, требует их перевода из качественного описания в количественное (Жученко, 2003). Последнее стало возможным благодаря развитию фитотроники и разработке методики проведения многофакторных планируемых экспериментов. При их постановке большое значение имеет выбор «отклика» – его роль в жизнедеятельности растений и реакция на изменение условий среды. Этим требованиям практически полностью отвечает CO_2 -газообмен, первичный процесс продуктивности растений, чутко реагирующий на изменения условий среды и доступный для регистрации без контакта с растением, дистанционно и непрерывно (Курец, Попов, 1979). При планировании многофакторных экспериментов необходимо обратить внимание на зональность влияния факторов внешней среды на биологические процессы, так как переход интенсивности фактора из зоны в зону затра-

гивает геном и ведет к значительным внутриклеточным изменениям (Дроздов, Курец, 2003).

Задачей работы было изучение влияния света и температуры на нетто-фотосинтез интактных растений некоторых сортов клевера лугового (*Trifolium pratense L.*) в фазу розетки и определение свето-температурных условий, обеспечивающих достижение его заданного уровня, в том числе и потенциального максимума.

Исследовали пять сортов клевера лугового: Витязь, Наследник, Орлик, Дымковский и Среднерусский. Растения выращивали на песчаной культуре в факторостатных условиях. Изучение влияния света и температуры проводили в фазу прикорневой розетки в фитотроне по 16-точечному плану по разности концентрации на входе и выходе ассимиляционной камеры газоанализатором «Infra-lut-4». Регрессионный анализ экспериментальных данных позволил получить для каждого сорта уравнение (модель), отражающее зависимость нетто-фотосинтеза от освещенности и температуры. Учитывая, что фотосинтез является не только основополагающим процессом жизнедеятельности растений, но и наиболее отзывчивой на внешние воздействия их функцией, правомерно рассматривать условия среды, обеспечивающие достижение оптимума нетто-фотосинтеза как условия оптимума жизнедеятельности в исследуемую фазу развития конкретного генотипа.

Анализ моделей показал, что исследуемые сорта клевера значительно различаются как по потенциальному максимуму нетто-фотосинтеза, так и по свето-температурным условиям, обеспечивающим его достижение. При естественном содержании в воздухе углекислоты их потенциальный максимум находится в диапазоне 14-29 мг/(г ч) в пересчете на абсолютно сухой вес растений. Наиболее высокий уровень видимого фотосинтеза могут иметь растения с. Наследник и, что особенно важно, в довольно широком световом (290-570 Вт/м²) и температурном (7-30 °С) диапазонах его экологической зоны оптимума.

Исследования показали, что сила влияния света на видимый фотосинтез сильнее в области низких температур. Из изученных сортов наименее требовательны к свето-температурным условиям среды в вегетативную фазу развития растения с. Витязь, имеющие и наиболее широкую зону температурного оптимума (4-28 °С). Сильнее реагируют на изменения температуры растения с. Дымковский. Наибольшее светолюбие при одновременной слабой реакции на изменение интенсивности света проявили теплолюбивые, но имеющие узкий диапазон температурного оптимума (17-30 °С), растения с. Орлик.

Таким образом, проведенные исследования свидетельствуют о значительном внутри видовом экологическом разнообразии клевере-

ра лугового, что позволяет прогнозировать возможность выращивания некоторых его сортов в конкретных климатических условиях, свойственных различным регионам.

Работа поддержана грантом РФФИ-Карелия № 05-04-97515.

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ЭКОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Some aspects of scots pine ecophysiological characteristics

В.Б. Придача, Т.А. Сазонова

Институт леса Карельского НЦ РАН, г. Петрозаводск

E-mail: pridacha@krc.karelia.ru

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) является основным лесобразующим видом таежной зоны Северо-Запада России. В связи с возможным повышением температуры в северных регионах возникают вопросы оценки устойчивости целых сообществ и отдельных видов к колебаниям климата. Для этого необходимо располагать количественными оценками основных показателей состояния растений, которые можно рассматривать как норму для данных условий произрастания.

Исследование морфометрических показателей, содержания и соотношения НРК в разных органах деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в возрастной динамике и в зависимости от жизненного состояния в фоновых условиях, в условиях гидролесомелиорации и промышленного загрязнения серой и тяжелыми металлами проводили в средней (южная Карелия) и северной (Кольский п-ов) подзонах восточноевропейской тайги.

В фоновых условиях анализ временной динамики содержания и соотношения НРК в почках и хвое для выборок деревьев разного возраста показал отсутствие достоверно значимых различий между выбранными группами. Полученный результат косвенно подтверждается данными других авторов о постоянстве максимальной интенсивности фотосинтеза, стабильном и тканеспецифичном уровне суммарной концентрации углеводов независимо от возраста дерева и экологических условий произрастания.

Дальнейший анализ влияния жизненного состояния веток на содержание и соотношение НРК в почках, хвое и коре сосны показал, что определенные визуально и по морфологическим признакам категории жизненного состояния веток отличаются и по физиологическим показателям. Полученные различия, вероятно, обусловлены временным сдвигом фенофаз в сезонной динамике. Вследствие этого закономерные изменения содержания элементов, свидетель-

ствующие о ростовой активности, происходят в ветвях разной жизненности в разное время, что, в свою очередь, изменяет сроки утилизации элементов в процессах роста и реализацию ростового потенциала.

В условиях влияния гидrolесомелиоративных мероприятий (осушение, рубка, удобрения) сравнительный анализ макроэлементов в хвое деревьев сосны разного жизненного состояния (господствующие в пологе древостоя и угнетенные) не выявил зависимости исследуемых показателей от жизненности дерева. При этом сравнение массы ста пар хвоинок с господствующих и угнетенных деревьев сосны показало достоверную разницу ($F = 26.01$, $p \leq 0.001$). Вероятно, адаптация древесного организма в среде, измененной лесохозяйственной деятельностью человека, идет путем изменения морфологических признаков для сохранения постоянства пределов вариабельности метаболических показателей.

В условиях промышленного загрязнения анализ содержания серы и тяжелых металлов в хвое деревьев сосны разного жизненного состояния (здоровые, ослабленные, сильно ослабленные и усыхающие) показал, что накопление поллютантов в хвое не зависит от физиологического состояния дерева. Сравнительный анализ морфометрических характеристик хвои сосны разного жизненного состояния выявил значимые различия массы и длины хвои, что, в свою очередь, сопровождается изменением площади проводящей ксилемы дерева. При этом установили нелинейную зависимость содержания и соотношения NPK хвои сосны от категории состояния дерева. Этот результат и данные кластерного анализа позволили выделить три функциональных кластера, которые характеризуются определенным биохимическим статусом по содержанию и соотношению N:P:K. Следует отметить количественное распределение по кластерам деревьев сосны – в первый, второй и третий кластеры вошли соответственно 42, 42 и 16 % всех деревьев. Вероятно, что большая часть деревьев сосны находится в исходном состоянии с ненарушенным метаболизмом и переходном состоянии с метаболическими нарушениями и структурными перестройками, тогда как меньшая часть – в устойчивом состоянии с преобладанием катаболических процессов, ведущих к гибели организма. Отмеченные нами изменения соотношения N:P:K в хвое деревьев сосны разных категорий состояния также могут свидетельствовать о перестройке донорно-акцепторных отношений в системе целого растения в условиях загрязнения. Это косвенно подтверждается другими исследователями, которые отмечают нарушение оттока ассимилятов и снижение активности ассимиляционной и экспортной функций хвои при воздействии серосодержащих ксенобиотиков.

Таким образом, изучение ответной реакции хвойных растений

на действие факторов различной природы позволило выявить некоторые общие закономерности в реакции растений. Обсуждаются механизмы адаптации древесных растений к действию природных и антропогенных факторов.

**ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И КОНСТРУКЦИОННАЯ ЦЕНА
ЛИСТЬЕВ ОКОЛОВОДНЫХ И ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ
РАЗНЫХ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ГРУПП**

**Chemical composition and construction cost of leaves
in different functional groups of emergent and aquatic plants**

Д.А. Ронжина, Л.А. Иванов

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

E-mail: Dina.Ronzhina@botgard.uran.ru

Химический состав листьев отражает специфику приспособления растений разных функциональных типов и экологических стратегий к условиям среды (Poorter, Bergkotte, 1992, Пьянков и др., 2001). Конструкционная цена растительного материала зависит от химического состава и отражает энергетические затраты на образование единицы массы растения. Griffin (1994), подготовивший обзор по этой проблеме, отметил, что большинство работ проведено на отдельных видах, в то время как важно сравнение функциональных надвидовых групп растений из разных типов экосистем. Задачей нашей работы было выявление особенностей химического состава и конструкционной цены листьев гидрофитов с разной степенью контакта с водной средой и грунтом.

Исследования проведены на девяти видах околоводных и 19 видах водных растений рек Сысерть и Исеть Среднего Урала. Для анализа использовали листья, собранные в период цветения-плодоношения растений. Среднюю пробу листьев с 10-15 растений фиксировали при t 125 °С и досушивали при t 75 °С в термостате. Общее содержание азота и углерода измеряли на автоматическом С-Н-N анализаторе. Количество растворимых сахаров, неструктурных полисахаридов, минеральных элементов и органических кислот определяли колориметрически (Пьянков и др., 2001). Расчет конструкционной цены единицы массы листа растений проводили по методу Vertregt и Penning de Vries (1987), модифицированного Poorter (1994).

Анализ химического состава листьев водных растений выявил

закономерности изменения содержания отдельных компонентов в зависимости от степени контакта с водной средой и грунтом. Показано, что околоводные растения отличались от растений других групп высокой концентрацией растворимых углеводов в листьях (57 мг/г сух. веса). Укорененные гидрофиты с плавающими листьями имели большое количество углерода (448 мг/г сух. веса) и содержали мало минеральных веществ (56 мг/г сух. веса) и органических кислот (60 мг/г сух. веса). Для свободно плавающих гидрофитов (как погруженных, так и плавающих на поверхности воды) были характерны небольшое количество азота (26 мг/г сух. веса) и высокая концентрация неструктурных полисахаридов (168 мг/г сух. веса). Погруженные укорененные гидрофиты по химической композиции листа занимали промежуточное положение между погруженными свободно плавающими растениями и укорененными гидрофитами с плавающими листьями. По содержанию углерода (409 мг/г сух. веса), органических кислот (81 мг/г сух. веса) и минералов (93 мг/г сух. веса) погруженные укорененные гидрофиты были сходны со свободно плавающими растениями, по количеству азота (35 мг/г сух. веса) и неструктурных углеводов (133 мг/г сух. веса) – с укорененными гидрофитами с плавающими листьями.

Конструкционная цена листьев околоводных и водных растений зависела от их химического состава. Этот параметр положительно коррелировал с содержанием углерода ($r = 0.97$), азота ($r = 0.78$) и отрицательно – с количеством минералов ($r = -0.75$), неструктурных полисахаридов ($r = -0.54$) и органических кислот ($r = -0.47$).

В целом, можно отметить, что при увеличении степени гидрофильности растений в ряду околоводные растения → укорененные гидрофиты → свободно плавающие гидрофиты уменьшалось содержание растворимых углеводов, углерода и азота в листе, возрастало количество неструктурных полисахаридов, органических кислот, минералов и воды. Это закономерно сопровождалось снижением конструкционной цены растительного материала (1.40, 1.43 и 1.19 мг глюкозы/г сух. веса соответственно).

Сделано заключение, что особенности химического состава околоводных и водных растений разных групп отражают специфику их структурно-функциональной адаптации к водной среде.

**О ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКОМ МЕХАНИЗМЕ
АДАПТАЦИИ ТАКСОНОВ СЕМЕЙСТВА PINACEAE****About physiology-biochemical mechanism of taxa Pinaceae adaptation****В.Ф. Семихов, Е.В. Гвоздева**Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, г. Москва
E-mail: chemosyst@list.ru

Систематики отмечают, что трудно назвать такие семейства даже среди цветковых растений, которые по территории ими освоенной и по накапливаемой биомассе могли бы соперничать с сосновыми (сем. Pinaceae). Правда, в своем распространении представители этого семейства почти нацело ограничились северным полушарием, но при этом виды сосны, ели, пихты и лиственницы забираются высоко в горы и заходят за Полярный круг (например, *Pinus sylvestris*, *Pinus pumila*), растут в крайне неблагоприятных условиях (на каменистых склонах, болотах, в крайне неблагоприятных низких температурных условиях), превращаясь в низкорослых, иногда распростертых по земле карликов. Сосновые преимущественно господствуют в зонах с неблагоприятными условиями произрастания и, прежде всего, в климатических зонах с низкими температурами в весенний период (северные регионы, горы и предгорья). В частности, исследователи отмечают, что представители рода *Pinus* являются одними из первых, пришедших на Крайний Север вслед за отступающим ледником последнего ледникового периода. В этих условиях очень уязвимой является стадия прорастания. Можно предположить, что существуют адаптивные механизмы, в том числе и физиолого-биохимические, способствовавшие столь широкому распространению сосновых далеко не в оптимальных климатических условиях, в частности, для начального периода роста и развития. Многочисленными исследованиями установлено, что при стрессовых ситуациях аминокислоте пролину принадлежит защитная роль в процессах поддержания оптимального водного статуса и интактной структуры биополимеров растения. Содержание свободного пролина в клетке многократно возрастает в условиях засухи, засоления, действия низких температур и др., т.е. пролин повышает выживаемость растений в условиях действия стрессов и является одним из защитных компонентов клетки. У высших растений пролин синтезируется двумя метаболическими путями – глутаматным и орнитинным. Причем орнитинный путь характерен, по крайней мере, для прорастающих семян, у которых аминокислотный пул обогащен свободным аргинином, образующим-

ся в результате протеолиза запасных белков семени. Общеизвестно, что аргинин под действием аргиназы превращается в орнитин, а орнитин через цепь превращений, в том числе через Δ^1 – пирролин-2-карбоновую кислоту – в пролин. Считается, что глутаматный путь биосинтеза пролина у растений является доминирующим. Объяснением этого факта, может быть, является то, что у подавляющего числа исследованных нами таксонов покрытосеменных растений (82 рода из 67 семейства двудольных и 247 родов из 25 семейств однодольных) в аминокислотном составе семян глутаминовая кислота + глутамин находятся в первом максимуме, существенно, в два раза и более превышая содержание аргинина. Имеются исключения, в частности, в семенах представителей рода *Arenga* (Arecaceae) и *Protea* (Proteaceae) содержание аргинина составляет 22.0 и 22.8 % соответственно. При этом содержание глутаминовой кислоты + глутамин и аргинина примерно равное. При изучении биохимических свойств и аминокислотного состава семян представителей большинства родов сосновых (10 из 12) было установлено исключительно высокое содержание аминокислоты аргинина. Так, содержание аргинина в аминокислотном составе семян родов *Abies* – 16.8, *Cedrus* – 19.6, *Hesperopeuce* – 19.4, *Keteleeria* – 17.0, *Larix* – 18.3, *Picea* – 17.1, *Pinus s.l.* – 20.3, *Pseudolarix* – 20.8, *Pseudotsuga* – 18.9, *Tsuga* – 19.9 %, а в подроде *Pinus* (род *Pinus s.l.*) – 21.8. При этом на примере *Pinus pinea* показано, что высокое содержание аргинина характерно не только для аминокислотного состава эндосперма (20.1 %), но и для зародыша – 16.8 %. У сосновых содержание глутаминовой кислоты + глутамин и аргинина также примерно равное, за исключением родов *Cedrus* и *Pinus*, в аминокислотном составе семян которых содержание аргинина превышает содержание глутаминовой кислоты + глутамин более чем на 3 %. Вероятно, высокое содержание аргинина в аминокислотном составе семени сосновых является составной частью адаптивного механизма, обеспечивающего проросток и молодое растение пролином, являющимся по современным представлениям универсальным стресспротекторным соединением. Высокое накопление аргинина в семени сосновых обеспечивает (в результате реализации орнитинового метаболического пути) проросток пролином и способствует широкому распространению сосновых в неблагоприятных для прорастания условиях роста и развития молодого растения.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 05-04-48591).

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ХВОЙНЫХ ПОРОД БЕЛАРУСИ
В ТЕХНОГЕННОЙ СРЕДЕ****Ecological physiology of Belarus coniferous trees in technogenic environment****А.А. Сергейчик**Центральный ботанический сад НАН Беларуси, г. Минск
E-mail: *Sergeichik_S@bseu.by*

Леса – мощный средостабилизирующий компонент биосферы, важнейший источник сырьевых и пищевых ресурсов, в XXI в. во многих регионах мира оказались у опасной черты деградации и уничтожения (Барахтенова, 1993; Кулаги, 1985; Николаевский, 1998; Henzlik, 1997; Расуна, Torseth, 1997; Wegener, 1997). Проблема сохранения и защиты лесов в условиях техногенеза является важнейшей для обеспечения устойчивого развития биосферы Земли. Негативные тенденции в динамике структуры лесов Европы связаны с нарастающими воздействиями техногенных факторов, аномальными климатическими и погодными явлениями. Это отчетливо прослеживается на примере Беларуси, где обеспечение устойчивого функционирования лесов является одной из ключевых государственных задач. Важным фактором нарушения функционального состояния лесов является загрязнение атмосферного воздуха химическими отходами промышленных объектов. Ежегодно в воздушный бассейн республики из техногенных источников поступает около 2 млн. т газообразных токсикантов, среди которых доминируют диоксид серы, сероводород, диоксид азота, углеводороды, монооксид углерода. Лесные экосистемы проявляют высокую чувствительность к загрязнителям атмосферы в связи с автотрофным характером метаболизма. С каждым годом возрастает потребность в количественной и качественной информации о влиянии загрязнителей атмосферы на состояние лесных экосистем как основы для предупреждения экологически опасных ситуаций и разработки прогнозов динамики лесов. В последние десятилетия довольно полно изучены закономерности техногенной трансформации лесных экосистем Беларуси на биогеоэкологическом уровне. Исследовано влияние техногенных факторов на видовой состав, структуру, продуктивность, сукцессионные процессы лесных экосистем. Вместе с тем не изучены механизмы фитотоксического действия хронического загрязнения атмосферного воздуха в диапазоне концентраций предельно-допустимые – фоновые, которое может привести к необратимым изменениям и деградации лесов регионального и глобального уровней.

На современном этапе умеренные дозы аэротехногенных поллютантов захватывают обширные территории и представляют для устойчивости лесов значительную опасность (Смит, 1985). Раскрытие механизмов токсического действия хронического загрязнения атмосферного воздуха на функциональное состояние лесов и разработка критериев ранней диагностики повреждения лесообразующих пород в техногенной среде на основе высокочувствительных физиолого-биохимических методов исследования относится к числу приоритетных задач теоретической и прикладной экологии. Раннее выявление нарушений метаболизма, предшествующее визуально различимым симптомам повреждения хвои, позволяет предотвратить необратимую ответную реакцию на загрязнение снижением объема выбросов, а также уменьшить его негативное действие специфическими компенсаторными мерами.

Несмотря на обилие информации о влиянии загрязнения атмосферы на леса в нашей стране и за рубежом, ширококомасштабных оценок степени опасности хронического загрязнения воздуха на лесные экосистемы, основанных на информационных закономерностях изменений в системе «доза – реакция» и применении комплекса высокочувствительных физиолого-биохимических методов фитоиндикации, в Беларуси до сих пор не проводилось. На 1098 постоянных пробных площадях Национальной системы мониторинга лесов Беларуси оценка жизненного состояния лесообразующих пород осуществляется преимущественно по признакам деформации и дефолиации. Учитывая потенциальную опасность влияния хронического загрязнения воздуха на снижение продуктивности и ослабление хвойных лесообразующих пород Беларуси, занимающих 63.5 % лесопокрытой площади гослесфонда, нами впервые проведены приоритетные эколого-физиологические исследования устойчивости ассимиляционного аппарата сосновых и еловых экосистем в зонах хронического загрязнения воздуха эмиссиями крупнейших химических комплексов – Новополоцкого нефтеперерабатывающего комбината и Гродненского ПО «Азот». В спектре эмиссий доминирующее положение занимают диоксид серы, сероводород, диоксид азота, углеводороды, монооксид углерода. Результаты исследований целесообразно использовать в практике мониторинга лесов, фитоконтроля загрязнения среды, экологического прогнозирования, проведении экологических экспертиз.

Разработана концепция экологической опасности для функционального состояния и стабильности хвойных лесов Беларуси умеренных доз загрязнения воздуха токсическими газами в диапазоне концентраций предельно допустимые – фоновые. Дана комплексная эколого-физиологическая оценка реакции ассимиляционного

аппарата сосновых и еловых фитоценозов на хроническое загрязнение атмосферного воздуха и раскрыты физиолого-биохимические механизмы, определяющие снижение их устойчивости в техногенной среде.

Установлено, что хроническое загрязнение атмосферного воздуха токсическими ингредиентами техногенных эмиссий ведет к нарушению ключевых звеньев метаболизма и снижению устойчивости ассимиляционного аппарата хвойных пород до появления визуально различимых симптомов повреждения хвои. Нарушение физиологического состояния хвойных фитоценозов сопряжено с повышением уровня аккумуляции серы, содержания непротеиногенных азотистых соединений, аммиачного азота, амидов, свободных аминокислот, с редукцией белков, хлорофилла и каротиноидов, фракций органических кислоторастворимых и кислотонерастворимых фосфорных соединений. Негативное влияние загрязнения воздуха на хвойные породы заключается также в ингибировании первичных световых реакций фотосинтеза (активность реакции Хилла, нециклическое фосфорилирование), активизации пероксидазной и полифенолоксидазной активности тканей, изменении оптимальных соотношений пулов хлорофилла и каротиноидов, органических и неорганических соединений N, P, S и металлов (K, Fe, Mn, Cu, Zn), а также оптических характеристик хвои и снижении ее биомассы.

Важнейшей составляющей мониторинга лесов являются методы дистанционного анализа, устанавливающие конкретные причины наблюдаемых изменений лесных фитоценозов. В решении этой проблемы определенные успехи связаны со спектрофотометрией высокого разрешения и поляриметрией. Влияние загрязнения воздуха наиболее четко проявляется в изменении спектральных коэффициентов яркости хвои (СКЯ) в диапазоне 480-700 нм. При появлении хлорозов СКЯ уменьшается в области 530-600 нм. Первая производная по длине волны от СКЯ наиболее чувствительна к повышению уровня загрязнения в диапазоне длин волн 690-760 нм. Вегетационные индексы (нормированная разность и отношение $Y = r(780) / r(680)$) уменьшаются с увеличением площади повреждения хвои. При этом наиболее чувствительным является отношение Y .

**ДИНАМИКА НИТРОГЕНАЗНОЙ АКТИВНОСТИ В ТЕМНОВОЙ ЭКСПОЗИЦИИ
КАК ПОКАЗАТЕЛЬ СОСТОЯНИЯ УГЛЕРОДНО-АЗОТНОГО БАЛАНСА
У *NOSTOC COMMUNE VAUCH.* (CYANOPROKARYOTA)**

**Dynamics of the nitrogenase activity in dark expositions as a parameter
of a carbon-nitrogen balance state
at *Nostoc commune* Vauch. (Cyanoprokaryota)**

М.Д. Сивков, Е.Н. Патова

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар
E-mail: sivkov@ib.komisc.ru

Цианопрокариоты/синезеленые водоросли (Cyanoprokaryota/ Cyanophyta) характеризуются чрезвычайной лабильностью метаболических процессов и являются уникальными объектами исследования фенотипической изменчивости биохимических показателей в зависимости от экологических условий. Одним из таких объектов является почвенная азотфиксирующая водоросль *Nostoc commune*, способная развивать макроскопические образования в условиях широкого спектра экологических факторов. Известно, что нитрогеназная активность у ностоков в темноте снижается достаточно быстро. В наших экспериментах у *N. commune*, собранного в кустарничковых тундрах окрестностей г. Воркута, наблюдали снижение нитрогеназной активности более чем в два раза уже в 10-минутной темновой экспозиции. Однако нами также отмечено, что резкое снижение прослеживается не всегда, а в некоторых случаях происходит постепенное снижение скорости в течение длительного периода времени.

Цель работы – выявление зависимостей между функциональными показателями для талломов ностока, имеющих различную динамику нитрогеназной активности в периоде темновой экспозиции.

Проводили измерения видимого фотосинтеза и нитрогеназной активности (методом ацетиленовой редукции) на газовом хроматографе у ностоков, предварительно инкубированных в течение 24 час в безазотистой питательной среде на непрерывном свете. В талломах ностока после экспериментов определяли содержание общего углерода С и азота N (на газовом хроматографе с автоматическим анализатором АНА-1500).

Известно, что нитрогеназная активность ностоков зависит от количества накопленных углеводов, поэтому можно предположить, что динамика нитрогеназной активности в темновом периоде обусловлена количеством накопленных углеводов в предшествующем фотосинтезе. Однако наши эксперименты показали, что как посте-

пенное, так и резкое снижение нитрогеназной активности отмечались в ностоках как с высокими, так и с низкими нитрогенажными активностями в световом периоде (т.е. предположительно с высокими и низкими содержаниями углеводов в талломах). Для сравнительной качественной оценки содержания углеводов в талломах был использован показатель N_t/N_c , где N_t – скорость азотфиксации в темноте после 30-минутной экспозиции в темноте, N_c – скорость азотфиксации на свету. Максимальные значения N_t/N_c указывают на избыточность, а минимальные – на недостаточность углеводов в талломах. Линейный регрессионный анализ показал на высокие отрицательные связи показателя N_t/N_c с фотосинтезом ($R = -0.77$, $n = 17$, $F = 23$, $p < 0.00023$) и соотношением C/N ($R = -0.81$, $n = 17$, $F = 29$, $p < 0.00007$). Талломы ностоков с показателями N_t/N_c , близкими к единице, т.е. с содержаниями углеводов, достаточными для поддержания в течение продолжительного периода времени нитрогеназной активности, характеризовались минимальными скоростями фотосинтеза и минимальными соотношениями C/N и наоборот, ностоки с максимальными изменениями нитрогеназной активности в темновой экспозиции отличались высокими величинами фотосинтеза и соотношениями C/N .

Таким образом, постепенное снижение нитрогеназной активности в темновой экспозиции присуще бездефицитным по азоту (с минимальными соотношениями C/N) ностокам с минимальными значениями фотосинтеза вследствие избыточности углеводов (известно, что углеводы могут репрессировать фотосинтез), тогда как существенное снижение нитрогеназной активности в темновой экспозиции характерно дефицитным по азоту (с максимальными соотношениями C/N) талломам с максимальными скоростями фотосинтетической ассимиляции CO_2 вследствие устойчивого спроса на энергетические эквиваленты. По динамике изменения нитрогеназной активности в темновой экспозиции можно выполнить качественную оценку углеводов запасов и состояния углеродно-азотного баланса в ностоках в сравнительных исследованиях, сохранив при этом пробы для дальнейших экспериментов.

**ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ КЛЕТОК ХЛОРЕЛЛЫ И pH
В ЭКСПЕРИМЕНТАХ ПРИ БИОТЕСТИРОВАНИИ ВОДЫ****Measurement number of *Chlorella* cells and pH in water biotesting****Ю.А. Сизов**

Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского,
г. Нижний Новгород
E-mail: nauka@ichem.unn.runnet.ru

Изучено влияние солей меди (сульфата меди) на прирост численности хлореллы и динамику изменений pH в лабораторном эксперименте по биотестированию. В качестве тест-объекта использовалась культура хлореллы *Chlorella vulgaris*. Суспензию хлореллы готовили на отстоянной дехлорированной водопроводной воде. Плотность суспензии составляла $1.0 \cdot 10^5$ клеток на мл.

В эксперименте в сосуды емкостью 100 мл добавляли запасной раствор сульфата меди, создавая концентрации (в пересчете на медь) 0.026, 0.26 и 2.6 мг/л. Численность клеток определяли общепринятым методом в счетной камере Горяева-Тома.

Реакцию среды pH определяли с помощью лабораторного pH-метра ЭВ-74, электрода сравнения ЭВЛ-1МЗ и измерительного электрода ЭСЛ 63-07. Эксперименты проводили в течение четырех суток, измеряя pH и численность клеток каждый день в одно и то же время. Оценивали динамику изменения pH, вычитая текущее значение pH из начального.

Были определены типы статистического распределения измененных величин. Выяснилось, что распределение численности клеток близко к Пуассоновскому, а распределение значений pH близко к нормальному. Оценка достоверности разности с помощью критерия χ -квадрат, проведенная между контролем и различными вариантами эксперимента, показала, что численность клеток статистически достоверно снижается при добавлении сульфата меди в концентрациях 0.26 (уровень значимости 0.05) и 2.6 мг/л (уровень значимости 0.001).

Анализ динамики pH выявил, что наибольшее изменение pH наблюдается в первые сутки эксперимента. Определение достоверности разности изменений pH за 24 час с помощью t-критерия Стьюдента показало, что различия между опытом и контролем статистически достоверны при всех заданных концентрациях сульфата меди. При концентрациях 0.026 и 0.26 мг/л наблюдается снижение скорости изменения pH, а при концентрации 2.6 мг/л – достоверное увеличение скорости изменения pH по окончании первых суток эксперимента. Для биотестирования воды можно рекомендовать определение pH в суспензии хлореллы в течение суток.

**АДАПТИВНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СОСТАВА
ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ ХВОИ *PINUS SYLVESTRIS* L.,
ПРОИЗРАСТАЮЩЕЙ В УСЛОВИЯХ КРИОЛИТОЗОНЫ**

**Adaptive changes in photosynthetic pigments composition of needles
of *Pinus sylvestris* L. needles growing in cryolithic zone**

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

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск

E-mail: v_e_sofronova@ibpc.ysn.ru

Прекращение ростовых процессов и вхождение в состояние физиологического покоя древесно-кустарниковой растительности криолитозоны с резким снижением их фотосинтеза приходится на конец августа – начало сентября. По средним многолетним данным, период с температурами, оптимальными для протекания первой фазы закаливания, приходится на II-V пентады сентября. Продолжительность периода со слабыми (до -5°C) и умеренными морозами (до $-10...-15^{\circ}\text{C}$), подходящими для прохождения второй фазы закаливания, длится около 30 дней. В этот период вечнозеленые растения должны обладать определенной пластичностью структуры и функций ФСА, способствующей развитию их морозостойкости. Одним из информативных параметров, характеризующих ФСА, является его пигментный состав.

Нами проведено определение вариабельности состава пигментов ФСА сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) во второй половине вегетации (13.07. – 24.08.); период закаливания и зимний период (с 25.08.06 по 20.12.06 г.). Пробы второго года хвои отбирали у сосен 30-40 лет, произрастающих на территории Ботанического сада ИБПК СО РАН, расположенного в окрестностях г. Якутска. Периодичность отбора проб для анализа составляла 7-10 дней. В осенний период, с последней пентады августа до конца первой декады октября происходило постепенное увеличение концентрации лютеина от 53.1 ± 5.5 до 118.8 ± 7.2 мкг/г сырой массы. Со второй декады октября его рост прекращался. Найдена линейная зависимость содержания лютеина ($C_{\text{лют}}$, мкг/г сухой массы) в хвое сосны от среднесуточной минимальной температуры окружающего воздуха в диапазоне $+10 - -15^{\circ}\text{C}$, которая описывается формулой $C_{\text{лют}} = -4.43T + 177.9$, $R^2 = 0.9601$. Несколько иная динамика наблюдалась для β -каротина. К концу августа его содержание (44.6 ± 5.5 мкг/г сырой массы) и зеленых пигментов (1.27 мг/г сырой массы) было максимальным. К концу второй декады сентября уровень β -каротина снижался до 31.2 ± 3.0 мкг/г. В этот период на поверхности почвы уже отмечались ночные заморозки. Резкое

падение β -каротина (до 23.9 мкг/г) наблюдалось при падении среднесуточной температуры воздуха до $-15...-17$ °С к началу ноября. Процесс постепенного уменьшения содержания виолаксантина (с 26.6 ± 1.1 до 19.3 ± 2.3 мкг/г) начинается на три недели раньше – в первой пентаде октября. В это же время происходит переход среднесуточной температуры воздуха через 0 °С. Суммарное содержание каротиноидных пигментов достигало максимальных значений (202.4 ± 2.2 мкг/г сырой массы) во второй декаде октября, когда минимальные, средние, максимальные суточные температуры воздуха в среднем были равны -14 , -7 , -2 °С соответственно. В целом рост составил 148.7 % по сравнению с августовским показателем. С установлением устойчивых отрицательных температур с середины октября отмечалось резкое снижение содержания виолаксантина в 2-2.5 раза. Напротив, несмотря на нарастание низких температур воздуха до $-35...-45$ °С, падение лютеина и β -каротина, неоксантина в ноябрь-декабрь месяцы было незначительным (на 10-15 %).

Таким образом, при прохождении первой фазы закаливания при низких положительных температурах мы наблюдали сопоставимые с периодом активной вегетации концентрации виолаксантина и β -каротина, а также непрерывный рост содержания лютеина в периоды как первой, так и второй фазы закаливания. По-видимому, при сочетании пониженных температур и достаточного освещения, виолаксантин и β -каротин, кроме антенной выполняют и динамичные по времени фотопротекторные защитные функции ФСА. Рост лютеина в холодное время года хорошо согласуется с литературными данными и объясняется его усиленным синтезом из β -каротина. В условиях криолитозоны лютеин возрастает гораздо резче по сравнению с летним показателем (примерно на 80 %). В умеренном климате этот показатель равен 20-40 %. Мы также предполагаем, что во фракции лютеина может быть его изомер зеаксантин, образующийся из виолаксантина в виолаксантиновом цикле (ВЦ). В процессе закаливания структурная реорганизация ССК ФСА сопровождается с уменьшением содержания хлорофиллов и увеличением содержания ксантофиллов. Это хорошо иллюстрируется нашими данными. Уже к середине сентября соотношение хлорофиллы/ксантофиллы падает с 11.8 до 8, а к началу второй декады октября до 4.8. Это происходит как за счет роста содержания лютеина, так и снижения содержания хлорофиллов с 1.27 до 0.94 мг/г. По-видимому, в состав осеннего хлорофилл-ксантофиллового комплекса активно включается не только лютеин, но и зеаксантин. Этот комплекс в ССК ФСА более активно рассеивает солнечную энергию в виде тепла, продляя сроки функционирования мерцающего фотосинтеза, давая возможность сосне завершить процессы закаливания.

**ПИГМЕНТЫ *EQUISETUM VARIEGATUM* SCHLEICH. EX WEB.,
ПРОИЗРАСТАЮЩЕГО НА ПОЛЮСЕ ХОЛОДА****Pigments of *Equisetum variegatum* Schleich. Ex Web growing
at the Cold Pole**

В.Е. Софронова, В.А. Чепалов, К.А. Петров, Р.В. Десяткин
Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск
E-mail: v_e_sofronova@ibpc.ysn.ru

Equisetum variegatum Schleich. Ex Web. (хвощ пестрый) – зимнезеленое травянистое растение. Циркумполярный гипоарктический реликтовый вид. Большая часть надземных побегов зимует под снегом. В Северо-Восточной Якутии хвощ пестрый хорошо адаптирован к экстремальным условиям горного резко континентального климата. Переживает зимний период под снежным покровом. Уместно отметить, что в Верхоянье он имеет большое значение как ценный зимний корм для травоядных млекопитающих.

Вечнозеленые растения испытывают сезонные изменения в уровне содержания фотосинтетических пигментов, которые напрямую связаны с адаптивными процессами к изменяющимся условиям среды. При этом каротиноиды – большая и разнообразная группа желтых, оранжевых и красных пигментов – играют важную роль как фотопротекторные агенты и стабилизаторы липидной фазы тилакоидных мембран. С целью исследования путей адаптации хвоща пестрого нами исследован пигментный состав его побегов в осеннее и зимнее время. В опытах использованы растения, произрастающие в Янском плоскогорье (долина среднего течения горной реки Туостах – правого притока р. Адыча, зона северо-таежных лесов). Нами приводятся данные предварительных результатов.

Концентрацию хлорофиллов измеряли в 80 %-ном ацетоновом экстракте на спектрофотометре. Для определения каротиноидов использовали метод тонкослойной хроматографии на силикагеле Sorbfil ПТСХ-АФ-В-УФ (Россия). Элюирующими растворителями служили: а) бензол–ацетон (7:3); б) этанол–бензол–ацетон–петролейный эфир (0.3:1:2:6.7). Индивидуальные пигменты элюировали этанолом (ксантофиллы) или хлороформом (каротин). Количество содержания каждого из пигментов, выделенного методом ТСХ, рассчитывали по основным максимумам поглощения, используя удельные коэффициенты их экстинкций. Хвощ пестрый имеет невысокое содержание зеленых пигментов. Количество хлорофилла *a* и *b* составляет 0.7-0.8 и 0.3-0.4 мг/г сырой массы соответственно. Несмотря на резкое изменение температурных и световых условий, их содержание остается практически постоянным в авгу-

сте-январе. Напротив, концентрация лютеина в зимних образцах (108.6 ± 2.8 мкг/г сырой массы) почти в два раза выше по сравнению с началом третьей декады августа (55.2 ± 2.4 мкг/г сырой массы). Сумма каротиноидов в зимнее время возрастает с 141.6 ± 2.1 до 216.2 ± 2.3 мкг/г сырой массы. Важным показателем пигментного аппарата растений являются соотношения между количеством хлорофиллов и каротиноидов, хлорофиллов и ксантофиллов. В начале осени эти показатели были выше – 7.8 и 11.1, чем после прохождения процессов закаливания – 5.2 и 6.9 соответственно.

Помимо первичных каротиноидов в хроматограммах осенних и зимних побегов присутствует ярко выраженная красно-пурпурная полоса, состоящая из смеси, по крайней мере, двух пигментов не фенольной природы. Судя по хроматографическому поведению, проведенным качественным реакциям, УФ и видимым спектрам их предварительно можно отнести к вторичным каротиноидам – эшшольцксантину (λ_{\max} при 471 нм) и родоксантину (λ_{\max} при 505 нм).

В Верхоянье первые заморозки начинаются примерно с 14 августа, что говорит о начале осеннего сезона. По многолетним данным к концу первой декады сентября происходит окончание вегетации растительности. Средние сроки установления снежного покрова – 23 сентября. Переход суточной температуры воздуха через -5 °С происходит около 4 октября. Повышение лютеина, несомненно, происходит в процессе закаливания осенью и связано с развитием морозостойкости растения. Подготовка к зиме хвоща пестрого, по-видимому, включает структурную реорганизацию светособирающих комплексов ФСА, которая сопровождается увеличением содержания лютеина.

В пойменной части р. Туостах характерны гидроморфные, влагонасыщенные аллювиальные лесные дерново-глееватые почвы в комплексе с аллювиальными дерново-глееватыми почвами на каменистом аллювии. Они содержат мало подвижных форм элементов минерального питания: NH_4^+ – 1.4-5.2, P_2O_5 – 5.2-8.0, K_2O – 4.0-4.7 мг/100 г. Комплекс неблагоприятных факторов: недостаток минерального питания, пониженная аэрация почвы, низкие температуры почвы и воздуха оказывают тормозящее влияние на ферментативные реакции дыхания и фотосинтеза. Синтез пурпурно-красного вторичного каротиноида – продукта окисления первичного каротиноида, предположительно из зеаксантина, вероятно, связан с адаптацией растения к стрессовым условиям обитания. При этом он может выполнять как функции дополнительной фотоантенны, так и эффективного фотопротектора, а также своеобразного «депо» кислорода. Мы не исключаем, что обнаруженные вторичные каротиноиды могут быть локализованы в нефотосинтезирующих тканях, в частности, в хромопластных структурах.

**ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ АДАПТИВНОЙ СТРАТЕГИИ ФОТОСИНТЕЗА ХВОЙНЫХ
В СЕВЕРНОЙ АЗИИ****The main features of coniferous photosynthesis adaptive strategy
in Northern Asia**

Г.Г. Суворова

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, г. Иркутск
E-mail: suvorova@sifibr.irk.ru

Мы относительно мало знаем о пластичности фотосинтетической функции в природных условиях, ее способности изменяться в зависимости от погодно-климатических условий. Результаты многолетних исследований на сосне обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и лиственнице сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) в условиях Байкальской Сибири позволили установить, что фотосинтетическая активность хвойных «настраивается» на реализацию высоких значений в течение дня, в различные по погодным условиям периоды вегетации и в целом за вегетацию. Максимально высокие значения интенсивности фотосинтеза у хвойных проявляются в видоспецифично изменяющихся оптимальных диапазонах факторов среды (Суворова и др., 2005а, б).

Выявлено две различных стратегии, определяющие приуроченность высоких значений фотосинтетической продуктивности сосны и ели к разным условиям в весенний и летне-осенний периоды (Суворова и др., 2004б). Показано, что наиболее полно потенциал фотосинтетической продуктивности реализуется при условиях, соответствующих экологии коренных сообществ с участием этих видов хвойных на территории Западной и Восточной Сибири (Суворова и др., 2004а).

Принцип избирательности погодно-климатических условий при реализации наиболее высоких значений фотосинтетической активности просматривается и в многолетней динамике сезонной (годовой) продуктивности фотосинтеза (Суворова и др., 2002).

Анализ линейного соотношения максимальной дневной интенсивности фотосинтеза и дневной фотосинтетической продуктивности указывает, с одной стороны, на одновременное ограничение реализации фотосинтетического потенциала и фотосинтетической продуктивности, с другой – на взаимосвязанное изменение «мгновенной» и «длительной» активности фотосинтетического аппарата хвойных. Данные свидетельствуют, что высокому уровню реализации фотосинтетического потенциала соответствует высокий уровень дневного усвоения CO_2 .

В то же время у каждого вида все основные показатели фо-

тосинтетической активности – абсолютный сезонный максимум, максимальная дневная и сезонная продуктивности фотосинтеза изменяются в соответствии с комплексным использованием ресурсов среды (КИРС) (Суворова, 2006).

Анализ данных А.С. Щербатюка и коллег (Щербатюк и др., 1991) о смене температурных оптимумов истинного фотосинтеза, а также результатов последних исследований авторов о динамике пигментного комплекса и водного режима в течение вегетации свидетельствует об участии этих механизмов в регуляции нетто-фотосинтетической активности.

На основании выявленных особенностей нами выделены основные черты адаптивной стратегии фотосинтеза хвойных, произрастающих в условиях длительно-сезонно-мерзлотных почв исследуемого региона:

- адаптивная стратегия фотосинтеза хвойных видоспецифична;
- адаптивная стратегия фотосинтеза реализуется наиболее полно в условиях, соответствующих экологии видов;
- адаптивная стратегия фотосинтеза может детерминировать фитоценотические свойства и особенности географического распространения хвойных видов,
- адаптивная стратегия фотосинтеза обеспечивает высокий уровень реализации фотосинтетического потенциала хвойных в видоспецифично изменчивых оптимальных диапазонах факторов среды,
- адаптивная стратегия фотосинтеза хвойных определяет связь основных показателей фотосинтетической активности с комплексным использованием ресурсов среды.

В любом временном интервале (день, месяц, определенный период в течение вегетации, в целом сезон вегетации) ассимиляционная активность стремится к реализации наивысших значений интенсивности и продуктивности фотосинтеза при сочетании погодных условий, наиболее полно соответствующих экологическим свойствам данного вида. Это позволяет прогнозировать уровень интенсивности и продуктивности фотосинтеза хвойных и возможное их распространение при доминировании любого типа погодных-климатических условий не только в пределах исследуемого региона, но и на обширных территориях Северной Азии.

**ВЛИЯНИЕ ПРЕДПОСЕВНОЙ ОБРАБОТКИ СЕМЯН
КРАТКОВРЕМЕННЫМ ДЕЙСТВИЕМ НИЗКОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ НА РОСТ,
РАЗВИТИЕ И ПРОДУКТИВНОСТЬ ДЕКОРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ**

**Effect of seed pre-treatment by temperature drop on growth,
development and productivity of some bedding plants**

М.И. Сысоева, Е.Г. Шерудило, Е.Ф. Марковская
Институт биологии Карельского НЦ РАН, г. Петрозаводск
E-mail: sherudil@krc.karelia.ru

Метод предпосевного закаливания семян является одним из эффективных способов увеличения продуктивности растений в районах с неблагоприятными условиями среды и резким суточным колебанием температур в вегетационный период. Особенно благоприятное действие на ускорение роста и развитие растений, повышение общей урожайности, увеличение жизнеспособности и устойчивости к низким температурам оказывает режим предпосевной заделки культур переменными температурами (Воронова, 1953; Генкель, Кушниренко, 1966).

Замоченные на 12 ч в воде семена декоративных растений (бархатцы, сорт Golden и виола, сорт Maxim F-1 Blue) в течение шести суток обрабатывали кратковременным снижением температуры – ДРОП (10 °C×2 ч + 21 °C×22 ч) и постоянным в течение суток действием низкой температуры – ПНТ (10 °C×24 ч). Семена в контроле замачивали на 12 ч в воде при комнатной температуре за сутки до посева. Опытные и контрольные семена высевали в вазоны с почвенно-песчаной смесью и оставляли в вегетационной камере до высадки в открытый грунт. Оценивали всхожесть семян, скорость развития (по появлению настоящих листьев), репродуктивную (по числу цветущих растений) и биологическую (сухая масса 1-го растения) продуктивность, холодоустойчивость (ХУ) листьев растений по методу ЛТ₅₀ (Дроздов и др., 1976). В каждом варианте опыта анализировали от 10 до 30 растений.

Всхожесть семян зависела от температурной обработки: максимальные значения были отмечены у бархатцев в варианте ДРОП – 92, в контроле – 64 и в варианте ПНТ – 52 %. Различалось и развитие растений (по скорости появления настоящих листьев): в варианте ДРОП настоящие листья появились на семь дней раньше, чем в контроле и варианте ПНТ. Оценка интенсивности цветения (на 51 день вегетации) показала, что в варианте ДРОП цвело 83 % растений бархатцев, в варианте ПНТ – 69 и в контроле – 50.

Сухая масса растений на 100-й день (перед высадкой в открытый грунт) была существенно выше у бархатцев и виолы в варианте ДРОП, чем в контроле и варианте ПНТ. При этом у виолы в

опытных вариантах был отмечен термоморфогенетический эффект – уменьшение высоты.

Перед высадкой в открытый грунт на 100-й день вегетации цвело 80 % растений бархатцев в контроле и 100 % растений в вариантах ДРОП и ПНТ. По общей цветочной продуктивности бархатцев на растение (бутоны, отцветшие и цветущие цветки) различий по вариантам опыта не было, однако растения вариантов ДРОП и ПНТ имели больше полностью раскрытых цветков по сравнению с контролем. Спустя 10 дней цвели все высаженные в открытый грунт растения. Однако репродуктивная продуктивность бархатцев, выращенных из семян с ДРОП обработкой, значительно превышала продуктивность контроля и варианта ПНТ. Эта тенденция сохранилась в ходе всей последующей вегетации.

Предпосевная обработка семян виолы кратковременными снижениями температуры благоприятно влияла в последствии на развитие растений. Перед высадкой в открытый грунт растения контроля и варианта ПНТ имели по семь, варианта ДРОП – девять листьев. Высаженные в грунт растения виолы в контроле не цвели, а в вариантах ДРОП и ПНТ цвело 10-15 % растений. Через 10 дней зацвело 5 % растений в контроле, 38 и 22 % – в вариантах ДРОП и ПНТ соответственно.

Анализ ХУ растений, высаженных в открытый грунт, выявил различия между вариантами. Наибольшая ХУ отмечена у растений, выросших из семян, подвергнутых ДРОП и ПНТ обработкам. Выявленные различия по ХУ листьев сохранялись до конца июля. В начале августа температура воздуха кратковременно снижалась до 10-12 °С, что повысило ХУ листьев в контроле и варианте ПНТ. К концу августа температура воздуха была стабильно низкой, и ХУ увеличивалась во всех вариантах опыта, а в контроле была даже выше.

Проведенные исследования показали длительный эффект последствия различных способов низкотемпературной обработки семян. Кратковременное низкотемпературное воздействие (ДРОП) оказало наиболее сильное влияние на процессы роста и развития растений, проявившееся в ускорении прорастания семян, роста и развития, увеличении репродуктивной и биологической продуктивности растений. Выявленные в варианте ДРОП-обработки семян показатели высокой скорости роста и развития сочетались с более высоким уровнем ХУ растений по сравнению с вариантом ПНТ и особенно – с контролем. Впервые установлен положительный эффект предпосевной закалки семян краткосрочным (2 ч) ежедневным снижением температуры на ускорение развития, повышение продуктивности и устойчивости декоративных растений в условиях открытого грунта.

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

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ МИКОРИЗ ЕЛИ НА СЕВЕРЕ**Physiological activity of spruce mycorrhiza in the North****Т.А. Творожникова**

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар

E-mail: tvorognikova@ib.komisc.ru

Основная масса корней ели (до 89.2 %) содержится в верхнем 10-сантиметровом слое. Отдельные части корневой системы отличаются друг от друга по морфологии, анатомическому строению и функциям. Выделяют четыре типа корневых окончаний ели сибирской: ростовые быстрорастущие, ростовые медленнорастущие, сосуще-ростовые и сосущие. У всех лесобразующих видов таежной зоны корневые окончания формируют эктомикоризы, различающиеся по форме, структуре и пространственному распределению в почве.

Исследования проводили в 2006 г. в подзоне средней тайги в двух типах хвойных фитоценозов: ельнике черничном и ельнике сфагновом. В течение вегетационного периода отбирали образцы корней в подстилке, одновременно определяли температуру и влажность почвы. Температурную зависимость дыхания измеряли на отрезанных корнях в диапазоне 10-35 °С инфракрасным газоанализатором «Infralyt 4» (Германия). Рост корневых окончаний наблюдали по методике А.Я. Орлова (1957). Содержание моносахаридов и сахарозы определяли по модифицированной методике (Оводова, 1970) на газожидкостном хроматографе «Кристалл 2000м».

Согласно литературным данным, начало роста корневых окончаний на Севере совпадает с периодом, когда среднесуточная температура почвы составляет 3-6 °С. По нашим наблюдениям, в 2006 г. интенсивный рост микоризных корней происходил с первой половины июля по сентябрь.

Дыхание является интегральным показателем метаболической деятельности корневых систем, поэтому величина дыхания может отражать их функциональную активность в зависимости от экзогенных и эндогенных факторов. В суммарном дыхании значительная доля принадлежит дыханию роста, поэтому сезонная динамика дыхания корневых окончаний должна была бы определяться их ростовой активностью. Однако в периоды с аномальными погодными условиями эта связь может нарушаться. Так, высокие значения выделения CO₂ наблюдали в начале июня в условиях жаркой и сухой погоды, когда рост корневых окончаний был минимальным. В фитоценозе сфагнового типа скорость дыхания корневых окончаний ниже, а вариабельность в сезонной динамике выше, чем в черничном. Дыхательная способность корневых окончаний (Q10)

коррелировала с содержанием сахарозы в них. Так, в ельнике черничном снижение скорости выделения CO_2 сопровождалось уменьшением содержания сахарозы в корневых окончаниях.

Таким образом, нами не выявлены различия в скорости роста микоризных корней в двух типах ельников. В сезонной динамике зависимость роста микоризных корней от температуры и влажности подстилки неоднозначна. Различия в скорости дыхания корневых окончаний в двух типах еловых фитоценозов могут быть связаны с содержанием в них запасных веществ.

**СПУТНИКОВЫЙ МОНИТОРИНГ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ
ПРОИЗРАСТАНИЯ РЕЛИКТОВОГО СКАЛЬНОГО
ФЛОРИСТИЧЕСКОГО КОМПЛЕКСА НА ИЗВЕСТНЯКАХ ТИМАНА**

**Satellite monitoring of ecological conditions
of relict rocky floristic plant growth on Timan limestones**

Л.В. Тетерюк, В.В. Елсаков

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар
E-mail: tetryuk@ib.komisc.ru, elsakov@ib.komisc.ru

В связи с проблемой сохранения биологического разнообразия особое место на европейском Северо-Востоке занимают районы с выходами коренных кальцийсодержащих пород, которые являются местом обитания и сохранения аazonальных видов и сообществ, реликтового скального флористического комплекса, множества охраняемых видов сосудистых растений, мохообразных и лишайников (Юдин, 1963; Непомилуева, 1971; Тетерюк и др., 2005). В настоящее время из-за активного освоения и разработки месторождений полезных ископаемых Тимана изучение, сохранение и охрана этих ландшафтов требуют особого внимания. Основные причины сохранения экстраazonальных видов и сообществ на известняках европейского Северо-Востока ранее рассмотрены в работах В.Н. Пономарева (1940), Ю.П. Юдина (1963) и других авторов. Ими прослежены основные хронологические закономерности, оказывающие влияние на распределение температур. Развитие современных инструментальных методов исследований, позволяющих проводить измерение количественных и качественных показателей компонентов экосистем существенно расширяет возможности оценки роли пространственного фактора (мезо- и микрорельефа) в оценке экологических градиентов.

Цель данной работы – оценить роль форм мезо- и микрорельефа в формировании температурного режима района обнажений известняков в подзоне средней тайги Республики Коми с привлечени-

ем технологий дистанционного зондирования. В качестве модельного участка выбраны выходы известняков верхнего и среднего течения р. Сойва (приток р. Печора) с богатым и хорошо сохранившимся реликтовым скальным флористическим комплексом.

Оценка рельефа территории была проведена на основании обработки цифровой модели местности (Digital Elevation Model, DEM) по данным спутника Aster (съемка 31.3.2004), топографических карт. Данные дистанционного зондирования высокого разрешения Landsat получены для времени съемки: 30.07.1992, 19.07.1999, 17.09.2001 для интервала времени с 8 до 9 ч утра. Вычисления значений абсолютных температур поверхности ($^{\circ}\text{C}$) проведены по значениям яркостных характеристик шестого канала в соответствии с общепринятой методикой (Chander, Markham, 2003). Расчет суточного и сезонного потока прямой радиации на склоны различной крутизны и ориентации проводили по К.Я. Кондратьеву и др. (1978). Роль микрорельефа изучалась инструментальными методами на примере осыпных известняковых склонов сходной морфологии (длине, крутизне, строению профиля), северной и южной экспозиции, расположенных в 0.5 км друг от друга. Температурные датчики (DS1921G, точность 0.5°C), были установлены на уровне почвы в разных частях склонов: 1) на вершине; 2) в верхней – на отвесном осыпном склоне или останце; 3) в средней – на конусе осыпи; 4) в нижней – зоне накопления коллювия. Измерения проводили в течение всего вегетационного сезона (20.05-20.09.2004) с интервалом 1.5 ч.

В результате выполненных исследований было выявлено, что температурный режим склоновых поверхностей определялся развитием отдельных форм микро- и мезорельефа, приуроченностью к участкам с разной крутизной и экспозицией. Показано, что различия в теплообеспеченности склонов возрастают с увеличением крутизны, достигая максимума ($4-5^{\circ}\text{C}$ в июле) на склонах северной и южной экспозиции при уклоне более 30° . Температура известняковых склонов северной экспозиции обладала наименьшими значениями в сравнении со всеми рассмотренными участками (включая водораздельные) и может быть маркером для выделения в подзоне средней тайги участков, потенциально пригодных для развития тундровых или горных видов (*Dryas octopetala* L., *D. punctata* Juz., *Valeriana capitata* Pall. ex Link. и др.). В осенний период склоны южной экспозиции сохраняли тепло более продолжительный период. Их температура превышала прилегающие участки на $3-4^{\circ}\text{C}$, что способствовало увеличению длительности периода развития растений.

Верификация полученных закономерностей показала наличие температурных различий выделенных классов поверхностей и позволила выделить роль микрорельефа. По градиенту теплообеспе-

ченности экотопы выстраиваются в ряд: вершина склона северной экспозиции → верхняя, средняя и нижняя часть склона северной экспозиции → вершина склона южной экспозиции → нижняя и верхняя часть склона южной экспозиции → средняя часть склона южной экспозиции. Различия в их теплообеспеченности формируются за счет дней со среднесуточными температурами выше 5° и 10°, что связано с активным прогреванием южного склона в жаркие солнечные дни. Различия между крайними членами выделенного ряда сопоставимы с зональными. Экспериментальные данные подтвердили увеличение длительности вегетационного периода до 1.5-2 недель в отдельных экотопах на склонах южной экспозиции.

В основе такого своеобразного температурного режима лежит режим освещенности склонов разной крутизны и экспозиции, что демонстрируют построенные модели потоков прямой солнечной радиации. Так, например, в летние дни максимальный поток солнечной энергии наблюдается на склонах южной экспозиции независимо от их крутизны, он увеличивается к середине дня до 1.0-1.2 кал/(мин×см²). На склонах северной экспозиции картина более сложная. На склонах крутизной от 5 до 20° поток солнечной энергии также постепенно нарастает к полудню, достигая 0.3-0.8 кал/(мин×см²). На более крутых склонах освещенность в утренние и вечерние часы составляет до 0.3 кал/(мин×см²), а в дневные – снижается, при уклоне более 40° – до 0-0.1 кал/(мин×см²).

Таким образом, в работе показана возможность применения современных методов дистанционного зондирования для выявления особенностей экологического режима местообитаний, прослежено влияние мезо- и микрорельефа на формирование температурного режима известняков Южного Тимана и получены характеристики терморегима для разных типов экотопов.

**СОЗДАНИЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ ЗАМКНУТОЙ
ИСКУССТВЕННОЙ МИНИЭКОСИСТЕМЫ
КАК МОДЕЛИ ПРОСТЕЙШЕЙ БИОСФЕРОПОДОБНОЙ СИСТЕМЫ**

**Creation of the experimental closed artificial mini ecological system
as a model of elementary biosphere-like system**

А.А. Тихомиров, А.Г. Дегерменджи, С.А. Ушакова, В.Н. Шихов
Институт биофизики СО РАН, г. Красноярск
E-mail: *tikhom@ibp.ru*

До сих пор отсутствует достаточное понимание причин и механизмов, лежащих в основе процессов «глобальных изменений», происходящих на нашей планете. Однако тот факт, что основой

жизни на планете является биотический круговорот вещества, поддерживаемый внешним потоком энергии, не вызывает сомнений. Поэтому задача сохранения устойчивого круговорота вещества различной заданной степени замкнутости и интенсивности является ключевой для сохранения современной Биосферы. Очевидно, что прямые эксперименты с Биосферой для изучения ее свойств недопустимы. Поэтому на данном этапе исследования этой проблемы необходим другой подход – построение физических и математических моделей биосферных процессов, заключающихся в концентрации внимания только на самых основных, принципиальных для функционирования системы биосферы параметрах. Источником информации для построения таких моделей могут быть искусственные биосфероподобные системы с биотическим круговоротом вещества разной степени замкнутости, различного уровня сложности и организации. В связи с этим возникает необходимость создания упрощенных биосфероподобных искусственных экосистем с высокой степенью замкнутости круговорота веществ, относительно небольшой обменной массой и обладающих необходимой репрезентативностью по отношению к природным биотам. Такие экспериментальные мини-экосистемы (МЭС) могут быть эффективным инструментом для моделирования биосферных процессов, в том числе исследования их устойчивости к антропогенным факторам воздействия.

Для этих целей в Институте биофизики СО РАН была создана и успешно функционирует в настоящее время экспериментальная установка с организованным внутренним массообменом. Ее основу составляет вегетационная камера из нержавеющей стали объемом 281 л с прозрачным люком из оргстекла. 20% от объема камеры занимает почвоподобный субстрат. Освещение производится через прозрачный потолок лампой ДРИ-2000. Облученность на уровне ценоза растений составляет 100 Вт/м² ФАР. Температура в камере поддерживается на уровне 21-22 °С за счет функционирования системы водяного теплоотвода и автоматически регулируемого термонагревателя. Относительная влажность воздуха внутри камеры составляет около 80±5%. Орошение почвы происходит за счет естественной конденсации влаги на охлаждаемых стенках камеры и системе трубопровода на поверхности почвы, а также благодаря работе холодильной системы удаления влаги из воздушной среды, поступающей на газоанализатор. Газовый состав атмосферы по содержанию метана, углекислого газа и кислорода непрерывно контролируется трехкомпонентным газоанализатором ГАММА-100 («Аналитприбор», Смоленск). Данные регистрируются при помощи персонального компьютера.

В качестве фототрофного звена для такой МЭС были выбраны растения звездчатки средней (*Stellaria Media*). Данный вид удовлетворяет большинству требований, предъявляемых к растениям в

такой системе – это низкорослые, быстровегетирующие, самоопыляющиеся растения с компактной корневой системой, их семена не имеют периода покоя, а отмершая биомасса легко полегает на почву практически без постороннего вмешательства и быстро разлагается. В настоящее время достигнут режим самоподдержания и смены поколений фототрофного звена в МЭС. Активная вегетация одного поколения длится обычно на протяжении двух месяцев. При этом постоянно присутствуют цветущие побеги и побеги, дающие семена. Около месяца происходит отмирание сформированной биомассы и продолжается самосев семян, одновременно с чем на освобождающихся участках появляются всходы нового поколения. В ходе смены таких генераций наблюдается колебательная динамика концентрации углекислого газа в системе от 0.009 % в фазе преобладания в ценозе активно вегетирующих растений до 0.12 % в период массового отмирания отживших растений. Концентрация кислорода колеблется в пределах от 19.2 до 19.9 %. Метан в атмосфере МЭС присутствует на постоянном уровне, равном величине погрешности измерений.

Таким образом, предпринята попытка создания действующей лабораторной МЭС, которая является инструментом для физического и математического моделирования биосферных процессов с возможностью имитации воздействия и антропогенных, и природных факторов среды.

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

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

С.А. Ушакова¹, А.А. Тихомиров¹, Т.К. Головко²

¹ Институт биофизики Сибирского отделения РАН, г. Красноярск
E-mail: ubflab@ibp.ru

² Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар
E-mail: golovko@ib.komisc.ru

Биорегенеративные системы жизнеобеспечения человека являются частным случаем частично замкнутых искусственных экологических систем, в которых потребности звеньев системы удовлетворяются как за счет круговорота веществ, так и их запасов. При этом главная роль в круговороте воды, воздуха и частично пищи

отводится фототрофному звену, основную часть которого должны составлять высшие сельскохозяйственные растения. Устойчивое функционирование такой системы в значительной степени определяется устойчивостью работы фотосинтезирующего звена. Поэтому важно знать поведение растительного звена в норме и при возникновении внестатных ситуаций, которые могут привести к нарушению продукционной деятельности растений, в результате чего могут существенно нарушиться условия жизни человека. Цель настоящих исследований – выявление ответных реакций фотосинтетического аппарата растений пшеницы на уровне листа и фитоценоза на 20-часовое воздействие повышенной температуры воздуха ($T = 35\text{ }^{\circ}\text{C}$), относящейся к зоне закалывающих температур по отношению к исследуемым растениям, в зависимости от интенсивности света во время действия стресс-фактора.

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

Было проведено три серии экспериментов, отличающиеся во время 20-часового воздействия повышенной температуры воздуха ($T = 35\text{ }^{\circ}\text{C}$) интенсивностью ФАР, которая была равна 240, 150 или 70 Вт/м^2 . Выбор уровней облученности при повышении температуры в камере диктовался особенностями реакции фитоценозов и имеющимися техническими возможностями. Нижнюю границу облученности выбирали близкой к уровню компенсационной точки фотосинтеза ценозов пшеницы, что соответствует 70 Вт/м^2 ФАР для сформированных в указанных условиях ценозов. Верхний уровень облученности ценоза был равен 240 Вт/м^2 ФАР. Концентрацию CO_2 во время действия повышенной температуры поддерживали на уровне 0.2 %.

Состояние растений до, во время и после воздействия оценивали по показателям внешнего CO_2 газообмена ценозов пшеницы при повышенной и естественной концентрации CO_2 по следующим по-

казателям: видимый и фактический фотосинтез, суммарное выделение CO_2 на свету, эффект Варбурга. О состоянии фотосинтетического аппарата растений судили по содержанию пигментов в листьях различных ярусов главного побега растений пшеницы.

Показано, что воздействие температурой 35°C в течение 20 ч на ценоз пшеницы, независимо от уровня облученности ценоза во время этого воздействия, не приводит к значительным нарушениям фотосинтетической деятельности растений. Но во время действия стресс-фактора интенсивность связывания CO_2 и соотношение между окислительными и фотосинтетическими процессами определяются интенсивностью ФАР. Это позволяет предполагать, что при возникновении внештатных ситуаций в БСЖО, связанных с повышением температуры, регулируя интенсивность ФАР, можно стабилизировать в ней газовый состав воздушной среды.

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

МОДЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВЛИЯНИЯ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ФОТОСИНТЕЗ ХВОЙНЫХ ПРЕДБАЙКАЛЬЯ

Model examination of ecological factor affect on coniferous photosynthesis in Baikal lake region

Ю.Л. Цельникер¹, М.Д. Корзухин², Г.Г. Суворова³, Л.С. Янькова³,
Л.Д. Копытова³, Л.Д. Филиппова³

¹ Институт лесоведения РАН, с. Успенское

E-mail: Yudif@rambler.ru

² Институт глобального климата и экологии Росгидромета и РАН, г. Москва

E-mail: mdkorz@comtv.ru

³ Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, г. Иркутск

E-mail: suvorova@sifibr.irk.ru

Зависимость интенсивности фотосинтеза лиственницы (*Larix sibirica* Ledeb.), ели (*Picea obovata* Ledeb.) и сосны (*Pinus sylvestris* L.) от пяти внешних факторов (интенсивности ФАР, температуры воздуха и почвы, дефицита влажности воздуха и запаса доступной влаги в почве) изучалась с помощью биохимической модели ассимиляции Фаркухара и эмпирической модели устьичной проводимости. Параметризация моделей произведена на основе данных пятилетних измерений интенсивности фотосинтеза в Прибайкалье.

Экспериментальные исследования проводили в насаждении, заложенном в 1984 г. на территории СИФИБР СО РАН на окраине Иркутска ($52^\circ 14'$ с.ш., $104^\circ 16'$ в.д.), с 1995 по 1999 г. В сентябре

1999 г насаждение имело породный состав 4СЗЕЗЛ и сомкнутость крон 0.5-0.6. Измерения фотосинтеза велись одновременно на трех деревьях каждой породы. Для этого использовали световые побеги сосны и ели в возрасте одного года, а у лиственницы брахибласты, растущие на однолетних побегах, расположенных с южной стороны в верхней трети кроны. Фотосинтез регистрировали при помощи 12-канальной установки на базе инфракрасного газоанализатора «Infralyt-4» с записью показаний на самописце. Наблюдения проводили с 6 до 20 час ежедневно по три дня подряд, всего по 12-15 дней в месяц. Продолжительность периода положительного наблюдаемого фотосинтеза составляла для сосны и ели 185 дней (с конца апреля по конец октября), для лиственницы – 137 (с середины мая по сентябрь). Одновременно с фотосинтезом регистрировали интенсивность интегральной солнечной радиации, температуру воздуха в одной из ассимиляционных камер, а также в межкрупном пространстве, относительную влажность воздуха, температуру почвы на глубине 5 см и запас доступной влаги в полуметровом слое почвы.

Установлено, что наибольшая интенсивность фотосинтеза наблюдается у сосны, наименьшая – у ели. Интенсивность фотосинтеза значительно меняется по годам. Рассчитанные параметры модели меняются как по годам, так и кварталам года (весна-лето-осень). Расчет интенсивности фотосинтеза по значениям параметров модели, общим для всего массива данных, дает невысокий коэффициент детерминации ($R^2 = 0.46-0.66$). Расчет по значениям параметров, найденных по данным для каждого года или квартала каждого года, улучшает качество подгонки ($R^2 = 0.61-0.72$).

Определено, что изменения интенсивности фотосинтеза по годам и периодам года в большой мере зависят от изменения значений параметров модели под влиянием длительного воздействия внешних условий. Наряду с этим интенсивность фотосинтеза варьирует под влиянием условий погоды в момент измерения. Это свидетельствует, что значительные колебания интенсивности фотосинтеза от года к году, а также по сезонам связаны с воздействием внешних условий в момент измерения фотосинтеза и (возможно, даже в большей степени) с перестройкой фотосинтетического аппарата при длительном воздействии внешних условий разной интенсивности.

Вычислена степень лимитирования фотосинтеза скоростью электронного транспорта и устьичной проводимостью. Лимитирование фотосинтеза у всех пород при слабом свете определяется скоростью электронного транспорта на 95-100 %, а при насыщающем свете – у лиственницы на 3, у ели – на 10-15, у сосны – на 25-30. При

этом доля лимитирования больше при благоприятном режиме почвенного увлажнения. Устьичная регуляция минимальна у лиственницы и максимальна у сосны.

Проведенный численный эксперимент позволил оценить долю влияния разных климатических факторов на лимитирование фотосинтеза разных пород. Оказалось, что в условиях погоды Предбайкалья исследованные породы реализуют: лиственница – 49, сосна – 30, ель – 36 % своего фотосинтетического потенциала. Наибольшее влияние на фотосинтез под воздействием внешних условий в момент измерения в Предбайкалье оказывают: у лиственницы – дефицит влажности воздуха, у ели и сосны – запас влаги в почве.

Расчет основных физиолого-биохимических параметров ассимиляции углерода и проверка их адекватности позволяют определить видоспецифическую реакцию ассимиляции CO₂ на разные сочетания внешних условий. Экстраполяция данных на обширные лесные территории Восточной Сибири дает возможность сформулировать основные принципы видоспецифической регуляции фотосинтетического аппарата хвойных в экстремальном климате.

**РОЛЬ ЭКДИСТЕРОИДОВ ВО ВЗАИМОТНОШЕНИЯХ
МЕЖДУ ОРГАНИЗМАМИ В ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ.
ЭКДИСТЕРОИДЫ *POTAMOGETON PECTINATUS* L.**

**The role of ecdysteroids in the relationship between organisms
in the water ecosystems. Ecdysteroids in *Potamogeton pectinatus* L.**

И.Ф. Чадин, В.В. Володин, Т.И. Ширшова
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар
E-mail: volodin@ib.komisc.ru

В настоящее время большое значение приобретают междисциплинарные исследования, направленные на понимание механизмов устойчивости экосистем на молекулярном уровне, в частности, на выявление роли органических веществ, в особенности вторичных метаболитов, во взаимоотношениях между элементами экосистем: растение–растение; растение–животное; животное–животное (хищник–жертва). Известно, что в качестве экорегуляторов могут выступать продуцируемые живыми организмами соединения различной природы (алкалоиды, фенольные соединения, моно- и сесквитерпены, сапонины, цианогенные гликозиды, некоторые типы полисахаридов, белки и др.), которые выполняют разнообразные функ-

ции: защита от патогенов (токсины, антифиданты, детерренты), атака на организмы-пищевые объекты, сдерживание конкурентов, привлечение (аттрактантная функция), регуляция внутрипопуляционных взаимодействий, формирование среды обитания (в том числе водной) и другие. В этом отношении большой исследовательский интерес представляет собой группа соединений вторичного обмена растений – фитоэксдистероиды, являющиеся структурными аналогами гормонов линьки насекомых и ракообразных и проявляющие выраженное физиологическое (в частности, анаболическое) действие на теплокровных животных. Экорегуляторные свойства фитоэксдистероидов в большей мере исследованы в наземных экосистемах. В докладе будет представлен ряд примеров, иллюстрирующих разнообразные эффекты фитоэксдистероидов на поведение и развитие личинок насекомых-фитофагов, которые в конечном счете приводят к сдерживанию численности насекомых. О роли экзогенных эксдистероидов в водных экосистемах известно меньше. Наиболее ярким среди известных в литературе примеров является доказательство ключевой роли экзогенных эксдистероидов как аллелохимических токсинов в трофических связях между морскими беспозвоночными: береговым крабом (*Carcinus maenas*) – хищник и морским пауком (*Picnognonum litorale*) – жертва. Представляло интерес найти продуценты эксдистероидов среди водных растений и показать возможное участие фитоэксдистероидов в трофических связях между элементами водных экосистем.

В процессе широкого скрининга растений флоры европейского Северо-Востока России нами были обнаружены эксдистероиды в растениях двух видов рдестов: *Potamogeton natans* и *P. alpinus*. Эти находки позволили впоследствии обнаружить эксдистероиды еще в шести видах этого рода. Хотя концентрация эксдистероидов в исследованных образцах оказалась невысокой, однако она все же выше, чем титр эксдистероидов в гемолимфе членистоногих, что свидетельствует о возможной экологической функции этих соединений у рдестов. В докладе будет уделено особое внимание изучению эксдистероидов и динамике их содержания в различных органах растений рдеста гребенчатого *Potamogeton pectinatus*, играющего важную роль в устойчивости водных экосистем. В частности, будет обсуждена возможная роль фитоэксдистероидов во взаимодействиях рдеста гребенчатого с фито- и зооплактоном, перифитоном, а также водоплавающими птицами.

**ЭКОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ПОДХОД К ОЦЕНКЕ СОСТОЯНИЯ
И УСТОЙЧИВОСТИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ****Ecophysiological approach to evaluation of wooden plants state and stability**

**С.А. Шавнин^{1, 2}, Н.В. Марина², Г.Н. Новоселова², Д.Ю. Голиков^{1, 2},
А.С. Попов^{1, 2}, В.И. Крюк²**

¹ Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург
E-mail: sash@botgard.uran.ru

² Уральский государственный лесотехнический университет, г. Екатеринбург
E-mail: biophys@usfeu.ru

При изучении влияния промышленных загрязнений и других негативных факторов на древесные растения одной из важнейших задач является объективная оценка величины реакции организма на внешние воздействия. В настоящее время накоплен значительный объем данных об изменениях отдельных физиолого-биохимических характеристик лиственных и хвойных пород под действием загрязнений. Интерпретация полученных *in situ* результатов не всегда однозначна. Так, содержание хлорофилла в листьях под действием сернистого газа, как правило, снижается, однако известны факты его увеличения. Объяснение подобных эффектов связано с тем, что величина и знак физиологической реакции зависят не только от силы воздействия, но и от исходного состояния растения.

Предлагается различать три основных состояния: нормальное (I), угнетенное (II) и критическое, предшествующее гибели (III). Следует отметить, что наличие состояния III в настоящее время не доказано. Возможно, что оно соответствует нижнему пределу устойчивости состояния II. Выделяемые три состояния соответствуют нахождению растения как открытой системы в условиях динамического равновесия. Поведение системы и ее устойчивость к внешним воздействиям отличаются как в разных состояниях, так и в зонах перехода между ними. Результаты исследований позволили предложить набор критериев выделения первых двух состояний.

Исследовали сезонные изменения физиологических характеристик хвои деревьев сосны, растущих в зонах слабого (контроль), среднего и сильного загрязнения выбросами Среднеуральского медеплавильного завода. Возраст деревьев составлял 20-40 лет. Основные компоненты загрязнения – сернистый газ и тяжелые металлы. Изучали хвою предыдущего года формирования, взятую с несексуализированных побегов средней части кроны при одинаковой экспозиции во всех вариантах опыта. На каждом участке отбирали деревья с ростовыми характеристиками, близкими к средним для данного древостоя. Деревья разных участков достоверно отличались по биометрическим характеристикам (высоте, диаметру и их приростам). Измеряли содержание хлорофиллов, свобод-

ной и связанной воды, а также полифенолов (катехинов и флавоноидов). Исследования проводили на протяжении трех лет. Анализ полученных данных показал, что сезонная динамика отдельных характеристик на контрольном участке имеет сходство в разные годы и существенно зависит от погодно-климатических условий. В зоне среднего загрязнения наблюдаются отклонения величин характеристик от контрольных значений в сторону уменьшения и увеличения. Продолжительность этих отклонений составляет от трех до четырех недель. Эффект объясняется работой репарационной системы хвои, которая способна при благоприятных условиях полностью восстанавливать и даже перекрывать контрольные значения отдельных показателей состояния. В зоне сильного загрязнения абсолютные значения диагностических характеристик достоверно отличаются (в 1.5 и более раз) от контроля, а амплитуда их сезонных изменений существенно ниже. Таким образом, критерием нормального состояния деревьев является не набор величин характеристик в конкретный момент времени, а совокупность их сезонных изменений, соответствующая их динамике на контрольном участке. Угнетенному состоянию соответствует достоверное изменение величин характеристик в течение всего сезона (не менее трех-четырех месяцев). На участках со средним уровнем загрязнения состояние деревьев соответствует зоне перехода между состояниями I и II. Следует отметить, что ростовые характеристики древостоев достоверно ниже, чем в контроле. Различие реакций физиологических и ростовых процессов позволяет заключить, что высокая активность репарационных систем ассимиляционного аппарата деревьев обеспечивает его относительно большую устойчивость к действию загрязнений по сравнению ростовыми системами ствола.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 04-04-96143) и Федерального агентства по науке и инновациям (проект НШ-9692-2006.4, 2006-2007 гг).

ИЗМЕНЕНИЕ БАЛАНСА ЭЛЕМЕНТОВ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ В КОРНЕВИЩАХ *POTENTILLA ALBA* L. В УСЛОВИЯХ ЗИМОВКИ В СРЕДНЕЙ ПОЛОСЕ РОССИИ

**Changes of mineral element balance in rhizomes of *Potentilla alba* L.
during the winter period in the Central regions of European part of Russia**

О.В. Шелепова

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, г. Москва
E-mail: lab_physiol@mail.ru, alolkate@mtu-net.ru

Potentilla alba L. – европейский вид, распространенный преимущественно в южной половине Европы. В России ее ареал распространения сосредоточен в Волжско-Донском флористическом

районе. Эта территория в наибольшей степени утратила свою естественную растительность, поэтому *P. alba* распространена там крайне спорадически. Кроме того *P. alba* весьма популярна в народной медицине – водные экстракты ее корневищ используются при лечении щитовидной железы, что также приводит к сокращению ее численности: растение занесено в Красную книгу некоторых областей. Поэтому сохранение генофонда *P. alba* весьма актуально и рекомендуется проводить в условиях интродукции. На опытной делянке ЛФиБР ГБС летом 2005 г. были высажены отдельные особи растения из природных популяций южных районов Владимирской области, на которых проводятся фенологические и физиолого-биохимические исследования процессов адаптации *P. alba* в условиях культуры. Одним из важных аспектов данных исследований стало изучение стрессового воздействия низких температур аномально-холодной зимы 2005-2006 гг. на баланс элементов минерального питания зимующих органов *P. alba*: с октября 2005 г. по апрель 2006 г. были отобраны корневища растения, в последующем они препарированы на две фракции – средняя часть (в дальнейшем СЧ) и верхняя часть корневища с почкой возобновления (в дальнейшем ВЧ). В лиофилизированном материале по стандартным методикам определено содержание общего азота, фосфора, калия, кальция и магния.

Способность растений успешно переносить зимовку во многом зависит от его физиологического состояния в конце вегетации. В СЧ корневища *P. alba* к концу вегетации содержание общего азота составляло 10.15, фосфора – 1.42, калия – 14.68, кальция – 4.14, магния – 1.06 мг/г, что по шкале обеспеченности элементами минерального питания для средне-требовательных культур соответствует среднему уровню и удовлетворительному уровню физиологического состояния. В ВЧ корневища *P. alba* содержание большинства элементов (за исключением кальция) было в 2.6-1.2 раза выше, чем в СЧ: азот – 19.2, фосфор – 3.66, калий – 17.96, кальций – 3.27, магний – 0.99 мг/г. В период с конца октября по декабрь (температурные условия данного периода были близки к среднестатистическим показателям) в СЧ корневищ несколько снизилось содержание общего азота (до 8.35 мг/г) и магния (до 0.72) и возросло – фосфора (до 2.27 мг/г), калия (до 15.21) и кальция (до 5.38 мг/г). В ВЧ корневищ зафиксирована в целом аналогичная картина за исключением кальция – содержание данного элемента в ВЧ к декабрю снизилось в 1.2 раза, происходил отток Са к ранее сформировавшимся частям. В дальнейшем (январь-февраль 2006 г.) при глубоком промерзании почвы (до 20 см) и аномально низких температурах (до -35°C) в СЧ наблюдалось резкое снижение содер-

жания общего азота (в 2.2 раза) и кальция (в 1.7) и незначительное – содержания всех остальных элементов: фосфора и магния в 1.25, калия в 1.2 раза. В ВЧ корневищ также зафиксировано уменьшение содержания всех элементов, однако скорость их потери была существенно ниже, чем в СЧ – содержание азота и кальция сократилось в 1.3 раза, фосфора – в 1.2, калия и магния – в 1.1, т.е. для выживания ВЧ с почкой возобновления в условиях низкотемпературного стресса растения использовало запасы минерального питания из нижних зон корневища.

В конце зимовки (в марте 2006 г. – температурный режим ниже нормы на 5-8 °С, высокий снежный покров (до 80 см), почва промерзла на 2-5 см) в СЧ и ВЧ корневищ несколько активизировались биохимические процессы, что вызвало увеличение содержания общего азота в 1.8 и 1.4 раза соответственно. Содержание всех остальных элементов существенно возросло только в ВЧ корневищ *P. alba*: фосфора с 3.59 до 4.15, калия с 17.43 до 19.13, кальция с 2.35 до 3.36 и магния с 0.62 до 0.74 мг/г, что свидетельствует о более высокой интенсивности протекания биохимических процессов в почке возобновления корневища *P. alba*.

К середине апреля 2006 г. (начало нового вегетационного периода) и в СЧ, и в ВЧ корневищ продолжало увеличиваться содержание всех элементов минерального питания. Содержание магния в НЧ возросло в 1.6 раза, в ВЧ – в 1.4, кальция – в 1.5 и 1.3 раза соответственно, азота – в 1.4, калия – в 1.1, фосфора – в 1.05 раза. И все же полученные показатели свидетельствуют о низком уровне обеспеченности корневищ элементами питания и ослабленном состоянии растений, что указывает на необходимость проведения дополнительных агротехнических мероприятий для успешной последующей интродукции.

Итак, *P. alba* обладает высоким адаптационным потенциалом – средний уровень обеспеченности минеральным питанием корневищ в осенний период позволил успешно перенести аномально холодную зиму 2005-2006 гг.

Работа выполнена в рамках программы ОБН РАН «Биоресурсы России: фундаментальные основы рационального использования».

**МИКОТРОФНОСТЬ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ
И ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ МИКОРИЗ НА СЕВЕРЕ****Mycorrhization of herbal plants and functional role of mycorrhiza in the North****Н.Н. Шергина**Сыктывкарский государственный университет, г. Сыктывкар
E-mail: *botany@syktsu.ru*

Микоризы являются важнейшим эволюционным и экологическим фактором в жизни наземных растений. Микотрофность растений рассматривается как одна из существенных биоэкологических особенностей, которая расширяет адаптивные возможности растений и симбиотрофных грибов. Наиболее распространенный тип симбиотических отношений – это везикулярно-арбускулярная микориза (ВАМ). Эндотрофная микориза присутствует на корнях практически всех видов сосудистых растений.

Для понимания сущности микоризных ассоциаций важное значение имеет изучение процесса формирования микориз в онтогенезе растения при определенном комплексе экологических факторов. Однако исследования в этом направлении немногочисленны и касаются, прежде всего, многолетних луговых, некоторых однолетних культурных злаков, бобовых, овощных и древесных растений. Известно, что эндомикоризные растения растут лучше безмикоризных, больше поглощают и накапливают фосфора, меди, никеля, хлоридов и сульфатов; интенсивнее цветут и плодоносят, являются более защищенными от патогенных инфекций.

Микосимбиотические связи растений на территории Республики Коми практически не изучались. В 1959 г. А.Е. Катениным были предприняты попытки исследования растений в окрестностях г. Воркута и в 1963 г. около ст. Сивая Маска Северной железной дороги. Ограниченность сведений о формировании эндомикориз, их влияния на онтогенез, процессы фотосинтеза и корневого (минерального) питания растений в условиях Севера побудила нас начать исследования по изучению морфологии и распространения ВАМ у травянистых растений подзоны средней тайги европейского Северо-Востока России.

За период с 2004 по 2006 г. нами было исследовано более 90 видов сосудистых травянистых растений, преимущественно луговых фитоценозов. Все растения относятся к 22 семействам и 53 родам, из них спорофиты: четыре вида хвощевидных и три – плауновидных.

Для анализа на микотрофность брали по 3-10 экз. каждого вида из изучаемого местообитания вместе с корневыми системами в

период цветения – плодоношения. Корни очищали от почвы, мацерировали и окрашивали по стандартным методикам. Тонкие корни второго-третьего порядка анализировали на наличие и интенсивность развития эндомикоризы на фрагментах корневых окончаний каждого экземпляра.

Микроскопическое исследование корней показало, что 87 видов растений (93 %) имели зигомическую ВАМ Arum- и Paris-типа. Только шесть видов (7 %) не имели микоризы.

В корневых окончаниях спорофитов хвощевидных и плауновидных обнаружены характерные для ВАМ структуры Paris-типа. Уровень микоризации корневых систем был крайне слабым, что свидетельствует о факультативном характере их микориз.

Из исследованных 87 видов цветковых растений 81 вид образует ВАМ Arum- и Paris-типа. Слабомикотрофных (13 %) и высокомикотрофных (13 %) видов немного. Больше всего встречается умеренномикотрофных (74 %) видов.

Изученные семейства отличались по степени микоризации, интенсивности микоризной инфекции и частоте встречаемости эндوفита в корнях растений. Количественные характеристики микоризации у растений даже в пределах одного вида и местообитания отличались. Часто совместно с арбускулярно-везикулярной микоризой встречался и неспецифический тип микориз, представленный септированными гифами без образования характерных для ВАМ структур. Для всех представителей рода *Trifolium* характерно наличие клубеньков одновременно с ВАМ. В семействе *Fabaceae* в некоторых случаях можно обнаружить тройной симбиоз: с клубеньковыми бактериями и с грибами, образующими ВАМ и неспецифический тип микориз. Следует отметить, что у культурных растений при интенсивном развитии симбиотических бактерий ВАМ в корнях не образовывалась.

Виды из семейств *Cyperaceae*, *Liliaceae* имели слабовыраженную микотрофию. Семейства *Polygonaceae*, *Ranunculaceae*, *Brassicaceae*, *Rosaceae*, *Fabaceae*, *Violaceae*, *Lamiaceae*, *Scrophulariaceae*, *Rubiaceae*, *Campanulaceae*, *Hypericaceae*, *Compositae* представлены среднемикотрофными видами. Виды семейства *Poaceae* имели умеренно и сильно выраженную микотрофию обоих типов по Гало и отличаются высокой частотой встречаемости микориз от 75 до 96 %. Семейство *Plantaginaceae* представлено только высокомикотрофными видами.

В корнях растений из семейств *Liliaceae*, *Polygonaceae*, *Plantaginaceae* был обнаружен Arum-тип микоризы, у представителей семейства *Violaceae* – Paris-тип, для остальных семейств характерно присутствие как Arum, так и Paris-типа.

Большинство исследователей считают, что растения из семейств *Caryophyllaceae*, *Cyperaceae*, *Equisetaceae*, *Juncaceae*, *Polygonaceae* – немикотрофны. Но растения из семейств *Cyperaceae*, *Equisetaceae*, *Polygonaceae* в условиях среднетаежной зоны европейского Северо-Востока России можно отнести к слабо- или в некоторых случаях к умеренномикотрофным видам. К немикотрофным относятся растения из семейств *Crassulaceae* и *Caryophyllaceae*.

ВАМ не обладают высокой специфичностью в отношении к виду растения. На развитие микоризообразующих грибов в корнях растений влияют влажность почвы; наличие бактериальных симбиозов в корнях растений; физиологический статус растения и его состояние.

ФОТОПЕРИОД КАК ФАКТОР ПРОДУКТИВНОСТИ РАСТЕНИЙ ОГУРЦА *CUCUMIS SATIVUS L.*

Photoperiod as a factor of *Cucumis sativus L.* productivity

Т.Г. Шibaева, И.И. Слободяник, Е.Ф. Марковская
Институт биологии Карельского НЦ РАН, г. Петрозаводск
Петрозаводский государственный университет, г. Петрозаводск
E-mail: kharkina@krc.karelia.ru

Как в природе, так и в искусственных условиях выращивания растения реагируют на комплекс факторов среды. Взаимодействие интенсивности света и температуры хорошо изучено (Кособрухов, Черных, 1986; Mudrik et al., 2000; Walters, 2005), в то время как работы по роли фотопериода, особенно в феномене компенсации факторов среды в природе, единичны. Интерес к этой проблеме связан как с адаптацией растений к меняющемуся фотопериоду в условиях высоких широт (Heide, 1983; Junttila, 1996), так и с разработкой технологий выращивания растений в условиях защищенного грунта в различных климатических районах (Demers, 1998, 2002; Dorais, Gosselin, 2002; Марковская и др., 2002) и, в том числе, для систем жизнеподдержания в космосе (Tibbitts, 1994; Gestel, 2005). Целью работы было изучить роль фотопериода в формировании биологической продуктивности растений *Cucumis sativus L.*

Исследования проводили на ювенильных растениях (фаза первого настоящего листа) огурца (*Cucumis sativus L.*) с. Зозуля. Растения выращивали в камерах искусственного климата при освещенности 100 Вт/м², температуре 23° С, фотопериодах 8, 12, 16, 20 и 24 ч. Определяли биометрические размеры, биомассу растения

и отдельных органов и количество заложившихся листьев. Состояние фотосинтетического аппарата оценивали по параметрам флуоресценции: максимальный квантовый выход фотохимической активности ФС II (F_v/F_m), относительная скорость транспорта электронов (ETR), коэффициенты фотохимического (qP) и нефотохимического (NPQ) тушения. Измерение флуоресценции хлорофилла проводили анализатором фотосинтеза с импульсно-модулированным освещением (MINI-PAM, Walz, Германия). Все измерения выполнены в трехкратной биологической и шестикратной аналитической повторностях.

Исследования показали, что биомасса растения, биомасса, площадь и количество листьев были значительно ниже при 8 ч фотопериоде. При 12 ч фотопериоде биомасса достигала максимального значения и сохранялась такой же в вариантах более длительного светового дня (16-24 ч). Анализ параметров состояния фотосинтетического аппарата по данным флуоресценции показал, что более высокие значения отношения F_v/F_m (0.82) были достигнуты при 12-, 16- и 20 ч фотопериоде. При длительности фотопериода 8 ч и 24 ч значения F_v/F_m были несколько ниже (0.79 и 0.81 соответственно). Значения скорости электронного транспорта (ETR) были одинаково высокими при 8 и 12 ч фотопериодах, а у растений, выращенных при 16 и 20 ч фотопериоде отмечалось некоторое снижение ETR, круглосуточное же освещение снова привело к его росту до максимального по сравнению с другими вариантами опыта значения. Наблюдалась тенденция к повышению NPQ по мере увеличения продолжительности фотопериода от 8 до 24 ч. В целом, значения NPQ были низкими и не превышали 0.6.

Анализ полученных результатов показал, что при заданных условиях опыта (освещенность 100 Вт/м² и температура 23 °С) достаточно 12 ч длительности фотопериода, чтобы обеспечить максимальные значения биологической продуктивности. Было бы логично предположить, что более длительный фотопериод при неизменной интенсивности света обеспечивает увеличение фотосинтетической продуктивности. Однако экспериментально это не подтвердилось. 12 ч фотопериод был оптимальным в данных условиях эксперимента. При переходе от 8 ч к 12 ч фотопериоду выяснилось, что продолжительность дня оказалась лимитирующим фактором, препятствующим накоплению биомассы. При более длительных фотопериодах (16 и 20 ч) продуктивность, вероятно, лимитируется недостаточной освещенностью. Это косвенно подтвердилось и более низкими значениями отношения F_v/F_m . Особый интерес представляет вариант круглосуточного освещения, когда, по-видимому, нарушается ритмичность суточных процессов метаболизма, что приводит к уменьшению величины F_v/F_m . Это может быть связано

с затруднением оттока и накоплением в хлоропластах продуктов фотосинтеза, что косвенно подтверждается наибольшими значениями удельной плотности листа, полученными при 24 ч фотопериоде.

Увеличение фотопериода до 16 и 24 ч не привело к увеличению накопления биомассы. В то же время у растений, выращенных в этих условиях, отмечалось некоторое повышение нефотохимического тушения (NPQ), что может свидетельствовать о «холостой» работе систем передачи энергии на фотосинтетическую работу. Полученные данные свидетельствуют о реакции растения на комплекс факторов среды, где фотопериод играет не только субстратную, но и регуляторную роль. В данных условиях эксперимента 12 ч фотопериод обеспечивает оптимальное соотношение суточного метаболизма, что проявляется в оптимальной работе фотосинтетического аппарата и достижении максимальной биологической продуктивности.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 05-04-97515).

ЦИКЛ УГЛЕРОДА В СООБЩЕСТВАХ ГОРНОЙ ТУНДРЫ ХИБИН (МУРМАНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Carbon cycle of the mountain tundra communities in Khibiny (Murmansk region)

Н.Ю. Шмакова

Полярно-альпийский ботанический сад-институт Кольского НЦ РАН,
г. Кировск-6

E-mail: pabgi@aprec.ru

Адекватная оценка и понимание процессов взаимосвязи климата и углеродного баланса растительного покрова разных регионов возможны только на основе комплексного исследования всей системы. Накопление данных, особенно для тех регионов, где их недостаточно или они отсутствуют, необходимо и перспективно для последующей оценки роли растительного покрова и экосистем в глобальных изменениях климата. Одним из таких районов является Кольский п-ов и, в частности, Хибинский горный массив, где пояс горных тундр занимает наибольшую часть.

Исследования проведены в наиболее распространенных (кустарничковых, кустарничково-лишайниковых, лишайниковых), а также редко встречающихся (приснеговых, злаковых луговинах) в условиях горно-тундрового пояса Хибин растительных сообществах на высоте 600 м над уровнем моря.

При оценке биопродукционного процесса фитоценозов, изуче-

нии углеродного цикла необходимы данные по содержанию углерода в различных органах растений и почвах сообществ. Содержание углерода колеблется от 35 до 53 % на сухой вес, составляя ряд: кустарнички > злаки > мхи > лишайники. Содержание углерода в фитомассе сообществ с учетом структуры и участия доминирующих видов составляет от 272 г/м² в субнивальном, 463 г/м² – в лишайниковом до 1005 – в злаковом и 1041 – в воронично-черничном сообществах. Содержание углерода в подстилке сообществ горной тундры Хибин – 32-35 %, в минеральной части профиля почвы колеблется от 12.9 до 2.2, составляя в среднем 6 %. Накопление и перераспределение углерода по блокам горно-тундровых биогеоценозов неравномерны: на долю почвы приходится от 81 до 87 % от общего запаса углерода в биогеоценозе, подстилки – не более 8-16, фитомассы – всего 1-5.

Баланс потоков углекислого газа в системе атмосфера-растение-почва складывается из таких разнонаправленных потоков, как валовая первичная продуктивность, дыхание растений, выделение CO₂ в результате жизнедеятельности почвенных микроорганизмов и разложения почвенной органики. Баланс углерода экосистемы – это результат суточных и сезонных циклов потоков углекислоты.

Чистая первичная продуктивность возрастает от 0.5 г С/м² в лишайниковых сообществах до 0.8 – в кустарничковых и до 1.6 г С/м² в сутки – для злаковых. Валовая продуктивность в сообществах изменяется от 0.84 до 2.77 г С/м² в сутки. Во всех изученных сообществах значения чистой продуктивности положительны, что свидетельствует о нетто-поглощении углерода из атмосферы (или нетто-стоке). В среднем за вегетационный сезон для исследованных сообществ валовая первичная продукция составляет +1.57 г С/м² в сутки, валовое дыхание – 1.29, чистая продуктивность – +0.27.

На основании экспериментально полученных величин наблюдаемого CO₂-газообмена, валового дыхания сообществ и дыхания почвы в суточной и сезонной динамике, а также данных по запасу фитомассы, годового прироста, опада и подстилки, расчетов валовой и чистой первичной продукции составлены схемы баланса углерода для изученных сообществ.

В горно-тундровых сообществах Хибин фотосинтетическая ассимиляция углерода превышает затраты на валовое дыхание, т.е. идет накопление углерода, и с биологических позиций баланс положителен (нетто-сток), составляя 4-42 г С/м² год. Исследованные сообщества по доле затрат ассимилированного углерода на валовое дыхание можно условно разделить на группы: 1) свыше 60 % от GPP (кустарничковые с доминированием вороники); 2) свыше 70 % (лишайниковые); 3) свыше 90 % (злаковые).

Наиболее распространенные в поясе горных тундр (лишайни-

ковые, воронично-лишайниковые, воронично-ерниковые и воронично-черничные) сообщества отличаются невысокими затратами углерода на дыхание растений и гетеротрофных организмов, большим временем релаксации углерода в фитомассе, значительными величинами NEP. Злаковое и субнивальные (цетрариево-осоковое и гарриманеллиево-лишайниковое) сообщества, мало распространенные в растительном покрове горных тундр, характеризуются максимальными скоростями большинства показателей круговорота углерода и, вероятно, функционируют в переходном режиме, близком к стационарному. Это подтверждают невысокие величины NEP, максимальные значения валового дыхания сообщества и автотрофного дыхания.

Данные по круговороту углерода в сезонных циклах, полученные по величинам CO₂-газообмена, согласуются с показателями годового цикла круговорота углерода по разложению органического вещества опада, подстилки и почвы.

ХАРАКТЕРИСТИКА ОВОДНЕННОСТИ ЛИСТЬЕВ НЕКОТОРЫХ МХОВ В ХИБИНАХ (МУРМАНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Leaves water content of some mosses in Khibiny (Murmansk region)

О.В. Шпак

Полярно-альпийский ботанический сад-институт Кольского НЦ РАН,
г. Кировск-6

E-mail: pabgi@aprec.ru

Водный режим ассимилирующих органов имеет большое значение в жизнедеятельности растений, их приспособленности к условиям существования. Степень водообеспеченности листьев влияет и на интенсивность процессов газообмена. Данных о водном режиме мхов в литературе немного.

Объектами исследования служили два вида верхоплодных мхов – *Polytrichum commune* Hedw, *Polytrichum piliferum* Hedw. и бокоплодный мох – *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G. (в сухом и влажном местообитаниях). Оводненность листьев мхов определяли в течение вегетационных периодов 2005 и 2006 гг. в разных растительных поясах по профилю северо-восточного склона горы Вудъяврчорр (Хибины).

У частично эндогидрильных мхов *P. commune* и *P. piliferum* в лесном поясе и березовом криволесье содержание воды в листьях имеет близкие величины, колебания ее в течение сезона обычно не превышают 60-80 % . Однако *P. commune* способен удерживать воду

даже в самые сухие периоды, при этом оводненность листьев не падает ниже 40 %. Характер изменения оводненности листьев у *P. piliferum* более заметно отражают погодные условия. Этот вид мха быстро теряет воду в сухие периоды, когда оводненность падает до 20 %, и также быстро набирает влагу при выпадении осадков. В поясе горных тундр максимум оводненности листьев обоих видов не превышает 70, а в сухие периоды одинаково снижается до 20 %.

В листьях эктогидрильного мха *H. splendens* очень резко проявились различия в зависимости от увлажненности местообитаний. И в сухом, и во влажном местообитаниях, во всех растительных поясах этот вид способен насыщаться водой так, что ее содержание в листьях достигает 90 %. В сухих местообитаниях всех трех растительных поясов листья *H. splendens* чутко реагируют на погодные условия и в засушливые периоды быстро теряют воду (до 10 %) и также быстро ее набирают при выпадении осадков. Во влажных местообитаниях лесного пояса и березового криволесья оводненность листьев колеблется в течение вегетации в интервале 75-90 % и слабо зависит от погодных условий.

Оводненность листьев мхов, вероятно, является как видовым показателем, свойственным типу их строения, так и в значительной степени зависит от экологических особенностей. У *P. commune* способность удерживать воду в более или менее постоянном интервале, скорее всего, видовой и приспособительный признак. В горной тундре, где условия более сухие, чем в лесном поясе и березовом криволесье, амплитуда сезонных колебаний у этих видов одинакова и заметно меньше по размаху. Здесь только при особенно засушливых условиях происходит снижение содержания воды.

СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА CO₂-ГАЗООБМЕНА НЕКОТОРЫХ МХОВ В ХИБИНАХ (МУРМАНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

The leaves CO₂-exchange diurnal dynamics of some mosses in Khibiny (Murmansk region)

О.В. Шпак, Н.Ю. Шмакова

Полярно-альпийский ботанический сад-институт Кольского НЦ РАН,
г. Кировск-6

E-mail: pabgi@aprec.ru

Начальным источником информации об особенностях фотосинтетической деятельности растений служат сведения о дневных (суточных) изменениях усвоения углекислоты. Около половины веге-

тационного периода растений Хибин происходит в условиях полярного дня. Дневные и сезонные изменения газообмена в естественных условиях представляют собой пример многофакторного эксперимента, поставленного самой природой, и позволяют выявить степень адаптации и устойчивости ассимиляционного аппарата растений к тому или иному фактору либо их совокупности. Относительно ассимиляции углекислоты мхами во время полярного дня мнения исследователей неоднозначны. Имеются данные о круглосуточном поглощении CO_2 , в то же время отмечено прекращение фотосинтеза в ночные часы.

Суточные ходы для распространенных в разных растительных поясах видов мхов (*Hylocomium splendens* (Hedw) Schimp. in B.S.G., *Polytrichum commune* Hedw, *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.) получены в период полярного дня. Отбор проб производили в лесном поясе (300 м над ур.м.) и березовом криволесье (450 м над ур.м.) по профилю горы Вудъяврчорр (Хибины). *Hylocomium splendens* отбирали в этих же растительных поясах и в разных по увлажнению местообитаниях.

Кривые суточного хода углекислотного газообмена мхов имеют одновершинную форму, в целом следуя за изменениями освещенности и температуры воздуха, независимо от условий местообитания (с температурой $r = 0.7-0.9$, с освещенностью $r = 0.8-0.9$). Достоверная связь наблюдаемого газообмена с оводненностью листьев мхов отмечена не для всех видов и местообитаний – в лесном поясе корреляция средней степени ($r = 0.5-0.7$) выявлена для *Hylocomium splendens* в обоих местообитаниях и *Polytrichum commune*. В березовом криволесье эта связь достоверна только для *Hylocomium splendens* (сухое местообитание) и *Pleurozium schreberi*. В целом, оводненность листьев в течение суток изменяется незначительно, некоторое снижение отмечено после 19-20 час и в ночное время.

У изученных видов максимальные величины газообмена в лесном поясе зафиксированы в 15-17 час, когда наблюдается дневной максимум температуры. В березовом криволесье максимумы газообмена приходятся на более ранние часы (12-13). Вероятно, этот сдвиг связан с условиями освещенности в местообитаниях: в лесном поясе они находятся в затенении под пологом древесного яруса, а в березовом криволесье, где древесный ярус разрежен, освещенность гораздо выше. В лесном поясе, после 16 час происходят резкое падение освещенности и температуры воздуха и соответственное понижение интенсивности ассимиляции углекислоты. В березовом криволесье снижение температуры и освещенности происходит более равномерно. К 20 час различия в характере изменений CO_2 -газообмена в разных поясах и местообитаниях сглаживаются. С 23-24 час газообмен становится отрицательным – переход

от дыхательного газообмена к ассимиляции приходится на 3-5 час. Длительность периода дыхательного газообмена в ночные часы у *Hylocomium splendens* (в сухом и влажном местообитаниях) больше на два-три часа, чем у остальных исследованных видов. К 6 час утра у всех мхов наблюдается положительный газообмен, что связано с повышением интенсивности освещения.

Максимальная интенсивность газообмена мхов в лесном поясе составляет 5.9-7.5, в березовом криволесье – 4.7-6.4 мг $\text{CO}_2/\text{г}_{\text{сух}} \text{ч}$. *Polytrichum commune* и *Pleurozium schreberi* характеризуются максимальной интенсивностью фотосинтеза. *Hylocomium splendens* имеет более высокую скорость ассимиляции CO_2 во влажном местообитании, чем в сухом.

Таким образом, мы не наблюдали круглосуточного углекислотного газообмена у мхов в условиях полярного дня. Выявлена достоверная связь изменений интенсивности газообмена с температурой воздуха и освещенностью. В березовом криволесье по сравнению с лесным поясом период максимальных величин газообмена у мхов наступает на два-три часа раньше. Отмечено снижение интенсивности газообмена по высотному градиенту.